



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA

LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

**LAS APÓFISIS DEL EPIGINIO Y QUELICERALES MASCULINAS DE
Physocylus dugesi (ARANEAE, PHOLCIDAE): MORFOLOGÍA
FUNCIONAL Y CONDUCTA SEXUAL ASOCIADA**

**TESIS QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA PRESENTA:**

IRVING AXEL RODRÍGUEZ MÁRQUEZ

DIRECTOR: DR. ALFREDO VICENTE PERETTI PÁEZ

CODIRECTOR: BIOL. ULISES ITURBE ACOSTA

MINERAL DE LA REFORMA, HIDALGO

2008

APOYO FINANCIERO

La realización de esta tesis fue posible gracias a la ayuda recibida como beca de estudiante dentro del proyecto PROMEP denominado “Estrategias reproductivas en arañas (Pholcidae) Arachnida (Araneae) del Estado de Hidalgo y áreas vecinas (comportamiento sexual y procesos asociados)”, dirigido por el Dr. Alfredo Vicente Peretti Paez, durante el periodo que fue profesor investigador en la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

A mi mamá

Ana María Márquez Covarrubias.

Por brindarme cariño, apoyo y comprensión;
porque me enseñaste a superarme en cada momento
con tu ejemplo de lucha constante y superación.
Gracias por darme más de lo que siempre necesité
y aún así querer dar más de ti.

Te quiero.

A mis hermanos *Zulma, Ringo y Shantall.*

Por mostrarme el lado bueno del
Mundo; porque sus consejos me han
ayudado a tomar decisiones y así
me han heredado una parte de ustedes.
Por que han estado a mi lado
en cada momento de mi vida.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Alfredo Vicente Peretti por ser mi asesor, te agradezco el que me hayas contemplado como estudiante desde antes que llegaras a México, al plantear un proyecto tan lindo y al mismo tiempo tan interesante; porque sin tu guía académica en el estudio de las arañas y en la visión científica no hubiera podido concluir el trabajo. Por la paciencia que mostraste en cada etapa del proyecto y no bajar los brazos. Por apoyarme con una beca y motivarme a traspasar las fronteras, impulsándome siempre y proporcionándome experiencia. Gracias por tu apoyo y amistad.

Al Biol. Ulises Iturbe Acosta por tu apoyo en la escritura de la tesis, tus consejos y sugerencias fueron claves para la conclusión de esta tesis; mi profundo agradecimiento por el tiempo invertido y la paciencia que siempre mostraste, aun siendo la una de la mañana, tú siempre tan tranquilo. Por el interés que siempre me mostraste, presionándome en momentos clave, gracias a tu guía y consejos durante los trámites, aun después de todas las presiones y preocupaciones que te hice padecer.

Al Dr. Gerardo Sánchez Rojas por el apoyo en los análisis estadísticos, proporcionándome explicaciones valiosas; así como el tiempo invertido. Gracias por tus consejos, palabras de aliento, sugerencias y comentarios siempre acertados y motivadores, por tu apoyo durante la carrera y después de ella.

Al Dr. Juan Márquez Luna por tu apoyo incondicional y experiencia transmitida a través de viajes al campo; eso me permitió ampliar el panorama del quehacer de un biólogo, por tener paciencia al enseñarme el mundo de los insectos y sus múltiples campos de estudio. Gracias por tus palabras de aliento y motivación así como sugerencias para la culminación de esta tesis.

A la Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega por inspirarme en el estudio con arañas, por tus comentarios enriquecedores, siempre ejemplo de practicidad y objetividad.

Al Biol. Ricardo León por transmitirme siempre tu buen ánimo, por tus comentarios atinados sobre la tesis y buscar soluciones a los problemas.

Al Dr. Ignacio E. Castellanos Sturemark por tus comentarios enriquecedores sobre la tesis, por tu disposición y sugerencias.

Al Dr. Aurelio Ramírez Bautista por tus comentarios y sugerencias en la tesis.

Al Dr. Alberto E. Rojas Martínez por el apoyo y facilidades mostradas en la elaboración y expedición de oficios así como de los diversos trámites que realicé durante la licenciatura y para terminar esta tesis.

Al Dr. William G. Eberhard por sus comentarios y sugerencias sobre los resultados del trabajo que dieron pie a la reflexión teórica sobre las posibilidades del trabajo, así como por las imágenes de microscopía electrónica de barrido.

A la M. en C. Ana Paola Martínez Falcón por el apoyo en el análisis de datos estadísticos, así como, por tus sugerencias para resolver problemas. Gracias porque, estuviste durante todo el desarrollo de esta tesis apoyándome, alentándome a seguir adelante, por ser parte de este trabajo y del esfuerzo realizado, por tus consejos y sugerencias personales, además de académicas, por las experiencias y momentos compartidos.

A Julieta Asiain y Juan Márquez Luna por su amistad, disposición y apoyo mostrado siempre, por compartir experiencias y por impulsarme a seguir adelante.

A Claudia Coronel y Ulises Iturbe por la hospitalidad mostrada en aquellos días que se convirtieron en noches también, de revisión de tesis.

Al M. en C. Mario Segura por su apoyo durante toda la licenciatura, facilitando equipo audiovisual, en la obtención de fotos y videos, así como por compartir su experiencia y el interés mostrado en la tesis.

A mis compañeros de generación por las experiencias que surgieron a través de la convivencia diaria, compartiendo momentos buenos y malos. Por aquellas salidas de campo y la complicidad en aquellos ratos de diversión que se recordaran por siempre.

ÍNDICE

1. Resumen	3
2. Introducción	5
2.1 La selección sexual y sus efectos en la morfología reproductiva	5
2.2 Dimorfismo sexual y sus implicaciones	6
2.3 Caracteres sexuales	8
2.4 Caracteres sexuales y reproducción en arañas de la familia Pholcidae	9
3. Antecedentes	14
3.1 Historia natural	14
3.2 Hipótesis de selección sexual	15
4. Hipótesis y objetivos	21
4.1 Hipótesis	21
4.2 Objetivo general	22
4.3 Objetivos específicos	22
5. Materiales y métodos	23
5.1 Especie de estudio	23
5.2 Obtención y crianza	24
5.3 Morfología de las apófisis y mecanismos de enganche	25
5.4 Diseño experimental	25
5.4.1 Efecto de manipular los mecanismos de anclaje sobre la conducta del apareamiento en <i>P. dugesi</i>	25
5.4.2 Efectos de la manipulación sobre fecundidad femenina	30

5.4.3 Análisis de los datos	30
6. Resultados	32
6.1 Morfología de enganche: estructuras masculinas y femeninas	32
6.2 Efecto de la manipulación de los mecanismos de anclaje en la conducta sexual	34
6.2.1 La conducta precopulatoria	34
6.2.2 La conducta durante la cópula	35
6.3 Tamaño de la puesta y fertilidad de los huevos	38
6.4 Conductas raras durante las interacciones	40
7. Discusión	41
8. Conclusiones	49
9. Literatura citada	51

1. RESUMEN

Las arañas de la familia Pholcidae ofrecen un modelo interesante para estudiar características morfológicas genitales desde perspectivas de selección sexual. En *Physocyclus dugesi* el cortejo que el macho realiza antes y durante la cópula, así como ciertas modificaciones sexuales secundarias que presentan en los quelíceros, podrían funcionar en un contexto de elección femenina (selección sexual críptica), en el que las hembras tienden a ser cooperativas durante la interacción sexual o bien, bajo la hipótesis del conflicto sexual (coevolución sexual antagónica), es decir, hay divergencia de intereses en el control de la cópula, donde generalmente el macho fuerza el apareamiento. El objetivo de este trabajo, fue describir de qué manera las apófisis quelicerales masculinas encajan en las apófisis del epiginio femenino y cómo las hembras responden cuando su genitalia externa es modificada experimentalmente. Se utilizaron tres grupos de parejas experimentales (N= 20 en cada uno): A) En éste, la apófisis del epiginio fue modificadas cubriéndolas con una capa gruesa e irregular de pegamento hidrosoluble. Esto impidió el “agarre” correcto de los quelíceros del macho y la copulación; B) En este grupo, las apófisis quelicerales de los machos fueron modificadas cubriéndolas de manera gruesa con el pegamento, en donde 8/20 parejas lograron copular; C) En este tercer grupo, la apófisis epiginial fue cubierta por una capa delgada y homogénea de pegamento para dificultar, pero no evitar el anclaje. En este grupo copularon todas las parejas. Nunca se obliteró la abertura genital de la hembra. Además, se utilizó un grupo de parejas control, sin ningún tipo de modificación, en el que copularon todas. Las modificaciones provocaron aumento de tiempo la fase precopulatoria ($H=24.33$; $g.l.=3$; $P=0.0001$) y la frecuencia de las conductas sexuales asociadas: frecuencia de rotación de los pedipalpos ($H=26.31$; $g.l.=3$; $P=0.0001$), frecuencia de estridulación ($H=17.32$; $g.l.=3$; $P=0.0006$), frecuencia de cortejo con patas ($H=31.97$; $g.l.=3$; $P=0.0001$) y frecuencia de intentos de inserción ($H=36.04$; $g.l.=3$; $P=0.0001$). La duración de la cópula en los grupos experimentales fue más baja en comparación con la del grupo control ($H=26.16$, $g.l.=2$, $p=0.0000002$). Se registró el número de huevos en las oviposuras de las hembras fecundadas. El número de huevos puesto por las hembras y su porcentaje de fertilidad no fueron afectados ($H=0.911$; $g.l.=2$; $P=0.6393$; $F=1.81$; $g.l.=2,26$; $P=0.18$). Los resultados muestran que las hembras

tienden a ser cooperativas hacia los machos cortejantes. Desde una perspectiva de selección sexual, estos resultados apoyan la hipótesis de selección sexual críptica y contradicen la de coevolución sexual antagónica. La función de las apófisis del epiginio femenino y quelicerales masculinas, no es de enganche, pero proporcionan “agarre” o estabilidad durante la cópula, lo que permite que la duración de ésta sea larga.

2. INTRODUCCIÓN

2.1 La selección sexual y sus efectos en la morfología reproductiva

La selección natural moldea la presencia de caracteres útiles para las especies, proporcionando adaptación de las poblaciones al medio debido a la competencia por los recursos disponibles. Pero existen otros caracteres que impactan directamente en el éxito reproductivo de los individuos; este tipo de estructuras no siempre tiene una función aparente, pero permite tener acceso al sexo opuesto, sin importar los costos de supervivencia que podría pagar el individuo por presentarlos. Esto es lo que Darwin denominó selección sexual (Darwin 1871; Andersson, 1994).

Los seres vivos poseen estructuras morfológicas que favorecen su reproducción, muchas de las cuales pueden ser explicadas bajo el marco de selección sexual. Entre éstas están las que permiten distinguir machos y hembras, que se evidencian sólo al mirar el aspecto físico de los organismos. Estas características permiten el reconocimiento de los organismos del sexo complementario (Andersson, 1994) premisa indispensable para la reproducción. Esta condición es común entre grupos biológicos tales como mamíferos y aves, pero entre los artrópodos, este dimorfismo sexual también se presenta. En la mayoría de las arañas presentan dimorfismo sexual evidenciado sobre todo en el tamaño y es aún más marcado en especies tropicales como *Nephila* sp. (Araneae), donde los machos son de un tamaño considerablemente más pequeño. En arañas con machos enanos o con dimorfismo sexual extremo, las hembras son protectoras ya que el macho no es considerado en determinado momento como recurso, pero en casos donde el dimorfismo es menos extremo, las hembras pueden practicar el canibalismo aprovechando a los machos como

alimento (Foelix, 1996; Eberhard 2004a); esta condición agonística caracteriza a los arácnidos por su conducta depredadora en el ecosistema.

2.2 Dimorfismo sexual y sus implicaciones

Reconocer las presiones selectivas que hay detrás de la talla entre los sexos o, en otros casos, la forma de determinados ornamentos o armas, así como el comportamiento que ha favorecido estas características, resulta una empresa compleja, ya que hay patrones de evolución que incluyen costos derivados de la selección sexual que, en algunos casos, pueden hacer difíciles las condiciones de supervivencia de los individuos (Andersson, 1994; Eberhard, 2004a).

Ornamentos o armas tales como cuernos, colmillos y espuelas, rasgos sorprendentes y llamativos de los vertebrados en los que Darwin basó su teoría de selección sexual (Geist, 1966; Emlen, 2001), también los podemos encontrar entre los artrópodos, como en los escarabajos y en una variedad de estructuras: uñas, cuernos, mandíbulas con adaptaciones y estructuras endurecidas (Andersson, 1994; Emlen, 2001) son utilizadas por machos con fines de atracción y reproducción.

La idea más difundida por Darwin (1871) sobre los caracteres sexuales secundarios como la estructura de los cuernos, que son utilizados como armas contra rivales del mismo sexo para mostrar su supremacía mediante peleas; esto se observa con gran frecuencia en la temporada reproductiva. En estos casos, las estructuras presentan bases gruesas y morfologías robustas, que permiten amortiguar los golpes. Este tipo de competencia directa confiere beneficios a pocos machos, ya que su fortaleza física les da un estatus de macho dominante y

propicia el acceso a más hembras (poliginia), como en el caso de los leones, o los gorilas, a pesar de que las peleas pueden ser fatales (Andersson, 1994).

Existe otro tipo de competencia indirecta entre machos, en las que se siguen estrategias diferentes. Esta condición agresiva entre machos compitiendo por acceso a las hembras ha llevado a demostrar mediante distintos tipos de cortejos, galanteos o exhibiciones de atributos masculinos denominados despliegues morfológicos (“display”), las condiciones masculinas sobresalientes: la coloración del plumaje en aves, la garganta en lagartijas, el color de la cara y genitales en primates (Andersson, 1994); en arañas de la familia Salticidae se presentan caracteres tales como colores brillantes y despliegues con el primer par de patas con la misma finalidad (Foelix, 1996).

Las explicaciones seleccionistas a la diversidad de estructuras sexuales secundarias, se centran en las ventajas reproductivas conferidas por determinadas morfologías o características particulares de los ornamentos o armas y en la posibilidad de heredar a las generaciones siguientes estas características que facilitan el éxito reproductivo individual por parte del macho. Pero, en el caso de las hembras que presentan cuidado parental, su prioridad es el cuidado de su progenie y la obtención de los recursos para mantenerse (Andersson, 1994); desde este punto de vista, se argumenta un conflicto de intereses entre los sexos. Es decir, los machos luchan con otros machos para ganar acceso a las hembras; mientras que los intereses femeninos se basan en la inversión de recursos por cuidar a su progenie, teniendo preferencias por ciertos caracteres masculinos (Andersson, 1994; Huber y Eberhard, 1997; Alexander *et al.*, 1997; Arnqvist, 1997; Elgar, 1998; Gravilets *et al.*, 2001). Esto se acentúa debido a los costos originados por la selección sexual, que son diferentes para

cada sexo, tales como incrementar la exposición a la depredación, reducir el tiempo de forrajeo o reducir la expectativa de vida (Andersson 1994; Arnqvist, 1997; Elgar, 1998).

2.3 Caracteres sexuales

En organismos con fertilización interna, se presentan dos tipos de caracteres sexuales ligados a la reproducción; los primeros, denominados caracteres sexuales primarios, que permiten llevar a cabo la transferencia espermática, como es el caso de los genitales (pene o vagina); en los machos son estructuras que se insertan en la hembra o sirven para sostenerla al momento de traspasar espermatozoides o espermátóforos; en las hembras, son estructuras que entran en contacto directo con las del macho o con sus secreciones (Andersson, 1994). Por el contrario, los caracteres sexuales secundarios no tienen una función indispensable en el apareamiento, pero resultan en un beneficio para acceder al sexo opuesto (cuernos, coloración de plumaje) y, por lo tanto, son sujetos a presiones por competencia y a costos derivados por la selección sexual (Andersson, 1994; Eberhard, 2004a); éstos pueden presentarse como una variedad de formas, tamaños y despliegues del macho.

La diversidad genital existente en artrópodos ha sido objeto de estudio desde diferentes puntos de vista. Diversas hipótesis plantean que, de acuerdo a los “intereses” de las hembras, ellas harán lo necesario para que sus óvulos no sean fertilizados por machos de otra especie, ya que el resultado fenotípico sería muy costoso para sus posibles descendientes híbridos. Así, la diversificación morfológica, estaría ligada a un mecanismo de aislamiento reproductivo, actuando como un sistema de “llave-cerradura” para el reconocimiento intraespecífico.

Observando una correspondencia de los genitales entre machos y hembras de la misma especie, ellas estarían favoreciendo indirectamente la presencia de caracteres sexuales secundarios (Andersson, 1994). No obstante, las hipótesis anteriores no contemplan conductas de los organismos tales como el cortejo, ya que la selección sexual favorece tempranamente una discriminación interespecífica para evitar el apareamiento azaroso, lo que exime de costos a las hembras y sus descendientes (Andersson, 1994; Eberhard, 2004a; 2006).

Los patrones de evolución genital son evaluados con base en los caracteres usados por los taxónomos. Las especies que se encuentran cercanamente relacionadas, poseen con frecuencia estructuras genitales muy distintas, lo que sugiere una rápida evolución divergente de éstas, basada en las ventajas reproductivas que confiere.

Los organismos de todas las especies, incluso las que se encuentran cercanamente emparentadas, exhiben un comportamiento que los diferencia entre sí. El reconocimiento intraespecífico es variado en la naturaleza; estas señales de reconocimiento son evidencia de la selección sexual y en las arañas las señales son fundamentales para el reconocimiento sexual (Andersson, 1994; Foelix, 1996).

2.4 Caracteres sexuales y reproducción en arañas de la familia Pholcidae

El dimorfismo sexual en arañas de la familia Salticidae es tan conspicuo que se ha llegado a describir como especies diferentes a machos y hembras de una misma, originando sinonimias (Kaston, 1972; Coddington *et al.*, 1996; Foelix, 1996). En la familia Pholcidae los taxónomos utilizan caracteres primarios

masculinos para distinguir entre especies: los quelíceros (primer par de apéndices del prosoma, situados en la parte anterior de la boca; constan de dos partes, un segmento basal fijo y un colmillo articulado mediante el cual inyecta veneno a sus presas) (Fig. 1b); el bulbo genital (estructuras ensanchadas como bolsas alojadas en el tarso de los pedipalpos de las arañas macho que sirve como reservorio de espermatozoides) (Fig. 2); el órgano estridulatorio (ranuras y protuberancias laterales en los quelíceros que son utilizadas para emitir señales vibratorias específicas a través de frotar la tela; es esencial en la comunicación durante el cortejo para identificar un posible apareamiento) (Fig. 1b) y el conductor o procursus (estructura endurecida presente en bulbo genital masculino sobre la cual resbalan los espermatozoides; cubren el émbolo que a su vez es una vaina esclerosada frágil que cubre al canal eyaculador) (Fig. 1a). En hembras son fundamentales las estructuras presentes en el epiginio (órgano copulatorio externo endurecido constituido internamente por ductos espermáticos y receptáculos seminales que se localiza frente a la abertura genital) (Fig. 1c).

Junto con estas estructuras primarias se consideran igualmente importantes algunos caracteres sexuales secundarios. En la base de los quelíceros sobre la parte frontal esclerosada se presentan apófisis (estructuras esclerosadas que sobresalen del cuerpo de los organismos) (Fig. 1b) pueden presentar forma de espinas, dientes o verrugas.

En general el bulbo genital masculino en esta familia de arañas presenta una diversidad de estructuras muy elevada: membranas, escleritos y apófisis; esto responde a su función como reservorio del esperma y que entra en contacto con las estructuras femeninas. Dichas estructuras son utilizadas como ganchos para abrir el bulbo genital. En la especie *Physocyclus dugesi*, el bulbo carece de

ganchos, pero tienen una estructura esclerosada fusionada con el émbolo, que permite realizar dicha función (Fig. 1a). El conductor es la estructura que se inserta al interior de la hembra y en arañas de la familia Pholcidae presenta una apófisis distal (Fig. 1a) (Huber, 1994; Uhl *et al.*, 1995, Huber y Eberhard, 1997; Huber, 1997).

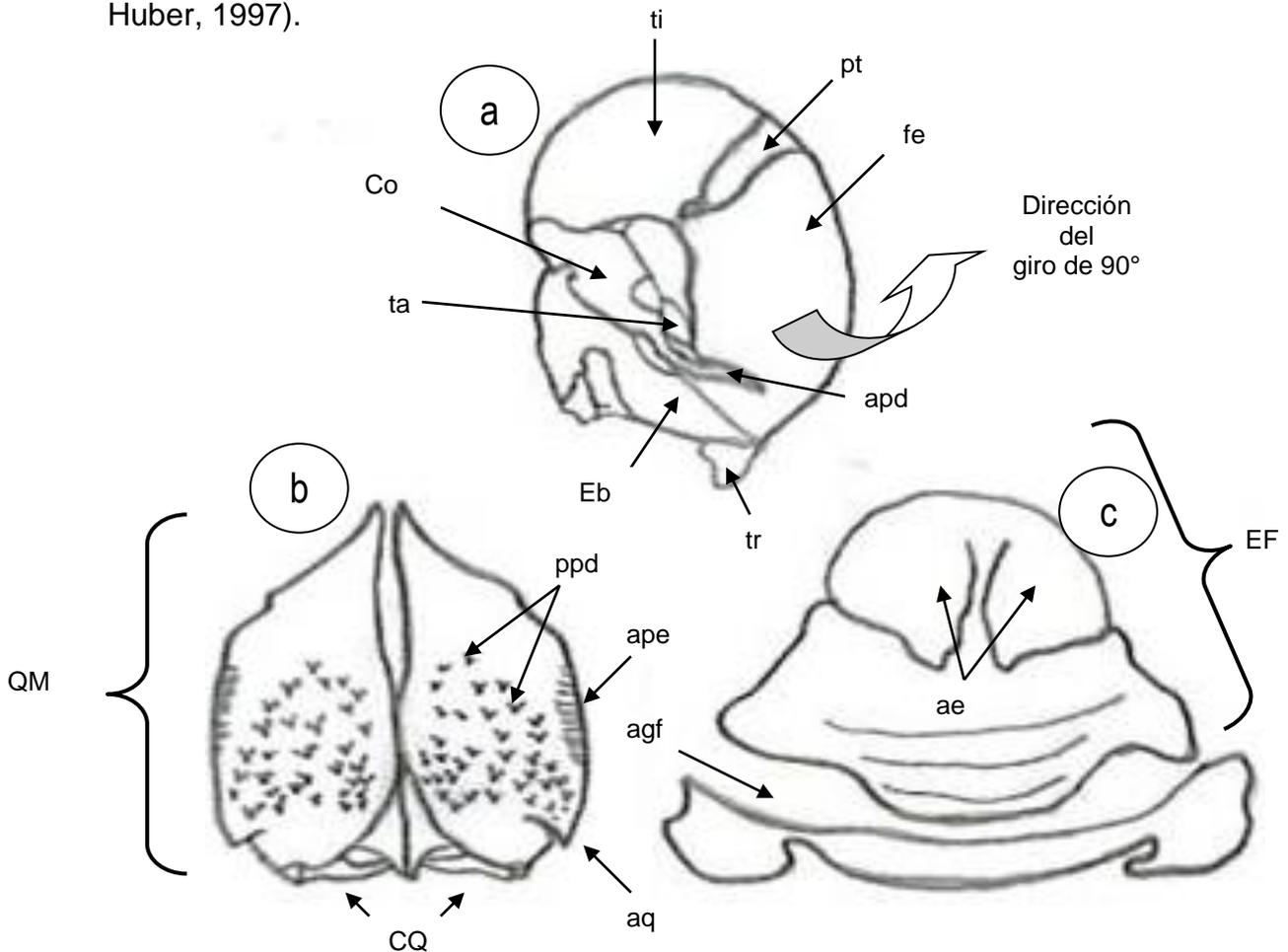


Fig. 1 Esquema de estructuras diagnósticas relacionadas con los genitales de *P. dugesi*. a) Vista lateral de pedipalpo masculino plegado con sus segmentos: trocárter (tr), fémur (fe), patela (pt), tibia (ti) y tarso (ta). b) Vista frontal de los quelíceros masculinos. c) Vista ventral del epiginio. Abreviaturas: aq) apófisis queliceral, ae) apófisis epiginial, ape) aparato estridulatorio, agf) abertura genital femenina, apd) apófisis distal del conductor, Co) conductor, CQ) colmillos quelicerales, Eb) émbolo, EF) epiginio, ppd) pequeños procesos dentiformes, QM) quelíceros masculino. Modificado de Huber (1997).

Para fines de este trabajo, las estructuras presentes en los quelíceros masculinos son de gran interés (Fig. 1b). No obstante, su utilidad durante la cópula no es tan clara, se cree que actúan durante la copula para estimular a la hembra (cortejo copulatorio) (Huber, 1996). Igualmente importante es el

apareamiento. En descripciones de arañas de la familia Pholcidae el apareamiento, inicia cuando el macho se aproxima a la hembra después de un proceso de cortejo y reconocimiento que es variado; se coloca en la parte ventral de la hembra en una postura vulnerable ante ella (Fig. 2) y tuerce los pedipalpos aproximadamente 90° para transferir su esperma. (Huber y Eberhard, 1997).

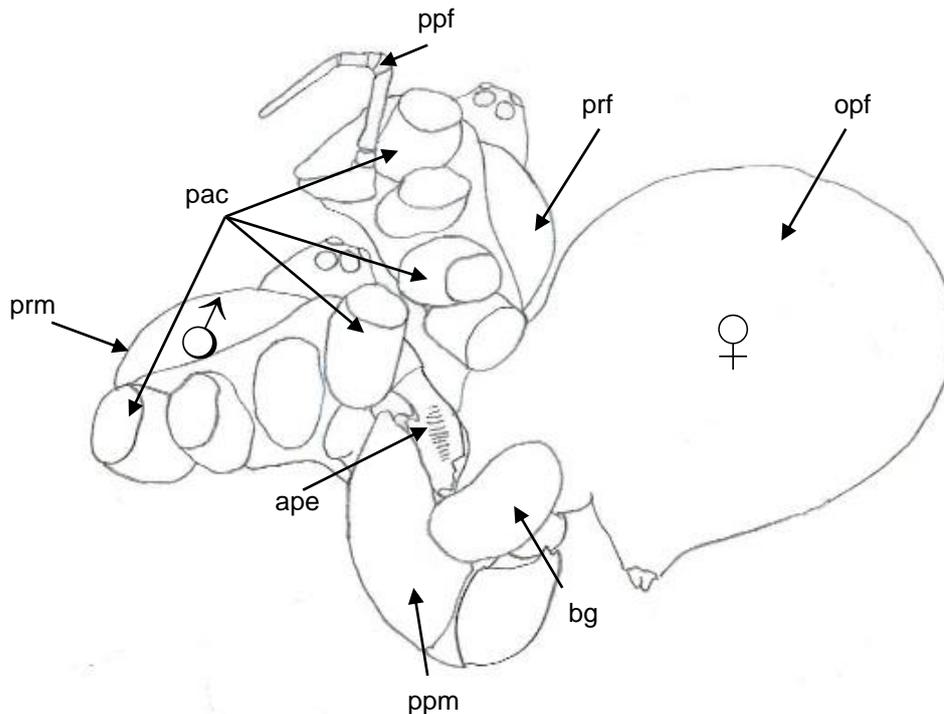


Fig. 2. Esquema lateral de enganche durante la cópula de *P. dugesi*. Se observa el prosoma del macho posarse sobre la parte ventral de la hembra y los pedipalpos masculinos dentro de la abertura genital femenina. Abreviaturas: bg) bulbo genital, ape) aparato estridulatorio, prm) prosoma masculino, prf) prosoma femenino opf) opistosoma femenino, pac) patas caminadoras, ppm) pedipalpo masculino, ppf) pedipalpo femenino. Modificado de Huber (1997).

Los caracteres masculinos que entran en contacto con estructuras correspondientes femeninas, pudieran ser el resultado de una rápida coevolución divergente entre sexos (Eberhard, 1985). En *P. globosus* se describe que, durante la cópula, las apófisis denticulares presentes en la armadura frontal de los quelíceros son presionados contra la apófisis doble presentes en el epiginio; esto pareciera normal debido a que el contacto y el roce es inherente al proceso, pero el interés se centra en entender el motor que ha originado la diversidad estructural

y su relación con la función que desempeñan y el papel adaptativo que juegan dichas estructuras de acuerdo a los intereses de cada sexo (Huber, 1994; Huber, 1995). En otra especie de la misma familia, *Pholcus* sp., se ha observado que el macho engancha una apófisis epiginial, utilizando el par de apófisis quelicerales durante la cópula (Uhl *et al.*, 1995; Huber, 1995), de observaciones como esa surgen cuestiones sobre la función de dichas estructuras.

3. Antecedentes

3.1 Historia natural

Las arañas están distribuidas por todo el mundo; se les puede encontrar en cualquier ambiente, con excepción del aire. Su cuerpo está constituido por dos tagmas; a la porción anterior se le denomina prosoma o cefalotórax y la parte posterior se llama opistosoma o abdomen. Presentan seis pares de apéndices: un par de quelíceros y un par de pedipalpos (Fig. 1a); estos últimos constituyen el segundo par de apéndices del prosoma, su segmentación es parecida a la de una pata caminadora sólo que carece del segmento del metatarso y se utiliza en la transferencia de gametos durante la cópula. Los cuatro pares de apéndices restantes son patas caminadoras (Foelix, 1996).

En el prosoma se localizan la boca y los ocelos. Está cubierto por dos placas; una dorsal denominada carapacho y una ventral llamada esternum. Dentro del prosoma se encuentra la porción principal del sistema nervioso, por lo que ahí se realizan los procesos de locomoción y alimentación, además de que en los machos participa en la reproducción. En el opistosoma se realizan las funciones de: digestión, respiración, producción de seda, circulación, excreción y, en el caso de las hembras, se alojan los órganos reproductores. Ambos tagmas se encuentran conectados y diferenciados por un estrechamiento denominado pedicelo (Foelix, 1996).

Debido a que en las arañas hay un desarrollo directo, la morfología de los juveniles es muy parecida a la de los adultos. Las estructuras genitales externas suelen ser de crucial importancia en la diagnosis específica, pero éstos no se diferencian hasta llegar al estado adulto, lo cual dificulta la correcta identificación de los taxones durante la etapa juvenil.

El orden Araneae (Arthropoda: Chelicerata) cuenta con más de 30000 especies, repartidas en 60 familias aproximadamente, de las cuales todas son carnívoras, depredadoras especializadas; utilizan su seda para cazar a la mayoría de sus presas y para refugiarse del medio. Sus presas pueden ser otras arañas pero principalmente son insectos, los cuales son inmovilizados mediante la inoculación de veneno, a través una mordedura, por ello la comunicación y apaciguamiento durante el cortejo se vuelve importante entre las arañas. El veneno tiene una doble función; primero permite inmovilizar a sus presas y después, predigerirla, ya que estos organismos no pueden masticar sus alimentos. El veneno contiene enzimas digestivas que licúan a la presa, para ser succionada posteriormente a través de su aparato bucal que actúa como sifón absorbente (Foelix, 1996).

La mayoría son cazadoras solitarias y sólo se ven en parejas al momento de reproducirse; debido a sus hábitos, los machos viven menos tiempo que las hembras ya que son ellos los que salen en busca de la pareja.

3.2 Hipótesis de selección sexual

Debido a las conductas agresivas que las caracterizan, las arañas exhiben un cortejo complicado en el que participan numerosas señales de reconocimiento y estimulación sexual. Los modelos actuales de selección sexual por elección femenina sugieren que se favorece la aparición de nuevos caracteres sexuales secundarios en los machos, como evidencias de su calidad genética (Eberhard, 1996). Por otra parte, la hipótesis del conflicto sexual plantea una fuerte divergencia de intereses entre sexos, con la finalidad de tener el control sobre el

apareamiento, en el que los machos obligan a las hembras a copular mientras que las hembras se resisten (Chapman *et al.*, 2003).

Se ha observado en arañas de la familia Pholcidae, que la hembra podría seleccionar a machos hábiles desde el cortejo y probablemente puede comparar con otros en cópulas posteriores; éste podría ser el caso en la especie *Pholcus phalangioides* (Schaäfer y Uhl, 2002); aunque este tipo de conductas se han visto también en especies como *P. globosus* (Huber y Eberhard, 1997; Peretti y Eberhard, comunicación personal), donde las hembras parecen preferir a machos que cortejan con mayor intensidad. La selección sexual podría favorecer la aparición de estructuras genitales masculinas que induzcan a la hembra a realizar procesos de post-intromisión, es decir, introducir el esperma que pudiera quedar alrededor de la abertura genital después de la cópula, lo que podría incrementar su oportunidad de fertilizar los huevos, actuando a modo de un cortejo copulatorio; esto propicia una “elección femenina crítica” (Eberhard, 1985, 1991, 1996; Huber y Eberhard, 1997).

En el marco de la hipótesis del conflicto sexual, por el control durante la cópula, los caracteres sexuales secundarios podrían estar coevolucionando, así como también otros caracteres genitales que también entran en contacto durante la interacción sexual (Arnqvist y Rowe, 1995; Alexander *et al.*, 1997; Holland y Rice, 1999). Esta hipótesis predice que en las hembras pudieran aparecer rasgos de resistencia para no ser controladas y en los machos características que obliguen a las hembras a copular (Chapman *et al.*, 2003). En este caso, si el conflicto sexual es fuerte, puede surgir una coevolución antagónica de caracteres entre sexos (Arnqvist y Rowe, 2002; Chapman, 2006; Parker, 2006); a manera de una carrera armamentista. Estamos hablando de estructuras utilizadas

directamente durante el apareamiento que, en el caso de los machos, son utilizadas para someter a las hembras, así como ganchos y conductas sexuales que lo favorecen; a su vez, en las hembras presuntamente se favorecería la presencia de dispositivos de resistencia antienganche y conductas para evitar o reducir al mínimo los costos impuestos por dichas cópulas forzadas, tales como son daños físicos, aumentando el riesgo de depredación o incluso la disminución del tiempo de forrajeo (Arnqvist, 1989; Arnqvist y Rowe, 1995).

En contraste, la hipótesis de elección femenina sugiere una cooperación selectiva de las hembras hacia los machos durante el apareamiento, mediante la aparición de estructuras sexuales secundarias en los machos, que favorecen la interacción sexual. Se presume que los machos utilizan dichas estructuras, así como conductas asociadas para la estimulación sexual con lo que persuaden a las hembras a aparearse con ellos (Eberhard, 1996; Eberhard, 2004a, 2004b).

Los datos utilizados para apoyar a cualquiera de estas hipótesis se basan en estudios con artrópodos, principalmente de anatomía comparada. Estos se concentran en el análisis de las estructuras que el macho utiliza para enganchar a la hembra y en la región femenina que es enganchada (Huber, 1998a). Sin embargo, es necesario examinar detalladamente el comportamiento asociado en ambos sexos, ya que de otra manera, sería difícil discriminar con precisión si el macho utiliza determinada estructura para estimular a la hembra o para forzarla durante la cópula. La manipulación experimental en forma y extensión de dichas estructuras en arañas y en otros grupos, ha demostrado ser un método útil para determinar su función morfológica; esto ha sucedido en escarabajos de agua (*Dytiscidae*), que al ser modificados, se afecta el tiempo de enganche aumentándolo (el experimento consistió en colocar un yeso cubriendo las

estructuras antienganche en hembras, lo cual provocó la inhabilitación de dichas estructuras facilitando la acción del macho en el enganche) y en la mosca escorpión (Mecoptera) donde la duración de la cópula se redujo de manera drástica, al hacer inoperante el órgano masculino de enganche (Thornhill y Sauer, 1991; Arnqvist y Rowe, 1995; Eberhard, 2001, 2002).

Hay caracteres presentes en los quelíceros masculinos de algunas arañas que entran en contacto directo con el epiginio (estructura sexual femenina) o con estructuras presentes en éste, que resultan de interés debido a su utilidad (Foelix, 1996; Huber, 1998a, 1998b, 2002). En la familia Pholcidae, este tipo de características son diversas y comunes, se trata de apófisis presentes en los quelíceros masculinos que entran en contacto con apófisis o ranuras femeninas presentes en el epiginio. Además, el conocimiento de la variedad de formas y localización de estas estructuras ha resultado útil en la taxonomía (Huber, 1998b, 2000). Según Huber (1993, 1998a) de las hipótesis anteriores, es decir, la de elección femenina críptica (cooperación sexual selectiva) y del conflicto entre sexos (coevolución sexual antagónica), la primera explica de mejor manera los datos disponibles sobre el dimorfismo sexual, asociados al agarre o enganche durante la cópula. Según Huber (1993, 1998a) y Huber y Eberhard (1997), las estructuras presentes en el epiginio tienen una relación, si no cooperativa, por lo menos neutral con respecto de las estructuras quelicerales masculinas. Sería de mucha utilidad un análisis de los patrones de conducta mostrados en ambos sexos de *P. dugesi* al realizar una manipulación experimental de las estructuras sexuales secundarias que participan en el anclaje durante la cópula, con la finalidad de determinar si son utilizadas con fines cooperativos o coercitivos. Esto es lo que se pretende analizar en este trabajo.

En las arañas de la familia Pholcidae, particularmente del género *Physocyclus*, se presentan caracteres que pueden ser de utilidad para poner a prueba las hipótesis antes descritas. En organismos de la especie *Physocyclus globosus*, los quelíceros masculinos interaccionan con el epiginio (Fig. 2) de tal manera que la apófisis presente en la parte anterior éste último, se empata a su vez con las cavidades presentes en los quelíceros del macho, al mismo tiempo que las apófisis denticulares de los quelíceros masculinos se presionan contra el bulbo esclerosado del epiginio (Huber y Eberhard, 1997). La interacción de estas estructuras se lleva a cabo durante toda la cópula. Por su parecido, resulta interesante pero aún poco estudiada, la especie *Physocyclus dugesi*. En las hembras de esta especie se presenta una apófisis bifurcada en el epiginio de tamaño considerablemente más grande que en *P. globosus*, además de que cubre la mayor parte del bulbo epiginial.

Por su parte, los machos de *P. dugesi* presentan una apófisis de tamaño grande saliente en la parte lateral anterior de cada quelíceros y una serie de pequeños procesos denticulares dorsales (Fig. 1b), que son de menor tamaño y más abundantes en comparación con las de su especie hermana (Huber, 1997). No existen estudios en esta especie acerca de cómo interactúan los quelíceros masculinos y el epiginio (Fig. 1c) durante el acople sexual, ni de su conducta asociada. Curiosamente, esta especie difiere de *P. globosus* y de otras arañas de la familia en que las hembras, una vez que se aparearon, se vuelven reacias a copular nuevamente hasta después de que ocurre la oviposición; además, el canibalismo sexual precopulatorio, de hembras a machos, ocurre con frecuencia (Peretti y Rodríguez-Márquez, en prep.).

Lo anterior podría sugerir un conflicto sexual, debido a las tendencias agresivas que presentan los organismos de *P. dugesi* y proporciona un modelo atractivo para examinar el uso y el comportamiento asociado de las apófisis epiginiales (femeninas) y apófisis quelicerales masculinas, en las que una conducta cooperativa puede ser poco notoria en comparación con las otras especies de la familia. Pero si, por el contrario, la conducta cooperativa antes y durante el anclaje copulatorio, en ambos sexos, predominase, estaría reforzando la hipótesis de elección femenina (Cordero y Heberhard, 2003, 2005; Eberhard, 2006).

Así, en este trabajo se ha considerado la contrastación empírica de las dos hipótesis, coevolución sexual antagónica y selección sexual críptica para relacionar las apófisis presentes en los quelíceros masculinos y la apófisis de mayor tamaño presente en el epiginio de las arañas de esta especie.

4. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

4.1 Hipótesis

- En el marco de coevolución sexual antagónica, se esperaría que los machos utilicen las estructuras de enganche para obligar a las hembras a copular; mientras que las hembras, por su parte, no ofrecerían ningún tipo de ayuda durante la fase precopulatoria, ni en el caso de que existan problemas de enganche para la cópula. Si las estructuras femeninas funcionan como antienganche, como se predice en este panorama, se esperaría que al modificar experimentalmente esta estructura femenina, la acción del macho sería facilitada, al no encontrar resistencia. Y bajo esta misma premisa, si se modificasen las estructuras sexuales secundarias masculinas, se estaría dificultando su función impidiéndole someter a la hembra; a su vez esta última no mostraría interés en el apareamiento y tal vez mostraría su conducta agonística.

- Bajo el supuesto de selección sexual críptica las estructuras que sirvan para el enganche, tanto en hembras como en machos, serían utilizadas mutuamente de manera cooperativa, por lo que las hembras ayudarían a los machos a engancharse en los momentos previos a la cópula, mostrando tolerancia e incluso, una reorientación del cuerpo favoreciendo al macho, sin retirarse pronto. Si las estructuras femeninas fuesen modificadas experimentalmente, tendría un impacto negativo sobre su función natural y su anulación ocasionaría dificultades a los machos durante el enganche con la hembra, traducido en más inversión de tiempo y en un mayor número de intentos de copular debido a la falta de éxito. Por otro lado, cuando los machos fuesen modificados se esperaría observar una dificultad en la fijación previa a

la cópula y las hembras mostrarían una conducta cooperativa en pro del apareamiento.

4.2 Objetivo general

Describir la interacción de las apófisis epiginiales y quelicerales masculinas de *Physocyclus dugesi* relacionada con la conducta sexual, poniendo a prueba las hipótesis de coevolución sexual antagonica y de selección sexual críptica.

4.3 Objetivos específicos

1.- Describir cómo las apófisis quelicerales masculinas de *Physocyclus dugesi* se ajustan a las apófisis epiginiales femeninas.

2.- Comparar la conducta de machos y hembras cuando las estructuras sexuales son manipuladas experimentalmente.

3.- Describir el comportamiento sexual en hembras y machos, asociado con la interacción de las estructuras sexuales durante el acople y la cópula.

4.- Identificar rasgos conductuales y/o morfológicos que confirmen alguna hipótesis de selección sexual: coevolución sexual antagonica o selección sexual críptica.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Especie de estudio

Las arañas de la familia Pholcidae pueden encontrarse en el campo o asociadas a zonas urbanas. *Physocyclus dugesi* Simon (1893) es una especie que vive asociada a los humanos, prefiriendo lugares húmedos. Ha sido reportada para México, Guatemala, Venezuela y Costa Rica (Huber, 1997). En México se distribuye básicamente en la zona del centro. El tiempo de vida aproximado en el laboratorio es de dos años. Se pueden reproducir durante todo el año, las hembras llegan a producir de dos a cuatro bolsas de huevos al año (Peretti; comunicación personal).

La diagnosis de esta especie caracteriza a los machos por presentar un órgano estridulatorio en la parte lateral de los quelíceros que utilizan en el cortejo para la comunicación con las hembras (a través de hacer vibrar la tela) y muchas apófisis en forma de procesos denticulares, de color negro, en la parte frontal de éstos. También, presentan un procurus por el cual resbala el líquido espermático al interior de la hembra y el émbolo, que cubre el canal por el cual sale el líquido espermático directamente del bulbo genital masculino (Fig. 3b). Las hembras presentan un epiginio esclerosado y alargado, con una apófisis bifurcada anterior, sobre la cual se apoyan los quelíceros masculinos durante la cópula (Fig. 3a). El color de estos organismos es café pardo.

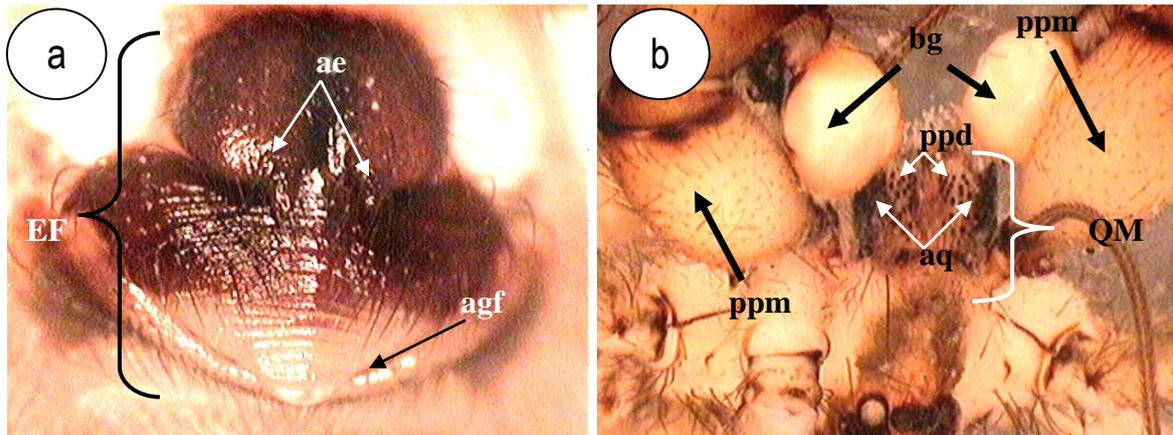


Fig. 3. Genitales externos de *P. dugesi*. a) Vista ventral de epiginio (femenino). b) Vista dorsal anterior de un macho. Abreviaturas: ae) apófisis epiginial, agf) abertura genital, aq) apófisis quelicerales, bg) bulbos genitales, ppd) pequeños procesos dentiformes, QM) quelíceros y ppm) pedipalpos.

5.2 Obtención y crianza

Individuos juveniles cercanos a la madurez fueron recolectados en habitaciones, baños y construcciones en la ciudad de Pachuca en el Estado de Hidalgo, México, a partir del verano de 2002 y hasta el otoño de 2003. Una vez en el laboratorio, los organismos fueron mantenidos de manera individual en habitáculos de plástico de 10 cm de diámetro x 13 cm de altura. Para mantener la humedad se utilizó algodón remojado. Fueron alimentados una vez por semana, mediante organismos adultos de *Drosophila* sp. y *Musca domestica* (Diptera). Una vez que los individuos alcanzaban la madurez sexual, las hembras eran separadas y trasladadas a habitáculos más grandes (20 cm de altura x 20 cm de diámetro); las hembras construían su tela y las condiciones estaban listas para realizar los apareamientos experimentales, en condiciones adecuadas de temperatura y luz ambiente.

El criterio que se tomó para coleccionar los individuos juveniles fue que no presentasen engrosamiento en lo pedipalpos, típico del estado adulto en machos, que además presentan el bulbo genital. Asimismo se distinguió el oscurecimiento

en la parte ventral del opistosoma causado por el esclerosamiento del epiginio en hembras adultas, lo cual es fácil de observar a simple vista.

5.3 Morfología de las apófisis y enganche

Para poder describir la interacción entre la apófisis epiginial y las quelicerales masculinas, se fijaron parejas durante el apareamiento mediante la administración de cloruro de etilo ($\text{CH}_3\text{-CH}_2\text{-Cl}$), provocando la inmovilización inmediata y con ello la postura. Posteriormente se preservaron estas parejas en una solución de etanol ($\text{CH}_3\text{-CH}_2\text{-OH}$) al 80%. Para observar los mecanismos de anclaje entre los quelíceros del macho y las apófisis epiginiales, se manipularon las parejas previamente preservadas bajo un estereoscopio y fueron separadas cuidadosamente entre sí. También, se obtuvieron micrografías de microscopio electrónico de barrido (Smithsonian Tropical Research Institute, Costa Rica) para distinguir con más detalle la interacción de estas estructuras. Las muestras utilizadas para microscopía electrónica fueron deshidratadas en etanol ($\text{CH}_3\text{-CH}_2\text{-OH}$) y recubiertas con oro en un dispositivo de pulverización catódica para poder ser observados.

5.4 Diseño experimental

5.4.1 Efecto de manipular los mecanismos de anclaje sobre la conducta del apareamiento en *P. dugesi*

Con la finalidad de analizar las consecuencias derivadas de la función de las apófisis epiginiales (femeninas) y quelicerales masculinas de *P. dugesi* y su efecto al ser modificados previo al apareamiento, se formaron tres grupos experimentales independientes y un grupo testigo, cada uno con N de 20 parejas

de machos y hembras. Para hacer la modificación experimental se tomaron a los organismos por las patas caminadoras mediante una pinza entomológica modificada con hule espuma, la cual estaba fija a un brazo mecánico multiusos. Una vez que se inmovilizaron los individuos, se utilizó un pegamento hidrosoluble que se colocó sobre los caracteres de interés, para afectar su función, con el apoyo de un estereoscopio:

Grupo experimental 1: hembras modificadas por una gota gruesa de pegamento que cubre la apófisis epiginial.

La modificación en este grupo fue más conspicua, cubriendo por completo el epiginio, incluidas las apófisis ahí presentes, pero sin interferir con la abertura genital; lo anterior con la finalidad de impedir el enganche de los quelíceros masculinos durante la cópula (Fig. 4a). Los machos no fueron modificados.

Grupo experimental 2: machos modificados.

Las grandes apófisis laterales presentes en los quelíceros masculinos y los pequeños procesos denticulares fueron cubiertos por una gota uniforme de pegamento, con la precaución de no afectar la boca (Fig. 4b). Las hembras de este grupo experimental no fueron modificadas.

Grupo experimental 3: hembras modificadas por una capa delgada y homogénea sobre la apófisis del epiginio.

Sobre la apófisis bifurcada presente en el epiginio, se colocó una capa de pegamento delgada y regular, sin afectar al resto del epiginio y la abertura genital, para no impedir el enganche y la cópula (Fig. 4c). Los machos no fueron modificados.

Grupo control 4: Individuos sin modificación experimental.

Hembras y machos sin ningún tipo de modificación en sus apófisis epiginiales y quelicerales, que realizaron el apareamiento de manera normal.

Se realizaron comparaciones entre los tres grupos experimentales con el grupo control.

Para comparar las respuestas conductuales masculinas y femeninas relacionados con el enganche y la cópula, todas las secuencias precopulatorias y de cópula fueron grabadas en video con una cámara digital de 8 mm (Sony DCR-TRV351, zoom óptico 20X) equipada con lentes de aumento +6; con lo cual se logró un acercamiento que permitió observar los movimientos y las interacciones de los quelíceros del macho con el epiginio. Posteriormente, los videos fueron transcritos para el análisis de la conducta mediante el programa Etholog 2.2 (Ottoni, 2000), el cual permite codificar a un lenguaje de computadora las conductas que fueron observadas, determinando su presencia, duración y repetición.

Las observaciones se centraron principalmente en las variables relacionadas con la conducta precopulatoria y la cópula que pudieran confirmar alguna hipótesis de selección sexual, quedando clasificadas de la siguiente manera:

1) Fase precopulatoria, en la cual se consideraron las siguientes variables:

a) El tiempo precopulatorio (segundos) que tardan los machos desde que inician la conducta sexual hasta que logran acoplarse e introducir los pedipalpos en la abertura genital femenina, con lo cual comienza la cópula.

b) La frecuencia (es decir, el número de veces que se observa) del patrón de conducta y la tasa (frecuencia del patrón de conducta entre el tiempo

precopulatorio) de los patrones masculinos estimulantes: la estridulación (movimiento brusco vibratorio de todo el cuerpo que el macho realiza, como si temblara, con el que se identifica con las hembras) y cortejo con patas (movimientos de rasgueo con las patas por los machos sobre la tela de las hembras).

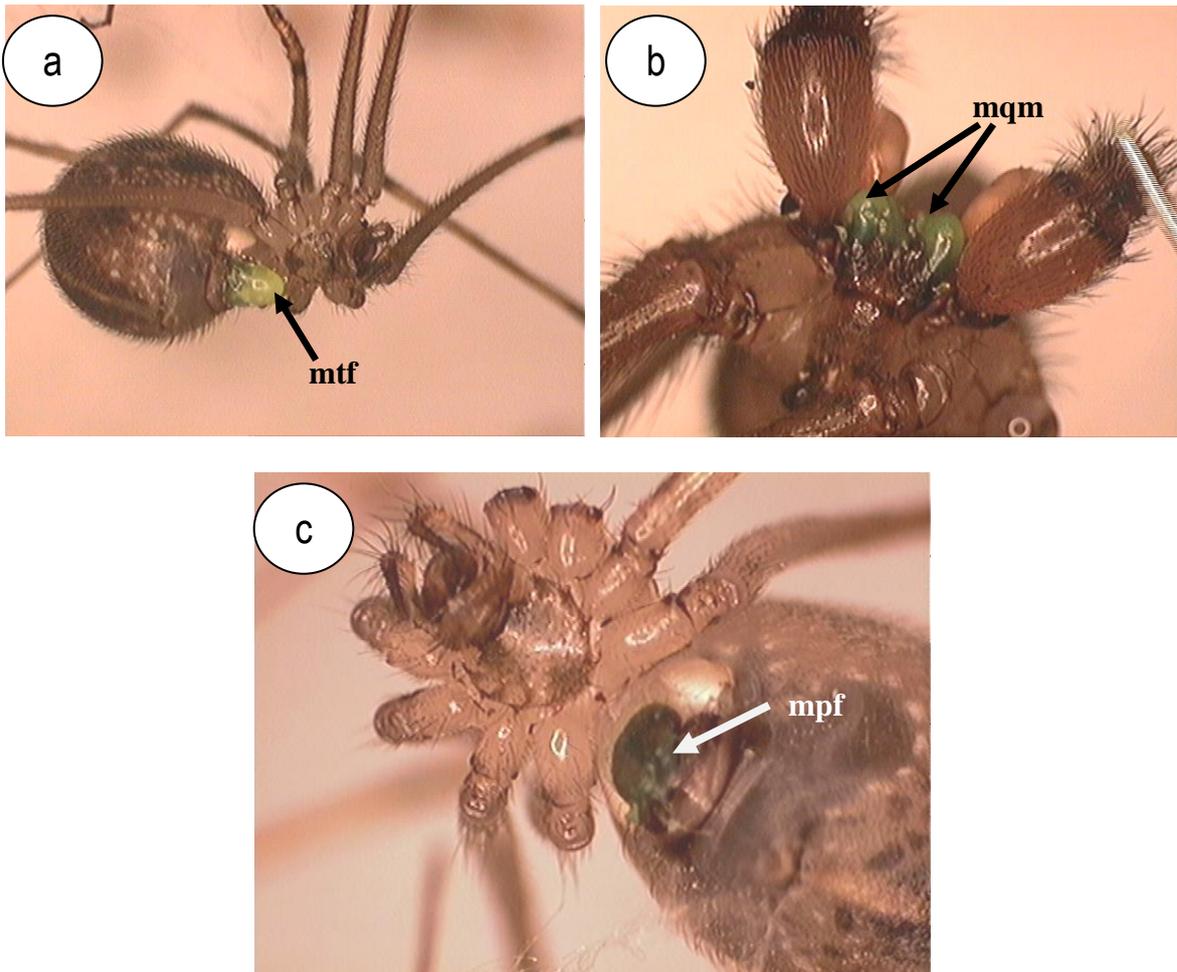


Fig. 4. Tipos de modificación en cada grupo experimental a) Grupo experimental 1, hembras exageradamente modificadas; abundante pegamento (color verde) en forma de gota (mtf), que cubre en su totalidad la apófisis epiginial; b) Grupo experimental 2, machos modificados, el pegamento cubre las grandes apófisis laterales y los pequeños procesos dentiformes dorsales sobre los quelíceros (mqm); c) Grupo experimental 3, hembras poco modificadas; pegamento esparcido uniformemente (mpf) sobre la apófisis bifurcada del epiginio.

c) Frecuencia y tasa de las conductas asociadas con el enganche y principios de intromisión genital: la rotación de los pedipalpos (reorientación de los pedipalpos que los machos llevan a cabo para introducirlos dentro de la abertura genital, ya que la posición normal de éstos no permite dicha acción; los

pedipalpos son girados 90° desde la coxa, cuando el macho está colocado en la parte ventral de la hembra y recargado con los quelíceros sobre la apófisis epiginial), reacomodo de los pedipalpos (reorientación de los pedipalpos a su posición normal) e intentos de inserción (el número de veces que el macho intenta realizar la intromisión de los pedipalpos, palpando muy cerca de la abertura genital femenina).

2) Fase copulatoria, que incluye las siguientes variables:

a) Duración de la cópula en minutos (dando inicio cuando el macho consigue introducir los pedipalpos en el interior del epiginio y culmina cuando son extraídos).

b) Frecuencia y tasa de los movimientos de los pedipalpos del macho, denominados “apretones” (una vez que los pedipalpos se encontraron dentro de la abertura genital, los machos empujan o contraen al mismo tiempo ambos pedipalpos para presionar el bulbo genital y expulsar el líquido seminal).

c) Frecuencia con la que las hembras o los machos determinan el final de la cópula (cuando uno de los miembros de la pareja toma la iniciativa de desengancharse finalizando el acto sexual).

De todas las interacciones hembra–macho, se prestó especial atención en detectar conductas femeninas que podrían facilitar o dificultar las acciones del macho, tales como la postura del cuerpo o la permanencia apacible o agresiva. Se examinaron todas las secuencias de apareamiento de cada uno de los videos, para detectar conductas cooperativas o de rechazo en la fase precopulatoria y en la cópula.

5.4.2 Efectos de la manipulación sobre la fecundidad femenina

Las hembras inseminadas de los grupos experimentales (hembras poco modificadas y machos modificados) y del grupo control (parejas sin modificación alguna) fueron examinadas con la finalidad de medir el efecto de las modificaciones en las apófisis epiginiales y quelicerales masculinas, sobre la fecundidad femenina. Las hembras fueron mantenidas en sus habitáculos para obtener el saco de huevos respectivo. El conteo de huevos se realizó una vez que las hembras mostraron el saco de huevos colgando de sus quelíceros y además presentaron un cambio de coloración de gris a blanco, lo cual indica que es posible identificar huevos fértiles de aquellos que no fueron fertilizados, y así poder registrar el número y el porcentaje de huevos fértiles (Peretti, comunicación personal).

5.4.3 Análisis de los datos

A partir del análisis de los videos y la codificación de las conductas sexuales, los datos obtenidos en las fases precopulatoria y copulatoria no mostraron una distribución normal. Se realizaron pruebas no paramétricas para identificar si existen diferencias entre los tres grupos experimentales y el grupo control, para lo cual se utilizó un análisis Kuskall-Wallis. Para determinar las diferencias específicas entre los grupos se aplicó una U de Mann-Whitney empleando el software STATISTICA 1998, Ver. 5.1.

(www.statsoft.com/company/newsletter/dec_99.html).

Las variables de los patrones de conducta utilizadas fueron, A) fase precopulatoria: la duración de esta fase en segundos, la frecuencia y tasa de la estridulación masculina, la frecuencia de rotación de pedipalpos, la frecuencia y

tasa de cortejo con patas, la frecuencia de reacomodo de pedipalpos y la frecuencia de intentos de inserción; B) fase copulatoria: duración de la cópula en minutos y la frecuencia y tasa de “apretones”. Para analizar las consecuencias de los tratamientos, las variables utilizadas fueron: el número y porcentaje de huevos fértiles.

6. Resultados

6.1 Morfología de enganche: estructuras masculinas y femeninas

Las apófisis masculinas que actúan para la fijación, están ubicadas en el área frontal de los quelíceros, en esta área se presentan muchos procesos dentiformes pequeños y la gran apófisis espiniforme en la parte lateral de cada quelícero (Fig. 5a). Las hembras carecen de estos procesos y apófisis en sus respectivos quelíceros.

En las hembras, el epiginio representa la zona de enganche durante la cópula; está constituido por una apófisis esclerosada doble en su extremo posterior (Fig. 5c). Después de acercarse a la hembra, el macho gira sus pedipalpos 90° en la parte de la coxa y el trocánter; posteriormente, se da el enganche entre los quelíceros y sus múltiples y delgadas sensilas, al igual que el par de apófisis masculinas contra la superficie del epiginio que presionan sobre la gran apófisis doble que hay en éste (Fig. 5b). Después, el macho inserta simultáneamente los pedipalpos en la abertura genital de la hembra. El enganche y la torsión de los pedipalpos, descritos anteriormente, persisten durante toda la cópula, en donde además, se presentan apretones de los pedipalpos masculinos.

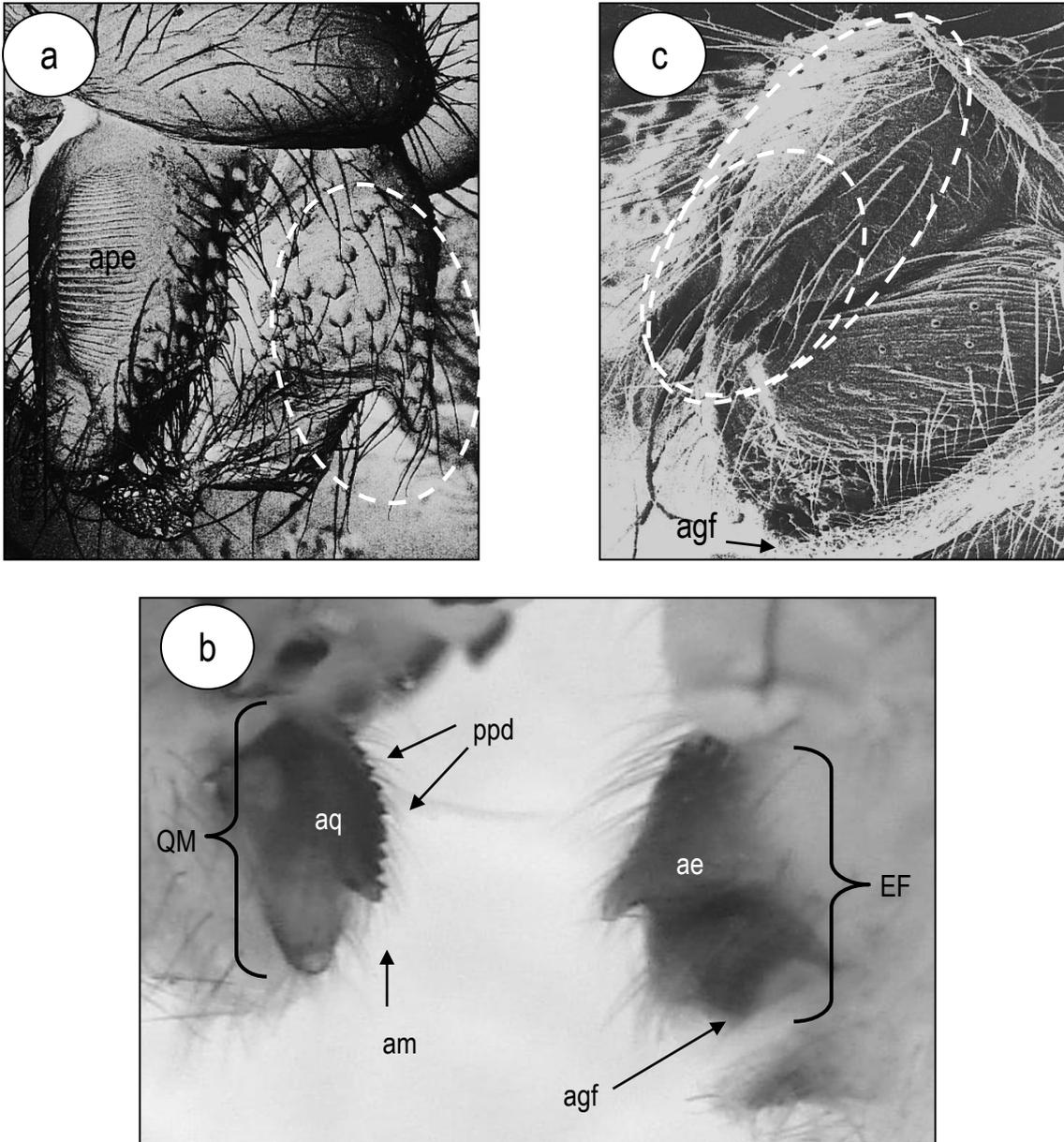


Fig. 5. Estructuras femeninas y masculinas utilizadas para enganche en *Physocyclus dugesi*: a) Superficie de las apófisis espiniformes (vista semi-lateral), utilizando microscopia electrónica de barrido. La zona ovalada marca la parte que fue cubierta con pegamento (únicamente de un quelícero). b) Vista lateral del quelícero masculino (a la izquierda) y el epiginio (a la derecha), fase inmediata anterior al contacto entre ambas regiones. c) Epiginio, en donde se muestran la apófisis dividida en dos, a través de microscopia electrónica de barrido. La parte delimitada por el óvalo, señala las partes cubiertas por el pegamento, de acuerdo con el grupo experimental (óvalo pequeño: hembras poco modificadas, óvalo grande: hembras modificadas completamente). Abreviaturas: aq) apófisis queliceral, ae) apófisis epiginial, EF) epiginio, agf) abertura genital femenina, am) apófisis masculina, QM) quelícero del macho, ape) aparato estridulatorio, ppd) pequeños procesos dentiformes.

6.2 Efecto de la manipulación de los mecanismos de anclaje en la conducta sexual

6.2.1 La conducta precopularia

Las pruebas estadísticas permitieron identificar que los resultados obtenidos a partir de las variables medidas hacen de los tratamientos diferentes como consecuencia del experimento.

En los grupos experimentales que se modificaron las apófisis masculinas y femeninas ocurrió un aumento significativo sobre la duración de la fase precopularia con respecto al grupo control ($H = 24.33$; g.l.= 3; $P = 0.0001$). Esto fue todavía más evidente en los grupos de hembras exageradamente modificadas (Fig. 6, Cuadro I).

Después del análisis de los videos, se detectó que el incremento en la duración de la fase precopularia en todos los grupos modificados experimentalmente, se produjo porque los machos no podían insertar sus pedipalpos en la abertura genital de las hembras. En esta situación, el número de veces que los machos rotaron sus pedipalpos antes de la intromisión genital difiere significativamente entre algunos grupos, con tendencias a incrementarse en comparación con el grupo control ($H = 26.31$; g.l.= 3; $P = 0.0001$) (Cuadro I). La mayor frecuencia de este patrón corresponde a las secuencias de apareamiento donde las hembras fueron totalmente modificadas y cuando los machos fueron modificados.

En relación con la dificultad durante el enganche, aumentó en los machos la frecuencia de aparición de los patrones de estimulación, como son, la estridulación y el cortejo con las patas en todos los grupos experimentales en comparación con el grupo control ($H = 17.32$; g.l.= 3; $P = 0.0006$ y $H = 31.97$; g.l.=

3; $P = 0.0001$, respectivamente). Estos patrones se incrementaron en secuencias precopulatorias en los grupos de hembras exageradamente modificadas y de machos modificados (Cuadro I). Otros dos patrones de comportamiento masculino asociados a la intromisión de los pedipalpos en la abertura genital femenina son “el reacomodo de los pedipalpos” y “los intentos de inserción” (que también presentaron un aumento significativo en los grupos experimentales en comparación con el grupo control ($H = 24.10$; g.l.= 3; $P = 0.0001$ y $H = 36.04$; g.l.= 3; $P = 0.0001$, respectivamente) (Cuadro I).

El análisis en escala de los videos demostró que las hembras no son agresivas previo a la cópula, cuando habían sido parcialmente o exageradamente modificadas, ni cuando el macho presentaba la modificación en las apófisis quelicerales. Normalmente, las hembras mostraron aceptación, permaneciendo inmóviles cerca de los machos; tomando una posición que dejaba acercarse al macho. Se registró que extienden las patas dejando descubierta la abertura genital; de esta manera, los machos se enfocan directamente en la “rotación del palpo”. Esta predisposición positiva al apareamiento fue menos evidente en el grupo de hembras totalmente modificadas en el que 8/20 cerraron la abertura genital; esto ocurrió después de que el macho ya había llevado a cabo varios intentos de inserción de los pedipalpos.

6.2.2 La conducta durante la cópula

En el grupo de hembras totalmente modificadas, en que el pegamento cubrió las apófisis epiginiales, se evitó por completo la cópula (20/20). Esto se debe a que los machos no lograron encontrar la posición adecuada e introducir los pedipalpos.

Cuadro I. Efecto de la manipulación de las apófisis genitales sobre las variables precopulatorias. Análisis de resultados de la comparación específica entre cada uno de los grupos experimentales y grupo control, resaltando mediante un asterisco* los grupos significativamente diferentes con respecto a las variables precopulatoria. La frecuencia de aparición de las conductas se muestran en valores de medianas, la tasa es la relación de la frecuencia de la conducta / duración de la fase precopulatoria (N =20).

Nombre del patrón de conducta	Medianas				Valor de H	Comparación entre grupos (Mann-Whitney U test)	U	P
	♀ Exageradamente modificadas (1)	♂ Modificados (2)	♀ Poco modificadas (3)	Cópulas control (4)				
Duración de la fase precopulatoria (seg.)	237.33	126.22	42.53	25.32	24.33	(1) - (2) *(1) - (3) *(1) - (4) *(2) - (3) *(2) - (4) (3) - (4)	127 182 202 180 200 145	0.57 0.003 0.00007 0.004 0.0001 0.19
Frecuencia de estridulación masculina	1	2	1	0	17.32	(1) - (2) (1) - (3) *(1) - (4) (2) - (3) *(2) - (4) *(3) - (4)	156 178 218 122 160.5 162.5	0.07 0.9358 0.000006 0.68 0.02 0.02
Tasa (núm. de estrid. masc./ duración precopulatoria.)	0.005133	0.008275	0.002336	0	11.78	(1) - (2) (1) - (3) (1) - (4) *(2) - (3) *(2) - (4) *(3) - (4)	114 131.5 133 225 172.5 180	0.94 0.42 0.037 0.000001 0.001 0.0005
Frecuencia de rotación de pedipalpos	4	4	2	1	26.31	(1) - (2) *(1) - (3) *(1) - (4) *(2) - (3) *(2) - (4) (3) - (4)	124.5 182 217.5 168.5 202.5 150	0.61 0.003 0.000002 0.02 0.00002 0.08
Frecuencia de cortejo con patas	6	6	1	0	31.97	(1) - (2) *(1) - (3) *(1) - (4) *(2) - (3) *(2) - (4) *(3) - (4)	119 183.5 211.5 196.5 213.5 177	0.78 0.0029 0.00002 0.0004 0.00001 0.004
Tasa (núm. de cort. patas./ duración precopulatoria)	0.020596	0.04987	0.002809	0	14.43	(1) - (2) *(1) - (3) *(1) - (4) *(2) - (3) *(2) - (4) (3) - (4)	122.5 180 181 185 182 149	0.68 0.005 0.003 0.002 0.003 0.10
Frecuencia de reacomodo de pedipalpos	3	2	1	0	24.11	(1) - (2) *(1) - (3) *(1) - (4) (2) - (3) *(2) - (4) *(3) - (4)	145 171 210 139.5 187.5 180	0.17 0.01 0.000008 0.25 0.0002 0.0005
Frecuencia de intentos de inserción	3	2	1	0	36.04	(1) - (2) *(1) - (3) *(1) - (4) *(2) - (3) *(2) - (4) *(3) - (4)	122.5 196.5 225 176.5 210 195	0.67 0.0003 0.000001 0.006 0.000008 0.00006

El final de apareamiento fue decidido por el macho en 8/20 casos; en estas secuencias el macho realizó la rotación de los pedipalpos hasta 13 veces y en múltiples ocasiones intentó el enganche de sus quelíceros sin modificar sobre la apófisis femenina completamente modificada. El cortejo fue abruptamente interrumpido por las hembras en 8/20 casos. En cuatro casos las hembras se mostraron agresivas, atacando a los machos y en uno de ellos, el macho murió por ese motivo. En las secuencias de machos modificados con hembras sin modificar, hubo 8 de 20 cópulas, resaltando las capacidades de estos machos sobre los demás para poder copular; mientras que en todas las secuencias de hembras poco modificadas con machos sin modificar, las parejas copularon (20/20). En estos dos grupos manipulados experimentalmente, la duración de la cópula fue mucho más baja que en la del grupo control ($H = 31.27$; $g.l.= 2$; $P= 0.0001$) (Fig. 6, Cuadro II). A causa de esta disminución, la frecuencia de “apretones” fue mayor en las cópulas control ($H=33.04$; $g.l.=2$; $P=0.0001$). Pero la tasa de “apretones” (frecuencia de apretones/ duración de la cópula) también difirió significativamente entre los tres grupos ($H=30.28$; $g.l.=2$; $P=0.0001$). El valor más elevado corresponde a las secuencias de cópulas con hembras poco modificadas (Cuadro II).

Tanto en secuencias de hembras poco modificadas como en las de machos modificados, en ocasiones, alguno de los pedipalpos quedaba fuera de la abertura genital femenina, hasta por 16 minutos. Esto ocurrió de manera indiscriminada pudiendo ser el izquierdo o el derecho (Fisher: $P > 0.05$). No se encontraron efectos significativos causados por las modificaciones en relación con cuál de los sexos determina el final de la cópula, ya que al igual que en el grupo control, en las secuencias de ambos grupos experimentales el final fue

determinado por el macho, tomando la iniciativa al sacar lentamente los pedipalpos de la abertura genital femenina.

Cuadro II. Efecto de la manipulación de las apófisis genitales sobre las variables durante la cópula. Análisis de resultados de la comparación entre cada uno de los grupos experimentales y del grupo control resaltando mediante un asterisco* los grupos significativamente diferentes con respecto a las variables de la copula. La frecuencia de aparición de las conductas se muestran en valores de medianas, la tasa es la relación de la frecuencia de la conducta / duración de la copula (N =20).

Nombre del patrón de conducta	Medianas				Valor de H	Comparación entre grupos (Mann-Whitney U test)	U	P
	♀ Exageradamente modificadas (1)	♂ Modificados (2)	♀ poco modificadas (3)	Cópulas control (4)				
Duración de la cópula (min.)	-	0	21.57	71.39	31.27	* (2) - (3) *(2) - (4) *(3) - (4)	58 58 224	0.002 0.002 0.000003
Frecuencia de apretones	-	0	10.13	20.82	33.04	*(2) - (3) (2) - (4) *(3) - (4)	56 37.5 200	0.004 0.22 0.001
Tasa (número de apretones/ Dur. Cop.)	-	0	0.469634	0.298992	30.28	*(2) - (3) *(2) - (4) *(3) - (4)	50 60 225	0.02 0.001 0.000002

6.3 Tamaño de la puesta y fertilidad de los huevos

A pesar de la disminución significativa de la duración de la cópula, en secuencias con hembras poco modificadas (mediana=43.5) machos modificados (mediana=31.5) y grupo control (mediana= 41.5), no hubo diferencias entre los grupos con respecto al número de huevos puestos por las hembras (H=0.911; gl.=2; P=0.6343), ni en el porcentaje de huevos fertilizados (F= 1.81; gl.= 2,26; P=0.18).

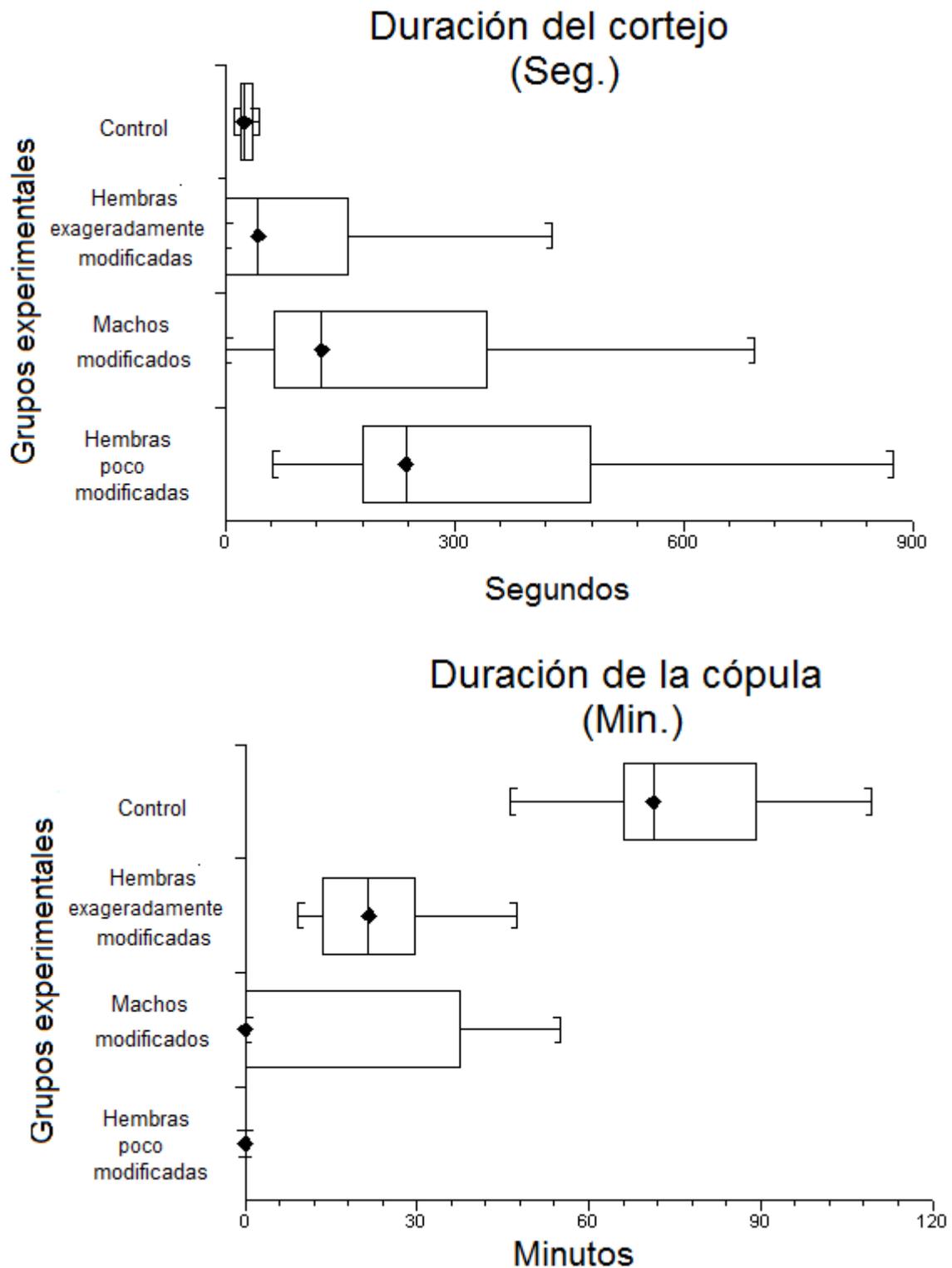


Fig. 6. Efecto de la manipulación sobre las apófisis femeninas y masculinas sobre la duración de la fase precopulatoria (arriba) y la cópula (abajo). Nótese que la modificación provocó precopulas más largas y cópulas más cortas o ausencia en hembras exageradamente modificadas.

□ Cuartiles • Mediana [Rangos

6.4 Conductas raras durante las interacciones

Se excluyeron de los análisis a los individuos que se quitaron de manera parcial o por completo el pegamento. Es importante mencionar algunas conductas ya que pueden representar un cierto grado de plasticidad de la conducta durante la fase precopulatoria. Se observó que las hembras modificadas en raras ocasiones se quitaban el pegamento que cubría la apófisis del epiginio; sólo en 1/26 casos. Sin embargo, en 5/26 casos los machos utilizaron los pedipalpos para separar el pegamento de las hembras poco modificadas. Para quitar el pegamento los machos llevaron a cabo una conducta particular: frotaron la parte distal del conductor (procursus) contra el pegamento, hasta que hicieron una ranura entre el epiginio y el pegamento, pudiendo levantar el pegamento y quitarlo. Otra conducta inusual se produjo en secuencias de cópula con hembras parcialmente modificadas, en 4 casos, el macho interrumpió la cópula, sacando los pedipalpos de la abertura genital femenina, "reacomodó sus pedipalpos", permaneciendo sobre las modificación femenina durante 13.7 ± 9.6 segundos; posteriormente, el macho volvió a rotar los pedipalpos y los introdujo una vez más, en la abertura genital femenina. Resulta importante destacar que en estos casos, las hembras permanecieron inmóviles, apacibles sin cerrar la abertura genital.

7. Discusión

Resulta interesante la conducta que tomaron las hembras en las secuencias de cópulas experimentales a partir de los resultados. Se comportaron cooperativas durante la fase precopulatoria, no sólo cuando ellas eran las que presentaban la modificación en el epiginio, sino también, cuando los machos presentaban esta condición en sus quelíceros; lo que indica que el enganche de los quelíceros del macho sobre el epiginio de la hembra no es forzado físicamente. Este patrón se opone a las predicciones de la hipótesis de coevolución antagónica (Alexander et al., 1997; Chapman *et al.*, 2003; Arnqvist y Rowe, 2005; Chapman, 2006), en donde no se espera una conducta cooperativa por parte de las hembras, cuando los machos se intentan enganchar para iniciar la cópula. De hecho, en un escenario en donde la cópula es obligada, las hembras deberían mostrar resistencia hacia cualquier intento de apareamiento y los machos utilizarían la coerción física para superar esta negativa femenina este tipo de interacciones se presenta en escarabajo de agua, donde los machos obligan a copular a las hembras mediante uñas que las lesionan (Arnqvist y Rowe, 1995). Por el contrario, los resultados indican que las hembras cooperan con los machos durante la fase precopulatoria, tanto en las interacciones con hembras y machos modificados como en las cópulas control, manteniendo la abertura genital abierta, acercando la abertura genital hacia los pedipalpos del macho y manteniendo las patas extendidas lateralmente facilitando el contacto corporal, mientras aumentan los patrones de estimulación masculinos, como la estridulación y el cortejo con las patas. Por lo tanto, los resultados apoyan predicciones propuestas por la hipótesis de selección sexual criptica (Cordero y

Eberhard, 2003, 2005; Eberhard, 2006), que considera la cooperación mutua entre sexos para llevar a cabo el enganche antes de la cópula.

Sin embargo, tras permanecer cooperativa durante una parte de la precópula, algunas hembras rechazaron al macho cuando por causa del defecto, no consiguió enganchar los quelíceros a la apófisis del epiginio. Esto indica que las hembras modulan su cooperación, ya que permanecen tolerantes durante determinado tiempo límite; esto concuerda con el carácter selectivo implícito de esta cooperación (Eberhard, 1985; 1991). Lo anterior, puede sugerir que las hembras de *P. dugesi*, estarían evaluando a los machos de acuerdo con sus capacidades para engancharse adecuadamente en la posición correcta y de manera rápida (Huber, 1993; 1998a).

Los resultados no apoyan la idea de que las apófisis epiginiales femeninas y quelicerales masculinas de *P. dugesi*, funcionen como antienganche. Por el contrario, dichas estructura genitales actúan de manera complementaria: las apófisis femeninas ayudan al enganche de las apófisis de los quelíceros del macho (Huber, 1996; Eberhard, 2001). La anulación parcial o total de las estructuras femeninas que ayudan a enganchar los quelíceros del macho, refleja un aumento en el tiempo de la fase precopulatoria, debido a que los machos tuvieron que repetir los patrones de conducta asociados con el enganche y preinserción de los pedipalpos.

De hecho, las apófisis genitales de *P. dugesi* parecen ser el reflejo de una cooperación intersexual. Aunque a primera vista, el área frontal de los quelíceros masculinos, junto con sus procesos denticulares y las grandes apófisis laterales podrían aparentar un anclaje obligado y que las apófisis femeninas parecieran estar destinadas a evitar o dificultar el enganche masculino, los análisis detallados

de los videos y de las parejas congeladas en el acto copulatorio, mostraron que las estructuras quelicerales masculinas, en realidad se recargan sobre la apófisis anterior del epiginio; esto funciona como plataforma para asegurar el contacto. Además, los dos grandes procesos laterales de los quelíceros masculinos coinciden en ambas bifurcaciones distales de la apófisis epiginial. En *P. globosus* se presenta una apófisis en la parte anterior del epiginio la cual encaja en la ranura que presentan los machos en la región media de los quelíceros (Huber y Eberhard, 1997), con una función similar, cooperación intersexual durante el apareamiento.

Las hembras que fueron exageradamente modificadas no copularon debido a que la modificación fue tan grande, que impidió al macho enganchar las apófisis quelicerales sobre la plataforma del epiginio que permanecían cubiertas por el pegamento; los machos intentaron realizar el enganche y aunque las hembras fueron inicialmente cooperativas, al final los rechazaron sin que hubiera inserción de los pedipalpos. En el caso del grupo de hembras poco modificadas, la presencia del pegamento no impidió que se llevara a cabo la cópula, pero sí provocó una disminución en la duración de ésta, lo que indica que las apófisis epiginiales, son estructuras importantes que favorecen el “agarre” con las apófisis quelicerales masculinas y con ello se prolongue el apareamiento, es decir, son estructuras que evolucionaron para la cooperación (Huber, 1996).

La cooperación mostrada por las hembras no podía explicarse como un hecho forzado, en la que el “agarre” se presentara como una condición obligatoria para recibir los espermatozoides necesarios para la fecundación de los huevos. El hecho de que en las secuencias de apareamientos experimentales, el tiempo de copulación se redujera en comparación con el grupo control, no afectó en que las

hembras recibieran suficiente esperma para fertilizar la mayoría de los huevos de la primera oviposición. En otros casos, como el de la mosca escorpión *Panorpa vulgaris* (Mecoptera), se ha observado que al hacer inoperante el órgano masculino de enganche, la duración de la cópula se reducía drásticamente, lo cual se interpretó como prueba de que la función adaptativa de esta estructura, era su utilidad en el intercambio de gametos, más allá de la duración de apareamiento (Thornhill y Sauer, 1991). Como en las secuencias experimentales de machos de *P. dugesi* también ocurrió una reducción en la duración de la cópula, podría ser indicativo de una reducción en su eficacia biológica, pero no hay datos sobre el efecto total de esta reducción en oviposiciones posteriores a la primera. Este es uno de los temas que necesitan estudiarse más a fondo para conocer las posibles consecuencias que tiene la reducción en la duración de la cópula en estas arañas. El agotamiento de los espermatozoides puede presentarse más rápidamente en hembras que recibieron menos esperma como consecuencia de cópulas cortas, si es que aparece alguna relación directa entre ambas variables. Esto podría tener consecuencias negativas para las hembras ya que deben copular más veces para tener suficiente esperma y así fertilizar por completo el saco de huevos en las oviposiciones posteriores.

Si la cooperación femenina pudiera explicarse por la obligatoriedad de conseguir esperma, todas las hembras vírgenes estarían obligadas a ser cooperativas y esto disminuiría en hembras que ya han sido inseminadas. Sin embargo, en artrópodos, como los escarabajos de agua (Dytiscidae), la falta de cooperación ocurre por igual entre hembras vírgenes y aquellas que ya se han apareado (Arnqvist y Rowe, 2005).

La especie *P. dugesi* presenta una característica que la diferencia de otras arañas de la familia Pholcidae; en este caso, las hembras nunca aceptaron reaparearse antes de la primera oviposición, lo cual es común en otros fólcidos (Shaffer y Uhl, 2002; Peretti *et al.*, 2006). Las hembras inseminadas atacaron a todo macho que intentó cortejarlas; pero no se ha podido evaluar si la cooperación de la hembra reaparece posteriormente. No se sabe la causa de la falta de receptividad femenina después de un apareamiento. No existe información disponible para pensar que esto es producido como consecuencia de sustancias seminales transferidas de machos a hembras mediante la eyaculación u otro tipo de inhibidores del macho y/o la hembra. Curiosamente, la falta total de receptividad sexual aparece también en las hembras cuyo apareamiento fue más corto. En estudios con otras arañas de la misma familia Pholcidae, como *P. globosus* y *Holocnemus pluchei*, se ha demostrado que las hembras, además de que consintieron reaparearse, demostraron cooperación al macho para facilitar el enganche queliceral (Dutto y Peretti, 2005; Peretti *et al.*, 2006). Así, todos estos datos sugieren la presencia de un escenario de cooperación, en lugar de una carrera armamentista entre sexos, por lo menos en relación con las características morfológicas y de conducta relacionadas con el mecanismo de “agarre” entre los genitales externos de la hembra y los quelíceros del macho en *P. dugesi*.

En lo general, el presente estudio apoya la idea de la cooperación sexual selectiva, en el que las estructuras epiginiales femeninas actuarían para cooperar con las apófisis quelicerales del macho y, definitivamente, no concuerda con la hipótesis antagónica en la que las estructuras quelicerales masculinas permitirían el control sobre el apareamiento. Además, se ha encontrado que en insectos que

presentan estructura de enganche explicados mediante la hipótesis de coevolución sexual antagónica, las estructuras asociadas presentan muy poca variación morfológica (Eberhard, 2006). Lo anterior no coincide con la marcada diversidad correspondiente a estructuras de enganche en quelíceros masculinos y epiginio en arañas de la familia Pholcidae (Huber, 2000; 2005); *P. dugesi* no es la excepción. De hecho, Eberhard (1996) ha sugerido que los quelíceros pueden funcionar como dispositivos de cortejo copulatorio, cuya elaborada morfología sería utilizada para estimular o satisfacer a las hembras para aumentar la eficacia biológica del macho.

Así, la idea que parece encajar por los datos experimentales y descriptivos obtenidos en este trabajo, es la hipótesis de elección femenina críptica. Sin embargo, conviene llevar a cabo un estudio específico sobre el efecto de la variación morfológica entre los machos y el éxito de anclaje con la probabilidad de eficacia biológica, para poder afirmar si estos rasgos son el resultado de presiones evolutivas originadas por elección femenina críptica. No obstante, esa parece ser la hipótesis más obvia, es decir extender el análisis realizando cópulas con más de un macho por hembra, para analizar las preferencias femeninas cuando ellas comparan a diferentes machos.

Durante la fase precopulatoria los machos mostraron una conducta flexible ante la modificación de las apófisis, en particular, cuando tuvieron dificultades para la inserción genital. Este hecho es muy interesante desde una perspectiva de plasticidad fenotípica, ya que en los artrópodos, los mecanismos de anclaje genital son precisos (West-Eberhard, 2003), por lo que se podría equiparar con un sistema de llave-cerradura por la elevada coincidencia en las estructuras, así como el patrón de comportamiento en ambos sexos. No obstante, en el caso de

P. dugesi la interacción entre las apófisis epiginiales y quelicerales masculinas no funciona de esa manera y se trata, más bien, de un mecanismo de soporte y “agarre” superficial.

Los machos de *P. dugesi* trataron de quitar el pegamento que cubría el epiginio, lo que indica que es posible que detecten la modificación tocando esta zona con los quelíceros, ya sea directamente, por medio de sensilas de los quelíceros o indirectamente por percibir la imposibilidad de lograr el “agarre” . De hecho, los machos que improvisaron movimientos de roce con los conductores de los pedipalpos y con la parte delantera de los quelíceros para liberar la superficie epiginial, además, esta nueva conducta fue permitida por las hembras. Cuando los machos modificados detectaron la presencia del pegamento sobre los quelíceros, éstos no se negaron al apareamiento, lo mismo ocurrió con las hembras, éstas no redujeron su receptividad sexual. No hay datos disponibles de otros casos sobre la capacidad de improvisar conductas de los machos, cuando las estructuras utilizadas para el enganche durante la cópula son modificadas o alteradas.

Plasticidad conductual ante las modificaciones

La capacidad de los machos para quitar el pegamento que les cubría el área frontal de sus quelíceros fue un factor principal que nos impidió trabajar más grados de modificación sobre sus apófisis quelicerales; sin embargo, dos aspectos interesantes de conducta se derivan de esta limitación metodológica: 1) la evidente plasticidad conductual para resolver, al menos en un contexto sexual, una situación dramática que impedía alcanzar un propósito como era la intromisión genital. Esta plasticidad es favorecida por la presencia de un órgano

copulatorio (los pedipalpos) que, debido a sus capacidades de movimiento, podría ser útil para otras funciones, como la remoción de objetos extraños de los genitales femeninos. 2) teniendo en cuenta que el conductor era la parte utilizada para la remoción, esta observación puede reflejar el posible papel que representa esta estructura genital, en la remoción de espermatozoides de otros machos. De hecho, los conductores de ambos pedipalpos se introducen más profundamente en el útero femenino durante la cópula y, se ha sugerido que, en algunos fólcidos el desplazamiento de esperma y/o la remoción de éste, podría estar asociado con sus continuos e intensos movimientos, “apretones”, en el interior de la hembra (Huber, 1998b; Huber y Eberhard, 1997).

Por lo anterior, resulta evidente que la especie *P. dugesi* es un buen modelo para el estudio de la manera en que la selección sexual moldea los caracteres copulatorios y las pautas de comportamiento asociadas.

8. Conclusiones

1. Las hembras de *P. dugesi* presentaron una conducta cooperativa, permaneciendo pasivas con las patas extendidas lateralmente y manteniendo la abertura genital expuesta ante los múltiples intentos de inserción del macho durante la fase precopulatoria. Esto ocurrió en todos los grupos experimentales: hembras parcial y totalmente modificadas en la apófisis epiginial, machos modificados en los quelíceros y grupo control.

2. El “agarre” que se presenta entre los quelíceros del macho y la apófisis epiginial tiene una función de mutua cooperación, lo cual apoya la hipótesis de selección sexual críptica.

3. La conducta cooperativa por parte de las hembras de *P. dugesi* y la función de mutua cooperación de las apófisis epiginiales y quelicerales masculinas descarta definitivamente las cópulas forzadas predichas por la hipótesis de coevolución sexual antagónica.

4. Las modificaciones parciales y totales de las apófisis epiginiales (de la hembra) y quelicerales del macho provocaron aumento de la duración de la fase precopulatoria en esta especie, debido a que los machos necesitaron realizar con mayor frecuencia los patrones de conducta asociados con el cortejo, el “agarre” e inicio de intromisión de los pedipalpos previo a la cópula.

5. Las hembras de esta especie presentan una conducta selectiva hacia los machos, modulando su cooperación y ahuyentando a aquellos que no lograron insertar los pedipalpos para iniciar las cópula, lo cual es una predicción de la hipótesis de selección sexual críptica.

6. Los pequeñas procesos denticulares y las grandes apófisis quelicerales masculinas y las apófisis epiginiales de estas arañas, funcionan

como plataforma con la finalidad de asegurar el contacto o “agarre” durante la cópula, pero no como mecanismo de enganche verdadero como ocurre en la especie hermana *P. globosus*.

7. La duración de la cópula en parejas de hembras poco modificadas y machos modificados de esta especie se ve disminuida debido a que, la función de agarre también es alterada. Esto confirma la predicción de la hipótesis de cooperación sexual con respecto a la función facilitadora que las apófisis quelicerales masculinas y epiginial tienen, lo que permite que la cópula se prolongue de manera natural como ocurrió con el grupo control. Las hembras exageradamente modificadas no copularon.

8. La disminución en la duración de la cópula en los casos anteriores no afectó el número de huevos puestos por las hembras, ni el porcentaje de huevos fertilizados, al menos, en la primera oviposición.

9. Literatura citada

1. Alexander, R. D. Marshall, D. C. y Cooley, J. R. 1997. Evolutionary perspectives on insect mating. In Choe, J. C. y Crespi, B. J. (eds.), *The Evolution of Mating Systems of Insects and Spiders*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 4-31.
2. Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton.
3. Arnqvist G. 1989. Sexual selection in a water strider: the function, mechanism of selection and heritability of a male grasping apparatus. *Oikos* 56: 344-350.
4. Arnqvist, G. 1997. The evolution of water strider mating systems: causes and consequences of sexual conflicts. In Choe, J. C. y Crespi, B. J. (eds.), *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 146 – 163.
5. Arnqvist G. y Rowe L. 1995. Sexual conflict and arm races between the sexes: a morphological adaptation for control of mating in a female insect. *Proc. R. Soc. B* 261: 123-127.
6. Arnqvist G. y Rowe L. 2002. Comparative analysis unveils antagonistic coevolution between the sexes in a group of insects. *Nature* 415: 787-789.
7. Arnqvist G. y Rowe L. 2005. *Sexual Conflict*. Princeton University Press, Princeton.
8. Chapman, T. 2006. Evolutionary conflicts of interest between males and females. *Curr.Biol.* 16: 744-754.
9. Chapman T. Arnqvist G. Bangham J. y Rowe L. 2003. Sexual conflict. *Tren. Ecol. Evol.* 18: 41-47.

10. Clutton-Brock, T. H. P. H. Guinness, y S. D. Albon. 1982 *Behavior and Ecology of Two Sexes*. University of Chicago Press, Chicago.
11. Coddington J. A. L. Young y F. Coyle. 1996. Estimating spider species richness in a southern appalachian cove hardwood forest. *J. Arachnol.* 24: 111 – 128.
12. Cordero C. y Eberhard, W.G. 2003. Female choice of sexually antagonistic male adaptations: a critical review of some current research. *J. Evol. Biol.* 16: 1-6.
13. Cordero C. y Eberhard, W.G. 2005. Interaction between sexually antagonistic selection and mate choice in the evolution of female response to male traits. *Evol. Ecol.* 19: 111-122.
14. Darwin, C. 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. John Murray, London.
15. Dutto, S. y Peretti, A. V. 2005. Análisis de la estridulación femenina y comportamiento de cortejo y cópula en *Holocnemus pluchei*. Actas 1er Congr. Latinoam. Aracnol., Uruguay, 156.
16. Eberhard, W. G. 1985. *Sexual Selection and Animal Genitalia*. Harvard University Press, Cambridge, 244 pp.
17. Eberhard, W. G. 1991. Copulatory courtship and cryptic female choice in insects. *Biol. Rev.* 66: 1-31.
18. Eberhard, W.G. 1996. *Female control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. Princeton University Press, Princeton.
19. Eberhard, W.G. 2001. The functional morphology of species-specific clasping structures on the front legs of male *Archiseptis* and *Palaeoseptis* flies (Diptera, Sepsidae). *Zool. J. Linn. Soc.* 133: 335-368

20. Eberhard, W.G. 2002. Physical restraint or stimulation? The function(s) of the modified front legs of male *Archisepsis diversiformis* (Diptera, Sepsidae). *J. Ins. Behav.* 15: 831-850.
21. Eberhard, W.G. 2004a. Males that are unable to harass females: massive failure to confirm male-female conflict predictions for genitalic evolution in insects and spiders. *Biol. Rev.* 79: 121-186.
22. Eberhard, W. G. 2004b. Rapid divergent evolution of sexual morphology: comparative tests of antagonistic coevolution and traditional female choice. *Evolution* 58: 1947-1970.
23. Eberhard, W. G. 2006. Sexually antagonistic coevolution in insects is associated with only limited morphological diversity. *J. Evol. Biol.* 19: 657–681.
24. Elgar, M. A. 1998. Sperm competition and sexual selection in spiders and other arachnids. In: Birkhead T. & A. Moller (eds). *Sperm competition and sexual selection*: Academic Press, London. 307-332.
25. Emlen D. J. 2001. Cost and the diversification of exaggerated animal structures. *Science* 291: 1534 – 1536
26. Foelix, R. F. 1996. *Biology of Spiders*. Oxford University Press, Oxford.
27. Gavrillets, S. Arnqvist, G. y Friberg, U. 2001. The evolution of female mate choice by sexual conflict. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 268: 531-539.
28. Geist, V. 1966. The evolution of horn like organs *Behavior* 27: 175-214
29. Holland, B. y Rice W.R. 1999. Experimental removal of sexual selection reverses intersexual antagonistic coevolution and removes a reproductive load. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 96: 5083-5088

30. Huber, B. A. 1993. Female choice and spider genitalia. *Bull. Accad. Gioenia Sci. Nat.* (Catania) 26: 209-214.
31. Huber B. A. 1994. Genital morphology, copulatory mechanism and reproductive biology in *Psilochorus simoni* (Berland, 1911) (Pholcidae; Araneae). *Neth. J. Zool.* 44: 85-99.
32. Huber, B. A. 1995. Copulatory mechanism in *Holocnemus pluchei* and *Pholcus opilionoides*, with notes on male cheliceral apophyses and stridulatory organs in Pholcidae (Araneae). *Acta Zoologica.* 76(4): 291-300.
33. Huber, B. A. 1996. Genitalia, fluctuating asymmetry, and patterns of sexual selection in *Physocyclus globosus* (Araneae: Pholcidae). *Rev. Suisse Zool.* 289-294.
34. Huber, B. A. 1997. The pholcid spiders of Costa Rica (Araneae: Pholcidae). *Rev. Biol. Trop.* 45: 1583-1634.
35. Huber, B. A. 1998a. Sexual selection in pholcid spiders (Araneae, Pholcidae): artful chelicerae and forceful genitalia. *J. Arachnol.* 27: 135-141.
36. Huber, B. A. 1998b. Genital mechanics in some neotropical pholcid spiders (Araneae: Pholcidae), with implications for systematics. *J. Zool. Lond.* 244: 587-599.
37. Huber, B. A. 2000. New World pholcid spiders (Araneae: Pholcidae): a revision at generic level. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 254: 1-348.
38. Huber, B. A. 2002. Functional morphology of the genitalia in the spider *Spermophora senoculata* (Pholcidae, Araneae). *Zool. Anz.* 241: 105-116.
39. Huber, B. A. 2005. Sexual selection research on spiders: progress and biases. *Biol. Rev.* 80: 363-385

40. Huber, B. A. y Eberhard W.G. 1997. Courtship, genitalia, and genital mechanics in *Physocyclus globosus* (Araneae, Pholcidae). *Can. J. Zool.* 74: 905-918.
41. Kaston, B. J. 1972. *How to know the spiders*. Wm. C. Browne. Dubuque, Iowa. 272 pp.
42. Mech, L. D. 1966. *The wolves of Isle Royal*. U. S. Dept. of Interior, National Park Service, Washington, D. C.
43. Ottoni, E. B. 2000 EthoLog 2.2 - a tool for the transcription and timing of behavior observation sessions. *Behav. Res. Meth Instr. & Comp.* 32: 446-449.
44. Parker, G. A. 2006. Sexual conflict over mating and fertilization: an overview. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 361: 235-259.
45. Peretti, A., Eberhard, W. G. y Briceño, R. D. 2006. Copulatory dialogue: female spiders sing during copulation to influence male genitalic movements. *Anim. Behav.* 72: 413-421.
46. Schäfer, M. y Uhl, G. 2002. Determinants of male paternity in the cellar spider *Pholcus phalangioides* (Araneae: Pholcidae): the role of male and female mating behaviour. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 51: 368-377.
47. Simon, E. 1893. Descriptions d'espèces et de genre nouveaux de l'ordre des Araneae. *Ann. Soc. Ees. France.* 62: 299-330.
48. Thornhill, R. y Sauer, K. P. 1991. The notal organ of the scorpionfly (*Panorpa vulgaris*): an adaptation to coerce mating duration. *Behav. Ecol.* 2: 156-164.

49. Uhl, G. , B. A. Huber y W. Rose. 1995. Male pedipalp morphology and copulatory mechanism in *Pholcus phalangioides* (Fuesslin, 1775) (Araneae, Pholcidae). *Bull. Br. Arachnol. Soc.* 10 (1): 1-9.
50. West-Eberhard, M. J. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, New York.