

Cortejo en las avispas parasitoides *Melittobia acasta* y *Melittobia australica* (Hymenoptera: Eulophidae)

Jorge M. González¹, Robert W. Matthews² y Jorge B. Terán³

¹ Fundación Terramar S.C., Apartado 89.000, Sartenejas, Miranda 1080 A, Venezuela.

² University of Georgia, Department of Entomology, Athens, GA 30602, U.S.A.

³ Universidad Central de Venezuela, Instituto de Zoología Agrícola, Apdo. 4579, Maracay, Aragua, Venezuela.

(Rec. 25-IX-1994. Rev. 4-V-1995. Acep. 4-VII-1995)

Abstract: Courtship behavior of *Melittobia acasta* (Walker) and *M. australica* Girault was described and compared to *M. femorata* Dahms and *M. evansi* Dahms, which had been previously studied. Significant differences on duration, frequency, and form of courtship phases among female morphs and species were found. Behavioral patterns are presented as complementary to morphological characteristics for species identification.

Key words: *Melittobia* species, behavioral patterns, courtship, species differentiation.

Aunque el cortejo en avispas parasitoides es conocido someramente, ciertos aspectos han sido estudiados en detalle con el objeto de establecer características evolutivas de los mismos, tal es el caso de la familia Eulophidae (Assem *et al.*, 1982a, Assem *et al.*, 1982b; Assem *et al.*, 1984; Bosch y Assem 1986; Matthews 1975).

Durante el cortejo, los machos de las diferentes especies de *Melittobia* ejecutan una serie de comportamientos con donde se notan movimientos de varias partes del cuerpo, con características que pueden usarse para reconocer a cada especie (Assem 1981; Assem 1982; Bosch y Assem 1986; González 1985).

El cortejo es un conjunto elaborado de respuestas que involucra reconocimiento, selección y persecución de un sexo por parte del otro (Abbot 1941). El macho debe evidenciar su identidad y sus cualidades a la hembra (Assem *et al.*, 1982a). Brown (1951) plantea que en ciertas avispas parasitoides el sentido visual puede ser muy útil. Sin embargo, aunque la presencia, tamaño, forma y patrón de coloración, pueden ser suficientes en ciertas especies, otras pueden utilizar un estímulo químico, co-

mo la producción de feromonas (Matthews 1975). Igualmente, la estimulación táctil puede coadyuvar al buen desenvolvimiento de la cópula (Hobbs y Kronic 1971).

En *Melittobia*, los machos frecuentemente entablan combates entre ellos (Balfour Browne 1922; Dahms 1984b; Hobbs y Kronic 1971; Graham-Smith 1919; Matthews 1975). El cortejar podría considerarse entonces una prueba de adaptación en el sentido Darwiniano, ya que se ha sobrevivido a previos combates (Assem 1982). Además, la calidad genética de un macho se manifiesta por su dominancia, representada no sólo por su agresividad hacia otros machos sino por presentar un cortejo elaborado y prolongado (Thornhill y Alcock 1983).

Dahms (1984a) ubica las catorce especies conocidas de *Melittobia* en cuatro grupos de acuerdo a características morfológicas. Assem *et al.*, (1982a) formaron previamente los mismos grupos basados en comportamientos generales de los individuos, incluyendo elementos del cortejo. El primer grupo, monotípico, corresponde a *Melittobia clavicornis* (Cameron), cuyos machos hacen durante el cortejo

movimientos alternativos de antenas y patas medias y posteriores. Los machos del segundo grupo: *acasta*, usan las patas posteriores y los de los otros dos grupos: *hawaiiensis* y *assemi*, las patas medias en sus movimientos precopulatorios. La duración de cortejo y cópula son específicos para cada especie (Assem 1976; Assem 1981; Assem *et al.* 1982a; Evans y Matthews 1976). El presente ensayo se hizo para establecer posibles diferencias de comportamiento durante el cortejo, utilizando machos (braquípteros en todas las especies conocidas) y hembras de formas braquíptera (o secundaria) y macróptera (o típica) de *Melittobia acasta* (Walker) y *Melittobia australica* Girault y comparar estas con otras dos especies de *Melittobia* previamente estudiadas y pertenecientes también al grupo *acasta* (*Melittobia femorata* Dahms y *Melittobia evansi* Dahms).

MATERIAL Y METODOS

Los insectos utilizados se tomaron de crías mantenidas en laboratorio (20°C, 70 % HR), entre septiembre de 1987 y finales de enero de 1988, en el Instituto de Zoología Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay, Estado Aragua.

Hembras de ambas formas fueron aisladas en su fase de pupa. Al momento de ponerlas en cópula, tenían menos de 24 h de haber emergido de la pupa. Los machos se tomaron directamente de las crías y cada individuo se utilizó para dos a cinco cópulas. Las parejas se introdujeron en una cámara de cópula, diseñada con un cilindro de 39.85 mm³ pegado a un portaobjeto y abierto al exterior. Una vez colocadas las parejas, la cámara era cerrada con un cubreobjeto. Dentro de la cámara se observó a los insectos con un microscopio estereoscópico, de aumento variable (10 X -70 X). La iluminación se hizo con lámparas de neón suficientemente alejadas para prevenir acumulación de calor en la cámara de cópula. La temperatura de laboratorio durante las observaciones se mantuvo alrededor de 20 °C. Los cortejos se observaron entre los meses de diciembre de 1987 y enero de 1988.

Cuarenta cortejos de *M. acasta* y cuarenta para *M. australica* (20 para cada forma femenina de cada una de las especies) se observaron para medir el tiempo de diversas fases del cortejo y la clase de cortejo. Los datos obtenidos

se compararon con los originales de Evans y Matthews (1976) y González (1985) quienes usaron el mismo número de cortejos con otras dos especies (*M. evansi* y *M. femorata*). A los datos se les hizo la prueba de Kruskal y Wallis y se realizaron comparaciones no paramétricas.

RESULTADOS

Los machos de *M. acasta* atraen a las hembras a su cercanía para iniciar el proceso precopulatorio con una postura inicial en la cual las alas, el abdomen, las antenas y el abdomen se levantan (Fig. 1 A), este último, además, tiene ligeros movimientos de sube y baja. La postura inicial se alterna con caminatas cortas. Al ser atraída, la hembra se acerca al abdomen del macho y lo palpa con sus antenas, mientras que el macho se voltea y toca la cabeza de la hembra o se dirige a palpar con sus antenas el abdomen de la misma (Fig. 1 B). El macho procede entonces a montarse sobre la hembra (Fig. 1 C). Durante la mayor parte del cortejo, las alas permanecen levantadas. Una vez sobre la hembra, el macho trata de agarrar con sus antenas las de ella, metiéndolas entre el escapo y el flagelo. Si la hembra no es receptiva, se escapará del macho; si es receptiva permitirá los pasos siguientes: Con las patas anteriores, el macho agarra el cuello de la hembra y las patas medias se fijan a su tórax. Una vez en esa posición, el macho comienza a frotar con sus antenas las de la hembra, alternando esto con un levantamiento de las patas posteriores, así como ligeras vibraciones de las alas. Al final de esta parte de la pre-cópula, todos los movimientos se hacen más acelerados y casi al unísono. Al culminar estos movimientos, el macho sufre un espasmo y se mueve hacia atrás, mientras que la hembra se estira, exponiendo su apertura genital para permitir la cópula (Figura 1 D). Una vez terminada esta (*M. acasta* : 9 s aproximadamente; *M. australica* : 12 s aproximadamente (Cuadro 1), la pareja se separa. Durante la cópula propiamente, no hay movimientos notables ni de la hembra ni del macho. El abdomen de este último, sin embargo, se nota en un movimiento de "bombeo".

El tiempo para las actividades estudiadas se presenta en el Cuadro 1. En *M. acasta*, la duración del cortejo desde monta hasta la cópula difiere significativamente entre hembras macrópteras y braquípteras (60.35 ± 8.58 s vs. 249.35

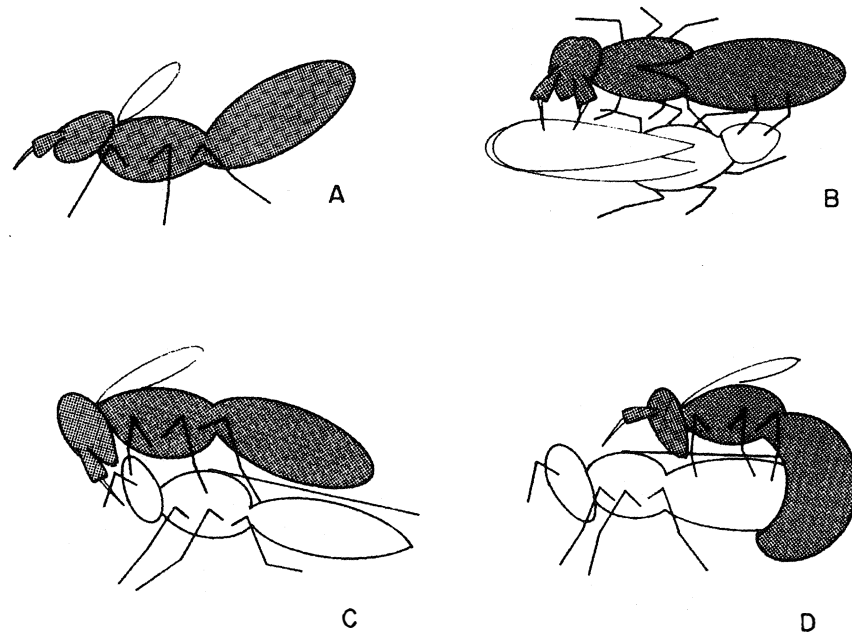


Fig. 1. Posturas asumidas por macho y hembra (esquemático) en diferentes fases del cortejo en *Melittobia acasta* (Walker). A: Macho en postura de atracción; B: Macho y hembra tocándose con las antenas; C: Macho montándose sobre la hembra; D: Cópula. El macho es representado con el cuerpo punteado y con antenas engrosadas.

± 46.37 s, respectivamente; $p < 0.05$ - Cuadro 1). En el caso de *M. australica* no hay diferencia en la duración del cortejo, desde monta hasta cópula, entre ambas formas femeninas (557.5 ± 56.4 s en hembras de forma típica vs. 736.4 ± 43.8 s en hembras de forma secundaria (Cuadro 1). Estos tiempos sin embargo, difieren entre esta especie y *M. acasta* y las otras dos (*M. femorata* y *M. evansi*) cuyos tiempos en actividades del cortejo y cópula han sido previamente estudiados (Evans y Matthews 1976, González 1985). La duración de la cópula son iguales estadísticamente para *M. acasta* y *M. australica* pero estas difieren significativamente de *M. femorata* y *M. evansi*, cuyos tiempos para cópula son iguales entre sí. En cuanto a la frecuencia de levantamiento de patas medias o posteriores y tiempo entre cese de movimiento pre-copulatorio hasta comienzo de cópula son, en general, diferentes para cada una de las especies comparadas (Cuadro 1).

DISCUSION

Se ha mencionado que los machos de algunas especies de *Melittobia* siguen activamente a las hembras (Balfour Browne 1922; Parker y Thompson 1928, Buckell 1928; Schmieder 1933; Hobbs y Kronic 1971). González *et al.*, (1985) y Matthews *et al.*, (1985) señalan, sin embargo, que los machos de 3 especies de *Melittobia* (*australica* Girault, *digitata* Dahms y *femorata* Dahms) atraen a las hembras a su cercanía mediante la liberación de una(s) feromona(s). Esta atracción del macho se observó en el caso de *M. acasta* y aunque no se hicieron los ensayos para determinar su presencia, se presume su existencia. Los comportamientos generales de los machos de *M. acasta* durante el cortejo coinciden con los observados en otras especies del grupo *acasta*, mientras que los de *M. australica* coinciden con los del grupo *hawaiiensis* (Assem *et al.*, 1982a).

CUADRO 1

Frecuencia y duración de alguna actividad del cortejo de cuatro especies de *Melittobia*

Especie	Comportamiento y tiempo de duración				
	Patas utilizadas en movimientos precopulatorios	Duración del cortejo desde la monta hasta la cópula (s)	Duración de la cópula (s)	Frecuencia de levantamiento de las patas medias o posteriores (lev/min)	El cese de movimientos hasta el comienzo de la cópula (s)
<i>M. acasta</i> macrópteras braquípteras	Posteriores	60.35±8.58a*	8.80±1.01a	49.5±11.4a	3.75±1.83a
		249.35±46.37b	8.75±1.36b	20.13±8.07b	9.95±15.74b
<i>M. australica</i> macrópteras braquípteras	Medias	557.5±56.4c	12.0±2.3a	4.9±1.7c	3.3±1.3a
		736.4±43.8c	12.1±1.9a	5.1±1.2c	16.2±6.2c
<i>M. femorata</i> ^z macrópteras braquípteras	Posteriores	122.3±38.3d	6.0±0.9b	31.8±5.7d	3.11±0.47a
		192.1±56.8d	6.1±0.9b	28.7±4.3d	25.11±10.36d
<i>M. evansi</i> ^y macrópteras	Posteriores	11.1±62.7d	5.5±1.7b	31.8±5.9d	No registrado

(x ± sd; n = 20)

* Las diferencias en tiempos de duración de cada comportamiento son altamente significativas ($p < 0.001$, Kruskal-Wallis). Medias en la misma columna seguidas por letras diferentes, difieren significativamente ($p < 0.05$, Comparaciones no paramétricas)

^z Datos originales de Gonzalez, 1985.

^y Datos originales de Evans y Matthews, 1976.

En las hembras braquípteras de *M. acasta*, el tiempo de cortejo fue mayor que el de hembras macrópteras de la misma especie. Esto puede ocurrir por la dificultad de los machos para montarlas debido a su fisogastría, esta condición pudo influir en la diferencia significativa en la duración del cortejo en las tres especies en las cuales ambas formas femeninas se estudiaron (*M. acasta*, *M. australica* y *M. femorata*) (Cuadro 1). También es posible que el haber utilizado para este ensayo machos tomados directamente de los viales de cría, influenciara los resultados pues se pudo utilizar individuos de diferentes edades. Sin embargo, esta posibilidad pudiera ser mínima según Hermann (1971) quien encontró, para dos especies de *Melittobia*, que la edad del macho no fué significativamente importante en el cortejo.

La cópula dura aproximadamente el mismo tiempo en ambas formas de *M. acasta*, siendo más alta significativamente que la de *M. femorata* y *M. evansi*, pertenecientes al mismo grupo. Aunque estadísticamente, el tiempo de cópula en *M. australica* es igual al de *M. acasta*,

los machos de la primera utilizan en sus movimientos las patas medias en lugar de las posteriores, como lo hacen las tres especies del grupo *acasta* aquí estudiadas, siendo esta una diferencia muy notable.

La duración del cortejo es diferente entre las dos formas de *M. acasta* y de *M. australica* y entre éstas y las otras especies con las que se comparan (Cuadro 1). Lo mismo sucede con la frecuencia de levantamiento de patas por minuto durante el período precopulatorio, donde se observan diferencias entre las diferentes especies.

El Cuadro 1 presenta tiempos promedios de algunas actividades realizadas durante el cortejo en cuatro especies de *Melittobia*. Estos tiempos, en la mayoría de los casos estudiados, tienen diferencias significativas según la prueba estadística realizada. Estas diferencias hacen posible el reconocimiento de algunas especies basándose en aspectos de comportamiento en general (Assem 1981; Assem 1982; Assem *et al.*, 1982a; Assem *et al.*, 1982b; Bosch y Assem 1986).

Las manifestaciones del cortejo en los machos han evolucionado para atraer a las hembras

para copular, llevándolos a producir estímulos altamente específicos (Assem *et al.*, 1982b; Thornhill y Alcock 1983). Debido al pequeño tamaño de estas avispas y a que sus diferencias morfológicas son difíciles de establecer en algunos casos (Dahms 1984a), los elementos del comportamiento del cortejo, pueden ser efectivamente utilizados como caracteres taxonómicos en el género *Melittobia*. Esto es también válido para otras especies en la familia Eulophidae (Assem *et al.*, 1982a; Bosch y Assem 1986).

Los investigadores pueden ayudarse en el proceso de identificación de especies, utilizando el comportamiento de los insectos. Esto sería especialmente útil en grupos simpátricos o especies gemelas (sibling) las cuales son comunes en Chalcidoidea (Assem *et al.*, 1982b). Los resultados que se presentan indican que mecanismos etológicos de aislamiento (*e.g.* producción de feromonas sexuales), pueden ser elementos efectivos de separación aún antes de reconocer y separar especies según características morfológicas. De manera que se plantea el indudable valor de los caracteres comportamentales, y que las diferencias en duración, frecuencia y forma entre elementos del comportamiento de cortejo de *M. acasta* y *M. australica*, son de suficiente magnitud como para indicar una separación entre estas y otras especies cercanas, actuando como complemento al uso de comparaciones morfológicas para diferenciación de especies.

AGRADECIMIENTOS

A Marco T. Badaracco (CENAMEC), Franklyn Chacín y Wilfre Machado (Universidad Central de Venezuela - U.C.V.-) por su asesoría en el tratamiento estadístico. A Mario Cermeli (CENIAP), Francisco Díaz (Universidad Centrooccidental Lisandro Alvarado), Emilio Herrera (Universidad Simón Bolívar), Rafael Cásares (U.C.V.) y dos revisores anónimos por la revisión crítica del original. A Joaquín Salcedo (U.C.V.) por elaborar la figura 1. Al CONICIT (Venezuela) y al CDCH de la U.C.V. (T.P.G. A-03787) por el financiamiento de los estudios de Doctorado del primer autor y parte de los ensayos de los cuales se originó este trabajo.

RESUMEN

Se describe y compara el comportamiento durante el cortejo de *Melittobia acasta* (Walker), *M. australica* Girault, *M. femorata* Dahms y *M. evansi* Dahms. Se encontraron diferencias significativas en duración, frecuencia y forma de realizar las diferentes actividades durante el cortejo, tanto entre formas femeninas como entre las especies comparadas. Estas diferencias podrían ser usadas como un complemento a las características morfológicas en identificación de avispas del género.

REFERENCIAS

- Abbot, C. E. 1941. The sensory basis of courtship. *J. Nueva York Entomol. Soc.* 49: 217-220.
- Assem, J. van den. 1976. Male courtship behaviour, female receptivity signal, and size differences between the sexes in Pteromalinae (Hymenoptera, Chalcidoidea, Pteromalidae), and comparative notes on other chalcidoids. *Neth. J. Zool.* 26: 535-548.
- Assem, J. van den. 1981. Voortplantingsgedrag van sluipwespen. *Vakb. Biol.* 61: 113-139.
- Assem, J. van den. 1982. The coevolution of receptivity signalling and body size in the Chalcidoidea. *Behavior* 80: 96-105.
- Assem, J. van den, H. A. J. in den Bosch y E. Prooy. 1982a. *Melittobia* courtship behaviour: a comparative study of the evolution of a display. *Neth. J. Zool.* 32: 427-471.
- Assem, J. van den, M. J. Gijswijt y B. K. Nubel. 1982b. Characteristics of courtship and mating behaviour used as classificatory criteria in Eulophidae-Tetrastichinae (Hymenoptera), with special reference to the genus *Tetrastichus* s.l. *Tijds. Entomol.* 125: 205-220.
- Assem, J. van den, F. A. Putters y M. -J. van der Voort-Vinkestijn. 1984. Effects of exposure to an extremely low temperature on recovery of courtship behaviour after waning in the parasitic wasp *Nasonia vitripennis*. *J. Comp. Physiol. A.* 155: 233-237.
- Balfour Browne, F. 1922. On the life-history of *Melittobia acasta* Walker; a chalcid parasite of bees and wasps. *Parasitology* 14: 349-370.
- Bosch, H. A. in den y J. van den Assem. 1986. The taxonomic position of *Aceratoneuromyia granularis* Domenichini (Hymenoptera: Eulophidae) as judged by characteristics of its courtship behaviour. *Syst. Entomol.* 11: 19-23.
- Brown, H. P. 1951. *Climacia* parasitized by a pteromalid. *H. Ann. Entomol. Soc. Am.* 44: 103-110.

- Buckell, E. R. 1928. Notes on the life history and habits of *Melittobia chalybii* Ashmead (Chalcidoidea: Elachertiidae). Pan-Pacific Entomol. 5: 14-22.
- Dahms, E. C. 1984a. Revision of the genus *Melittobia* (Chalcidoidea: Eulophidae) with the description of seven new species. Mem. Qld. Mus. 21: 271-336.
- Dahms, E. C. 1984b. A review of the biology of species in the genus *Melittobia* (Hymenoptera: Eulophidae) with interpretations and additions using observations on *Melittobia australica*. Mem. Qld. Mus. 21: 337-360.
- Evans, D. A. y R. W. Matthews. 1976. Comparative courtship behaviour in two species of the chalcid wasp *Melittobia* (Hymenoptera: Eulophidae). Anim. Behav. 24: 46-51.
- González, J. M. 1985. Studies on courtship and sexual communication in *Melittobia* parasitic wasps (Hymenoptera: Eulophidae). M. Sc. Thesis, University of Georgia, Athens, Georgia.
- González, J. M., R. W. Matthews y J. R. Matthews. 1985. A sex pheromone in males of *Melittobia australica* and *M. femorata* (Hymenoptera: Eulophidae). Fla. Entomol. 68: 279-286.
- Graham-Smith, G. S. 1916. Observations on the habits and parasites of common flies. Parasitology 8: 440-544.
- Hermann, L. D. 1971. The mating behavior of *Melittobia chalybii* (Hymenoptera: Eulophidae). M. Sc. Thesis, University of Georgia, Athens, Georgia.
- Hobbs, G. A. y M. D. Kronic. 1971. Comparative behavior of three chalcidoid (Hymenoptera) parasites of the alfalfa leafcutter bee, *Megachile rotundata*, in the laboratory. Can. Entomol. 103: 674-685.
- Matthews, R. W. 1975. Courtship in parasitic wasps. p. 66-86. In: P. Price (ed.). Evolutionary Strategies of Parasitic Insects and Mites. Plenum, Nueva York.
- Matthews, R. W., J. Yukawa y J. M. González. 1985. Sex pheromones in male *Melittobia* parasitic wasps: female response to conspecific and congeneric males of 3 species. J. Ethol. 3: 59-62.
- Parker, R. L. y W. R. Thompson. 1928. Contribution a la biologie des chalcidiens entomophages. Ann. Soc. Ent. Fr. 97: 425-465.
- Schmieder, R. G. 1933. The polymorphic forms of *Melittobia chalybii* Ashmead and the determining factors involved in their production. (Hymenoptera: Chalcidoidea, Eulophidae). Biol. Bull. 65: 338-354.
- Thornhill, R. y J. Alcock. 1983. The Evolution of Insect Mating Systems. Harvard University, Cambridge, Massachusetts. 547 p.