

COMPORTAMIENTO INTRASEXUAL EN MACHOS DE *Panacanthus pallicornis* (WALKER, 1869) (ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE)

Juliana Chamorro Rengifo

Universidad del Valle. Departamento de Biología. Grupo de Investigaciones Entomológicas (GIE). Cali, Colombia; correo electrónico: julianachamorro@yahoo.es

Fernando Montealegre-Z.

Department of Zoology. University of Toronto at Mississauga., Mississauga. Ontario Canadá, L5L 1J7; correo electrónico: fmonteal@utm.utoronto.ca

Ranulfo González

Universidad del Valle. Departamento de Biología. Grupo de Investigaciones Entomológicas (GIE). Cali, Colombia; correo electrónico: ranulfo@univalle.edu.co

RESUMEN

A través de pruebas por parejas y observaciones nocturnas en campo de machos de *Panacanthus pallicornis*, se determinaron los comportamientos y resultados de interacciones espaciales y físicas entre machos congéneres. Se hizo un breve acercamiento a la historia natural de la especie, fundamentalmente respecto a las relaciones intrasexuales que son mediadas a través de la producción de canto, huída, vibración y desplazamiento.

Palabras clave: Estridulación, Interferencia espacial, Panacanthus pallicornis, Saltamontes, Vibración.

SUMMARY

Through couple tests and nocturnal field observations of *Panacanthus pallicornis* males, the behaviors and results of spatial and physical interactions between conspecific males were determined. A brief approach was made to describe the species natural history, fundamentally on the intrasexual relationships, mediated through singing, fleeing, vibration and displacement.

Key Words: Grasshoppers, Panacanthus pallicornis, Space interference, Stridulation, Vibration.

INTRODUCCIÓN

La reproducción sexual está estrechamente asociada a procesos de selección natural, debido a que contribuye al mantenimiento de la diversidad o variabilidad de una especie (Gray 2000). En insectos es marcada la cantidad de ejemplos de aislamiento reproductivo mantenidos a través de señales químicas y sonoras (Greenfield 2002). Sin embargo, entre machos se pueden presentar eventos de interferencia sexual al ser frecuentemente atraídos por las señales de otros (Thornhill & Alcock 1983), especialmente entre individuos que conviven en poblaciones densamente agregadas (Greenfield & Snedden 2003).

El comportamiento relacionado con el espacio se vale de señales definidas: visuales, de sonido y olor (Bradbury & Vehrencamp 1998), sin embargo

las de los insectos son altamente variables, pueden cambiar de acuerdo con las condiciones climáticas, la vegetación, la presencia de otra especie o la densidad de la población (Morris et al. 1978). Desde un punto de vista funcional, las señales exhibidas durante relaciones de agresividad, pueden ser consideradas como un medio de interacción con el ambiente en el orden de promover la supervivencia y la reproducción (Enquist 1985, Masters 1979, Masters 1980).

En muchas especies de Orthoptera, los machos producen sonidos definidos de reconocimiento, los cuales son una señal detectada por las hembras para la localización y escogencia de parejas potenciales (Alexander 1962, Robinson 1990). Estas señales son un medio de comunicación acústica de largo alcance (Robinson & Hall 2002), en donde el sonido emitido puede mediar el cortejo; la comunicación sexual intraespecífica a

corto rango (Fitzpatrick & Gray 2001) y comportamiento territorial o agresivo (Field & Rind 1992, Guerra & Morris 2002, Mason 1996, Morris 1971). Los machos de grillos y saltamontes producen cantos agresivos cuando su territorio es invadido por otro macho (Alexander 1961, Desutter-Grandcolas 1998, Gwynne 2001), estos se distinguen en varias especies y pueden ser un factor que interfiera en el resultado de un enfrentamiento (Dixon & Cade 1986, Latimer & Schatral 1986, Morris 1999). Durante los encuentros entre machos con comportamiento agresivo, se ha comprobado que la variación intrasexual de algunas características, interviene en los eventos de agresión, tal es el caso de variaciones en el canto (Morris et al. 2002) o en la talla de los machos (Wagner 1992). Generalmente, después de una interacción de agresión, uno de los machos se retira en silencio y el otro permanece en el sitio de canto (Latimer & Schatral 1986).

Panacanthus pallicornis es una especie endémica de Colombia, reportada para varias localidades de la Cordillera Occidental, especialmente para el bosque de Yotoco, en el corregimiento de Bitaco y en los Departamentos del Chocó y Antioquia. Los individuos de esta especie son de constitución robusta y color verde pálido encendido. Presentan un pronotum provisto de numerosos gránulos, rostrum con proyecciones genales agudas y fastigium muy alargado, grueso y espinoso. El canto de los machos ocurre a frecuencias bajas comparado con otros Tettigónidos neotropicales, con un pico principal estrecho de 5.0 kHz y un espectro de banda ancha entre 15 y 25 kHz (Montealegre-Z. & Morris 2004). Esta especie habita en bosques de niebla y su actividad es completamente nocturna (Montealegre-Z. 1997).

Las pruebas de comportamiento se realizaron bajo el supuesto de que en la naturaleza se presentan encuentros físicos entre machos, consecuencia tal vez del desplazamiento o resultado de un intento de ocupación de un nuevo macho adulto después de presentar su última muda. Durante una investigación previa (J. Chamorro, datos no publ.) utilizando la técnica de captura, marcaje y recaptura, se determinaron diferentes eventos de posibles interferencias espaciales, manifestado en que los machos marcados fueron sustituidos por un macho nuevo o por otro ya marcado, es decir, desplazando al ocupante observado con anterioridad en el sitio de canto. Teniendo en cuenta que los machos exhiben baja movilidad y

se ubican a distancias mínimas del vecino más próximo (J. Chamorro, datos no publ.), se planteó el interrogante acerca de si los machos exhiben algún tipo de comportamiento que indique defensa del espacio o presenten la capacidad de desplazar a otro congénere.

MÉTODOS

Área de estudio

Las pruebas y observaciones se llevaron a cabo en la Vereda Chicoral (N 03° 33' 59'', W 076° 35' 41''), Corregimiento de Bitaco, municipio de La Cumbre, Valle. La zona comprende alturas entre 1600 y 2100 m. Está caracterizada como Bosque Húmedo Montano Bajo y Bosque Húmedo Premontano. La temperatura promedio varía entre 14 y 19°C y la precipitación promedio anual oscila entre 2000 y 3000 mm (IGAC 1996).

Pruebas de encuentros entre machos

En la noche preliminar a la prueba se colectaron 54 machos. Cada macho fue marcado con un número sobre la tegmina izquierda en su parte mas dura, usando un corrector líquido Liquid Paper® de Paper Mate (Dixon & Cade 1986). Cada espécimen fue encerrado en una jaula cilíndrica de anejo metálico de 10 cm de diámetro por 20 cm de largo y se le proporcionó un trozo de manzana para su alimentación. Las jaulas fueron dejadas en la oscuridad, en un lugar tranquilo hasta la noche del día siguiente. Para no alterar las condiciones ambientales naturales, las pruebas se llevaron a cabo en la zona en la que habita la población de la cual se obtuvieron los machos. Durante las observaciones se utilizaron linternas con filtro rojo (papel cristal rojo).

La prueba se inició a las 18:45 horas, tiempo en el que los saltamontes comienzan su actividad. Las parejas de machos se escogieron al azar, cada una se depositó sobre el sustrato (planta) escogido. Para esto, primero se abrió una de las dos jaulas de cada pareja y se esperaba a que el macho saliera, no se tuvo en cuenta ningún orden específico durante este procedimiento. Después de que el primer saltamonte estuviera en la planta, se dejaba salir al segundo, el cual se depositaba a 5cm del primero. Las pruebas fueron registradas con una filmadora Sony video 8. A continuación se anotaban todas las reacciones observadas incluido el desplazamiento, cada prueba finalizó en el momento en el que uno de los dos machos abandonó el espacio de la prueba o cuando no existió movimiento alguno por parte de ellos, en

ninguno de los casos duró menos de 10 minutos. Los datos obtenidos se complementaron con otras observaciones de campo llevadas a cabo durante 40 noches.

Análisis de datos

Los datos registrados fueron clasificados *a posteriori* como “eventos posibles observables”. A partir de su cuantificación, se planteó la hipótesis nula de no diferencias en el comportamiento de los machos entre la respuesta de reacción y no reacción, para esto se utilizó una prueba binomial. Por medio de pruebas de una muestra de Kolmogorov – Smirnov se estimó si existían diferencias en el comportamiento entre las parejas respecto a la respuesta de ambos machos; si existían diferencias entre las diferentes categorías de la respuesta final y si existían diferencias cuando se combinaban la respuesta intermedia con la respuesta final. En todos los casos se evaluó una hipótesis nula de no diferencias entre las frecuencias de los comportamientos observados versus los resultados obtenidos (Siegel 1970).

RESULTADOS

Se discriminaron tres categorías principales las cuales dependieron del tiempo o transcurrir de las interacciones: Respuesta inmediata, Respuesta intermedia (reacciones en el transcurso de la prueba) y Respuesta final.

Respuesta inmediata:

Al colocar los machos en el sustrato se observaron dos tipos de comportamiento: 1. Permanecía por pocos segundos (1-5) en el sitio donde eran colocados y con un posterior desplazamiento (1 a 10 cm) permaneciendo inmóviles en ese nuevo sitio. 2. permanecía en el sitio sin desplazamiento; en este caso, sí exhibía algún comportamiento posterior, este se clasificaba entre las respuestas intermedias (según lo exhibido) o si continuaba inmóvil el resto de la prueba, entraba dentro de la categoría de “no reacción”.

Respuesta intermedia:

En cada una de las respuestas se observó una complejidad de acciones que se resumieron en dos tipos de comportamiento principales; los de no

reacción y los catalogados como de reacción, en este último entraban aquellos individuos que no exhibieran una reacción notable como las observadas en “de reacción”, por lo general permanecían estacionados sobre el sustrato, o acicalándose.

De reacción: Se manifestó de varias formas, estridulando, huyendo, vibrando sobre el sustrato o haciendo una combinación de estos eventos:

a) Producción de canto: En este punto se separaron dos grupos, el primero en donde uno de los machos era el que cantaba y el otro se desplazaba y un segundo grupo en donde uno de los machos cantaba y el otro respondía al canto e incluso llegaron a cantar sincrónicamente.

b) Huida: Se observó cuando entraban en contacto físico o espacial, cuando alguno se desplazaba y llegaba al sitio del otro o como en algunas ocasiones, al percibir el movimiento del sustrato o con el contacto de las antenas y patas, dando como resultado que uno de los dos se arrojara al suelo.

c) Vibración: Consistió en que uno o los dos machos, exhibieran contracciones continuas con el abdomen, lo que provoca a la vez el movimiento sísmico del sustrato. Las contracciones fueron exhibidas cuando el macho se encontraba quieto o mientras se desplazaba lentamente.

d) Diferentes combinaciones: En esta categoría se incluyeron respuestas que mezclan las anteriores, algunos machos cantaban y vibraban, mientras su pareja respondía igualmente cantando o vibrando, esto sin tener en cuenta el orden de la acción.

La evaluación de la hipótesis acerca de la respuesta de reacción y no reacción mostró diferencias significativas ($p < 0.05$, $n = 54$), a favor de una mayor frecuencia por el comportamiento “de reacción” (Figura 1). Pero no se observó diferencias significativas en comportamiento entre las parejas respecto a la respuesta de ambos machos ($p > 0.05$, $\alpha = 0.05$, $n = 27$) (Figura 2).

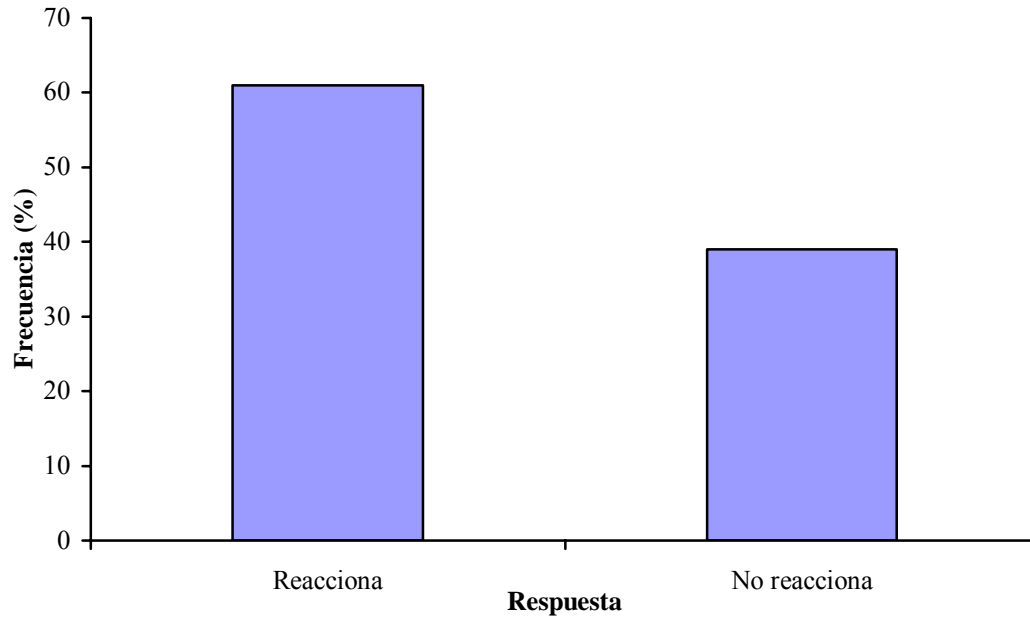


Figura 1. Distribución del comportamiento de los machos de *P. pallicornis* con respecto a la respuesta de reacción y no reacción durante los encuentros por pareja.

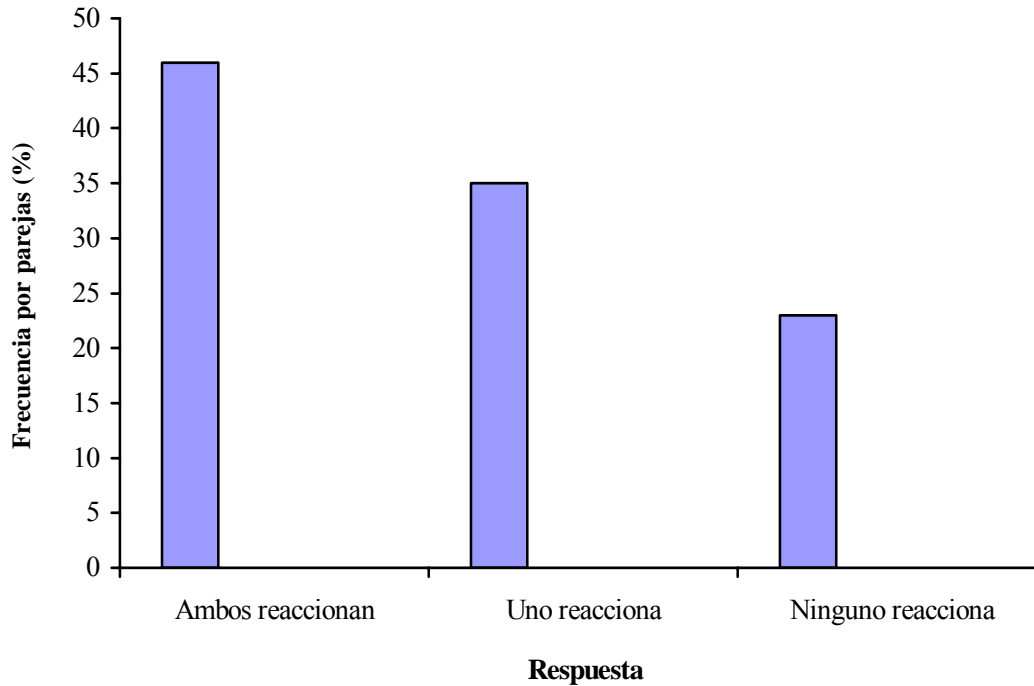


Figura 2. Distribución del comportamiento con respecto a la respuesta (ambos reaccionan, uno reacciona, ninguno reacciona) de ambos machos de *P. pallicornis* en cada pareja.

Respuesta final:

Al final de la prueba se determinó la ocurrencia de tres tipos de eventos: en el primero, ambos machos se desplazaban lentamente alejándose del sitio de encuentro; en el segundo, uno de los dos se marchaba mientras el otro por lo general permanecía cantando y en el tercero ambos se quedaban en el sitio. El comportamiento observado durante la respuesta final varió significativamente ($p < 0.05$, $\alpha = 0.05$, $n = 27$), en favor de una mayor frecuencia para la categoría de “uno se desplaza”. También se comprobó que se

presentaban diferencias significativas cuando se combinaba la respuesta intermedia con la final ($0.05 < p < 0.01$, $n = 27$) y en este caso también se observó mayor frecuencia (41%) del evento “ambos reaccionan-uno se desplaza” (Figura 3). Los eventos en los cuales “ambos reaccionan-ambos se desplazan” así como el de “uno reacciona-ambos se desplazan”, fueron de baja frecuencia (4%); cuando se eliminaron del análisis estos dos eventos no se observó diferencia significativa entre el resto de los eventos registrados.

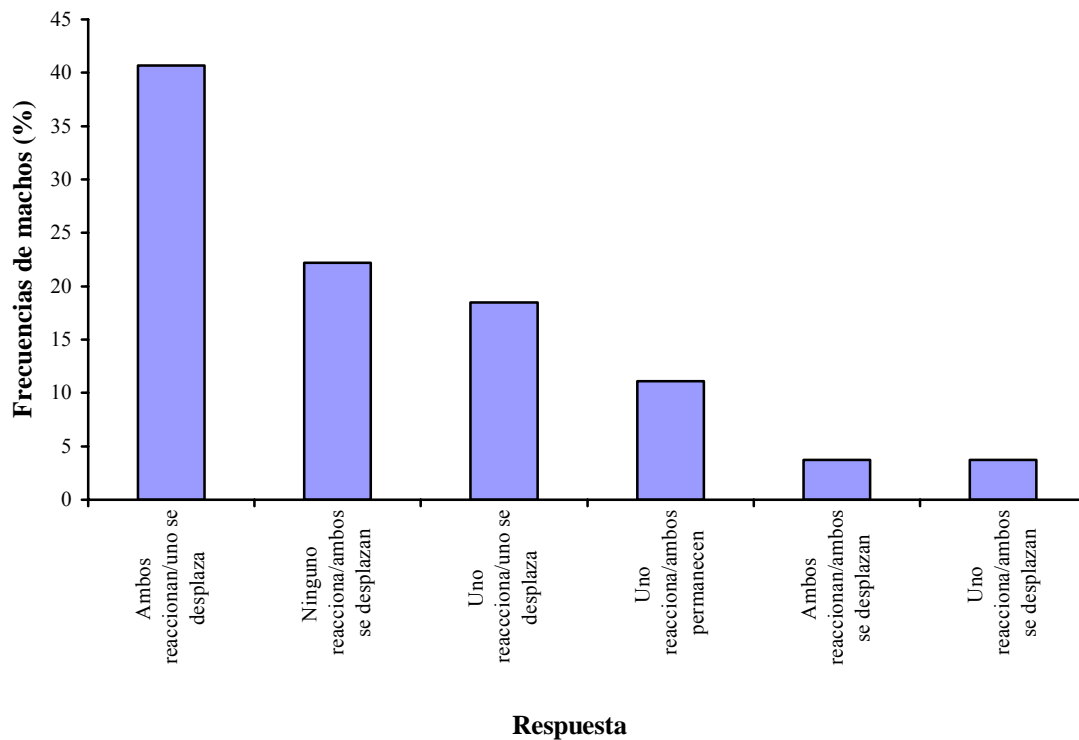


Figura 3. Distribución del comportamiento de reacción combinado con el resultado final de los encuentros entre parejas de los machos de *P. pallicornis*.

DISCUSIÓN

Como se determinó en las pruebas, existe mayor tendencia a la reacción ante la presencia de un macho, pero los tipos de respuestas por pareja no presentaron diferencias, es decir que en el momento de un encuentro se puede esperar cualquier tipo de respuesta, o que dependa de las características intrínsecas del encuentro, en este caso debe tenerse en cuenta además las condiciones experimentales previas a la prueba (la

captura, el encierro en las jaulas y la alimentación con manzana). Sin embargo, en el resultado final lo más esperado sería que uno de los machos permanezca en el sitio y que el otro se desplace.

En *Cyphoderris monstrosa* para detectar la presencia de otro macho, no es necesario un encuentro físico, es suficiente el reconocimiento del canto (Mason 1996, Morris et al. 2002). En otro caso similar, los machos de *C. strepitans* reaccionan acústicamente a señales de otros

machos, es posible que el canto de llamada sea una señal que evite el solapamiento de los individuos (Snedden & Sakaluk 1992). En este caso, en ocasiones cuando los machos entraron en contacto físico por el roce de patas o antenas uno de los machos o ambos produjeron cantos muy cortos que constaban de uno o dos ciclos de aberturas de las alas. En otras ocasiones los cantos fueron casi sincrónicos. Otras observaciones indican que cuando ocurre sincronización entre machos muy cercanos de *Neoconocephalus nebrascensis*, uno de ellos interrumpe el canto y espera a que el otro se marche volando (Meixner & Shaw 1979). Al contrario de esto, en *P. pallicornis* no se exhibe vuelo alguno, ni saltos muy activos, de tal forma que se presentan mecanismos alternos tales como la huida. Pero otra alternativa es permanecer inmóvil y en silencio, propuesta aplicada a especies que están poco equipadas para escape (Sandow & Bailey 1978), tal es el caso de la especie de este estudio *P. pallicornis*.

El comportamiento observado más vistoso fue la vibración o comunicación sísmica, similar a la que exhiben otras especies frente a diferentes eventos (Elias et al. 2003). Los machos de *N. nigropleurum* mueven su cuerpo produciendo una vibración en el sustrato, señal exhibida durante el cortejo (De Luca & Morris 1998). Este tipo de vibración ocurre durante el comportamiento de cópula de *Cophiphora rhinoceros* documentada por Morris (1980). El mismo autor propone que la vibración es más efectiva si ocurre sobre plantas herbáceas que sobre leñosas. Los individuos de *P. pallicornis* se ubican sobre diferentes tipos de plantas, desde hierbas hasta árboles grandes (J. Chamorro, datos no publ.), de las observaciones realizadas se desprenden las siguientes preguntas: ¿La vibración juega un papel básico para el

comportamiento entre las relaciones intrasexuales? y con respecto al sustrato ¿cuál será la efectividad de la vibración?

Durante los encuentros se exhibieron comportamientos que podrían calificarse como complejos: cuando los machos estaban juntos se exhibió vibración y canto, simultáneo a esto uno o los dos machos levantaban una de sus patas y vibraba mientras el otro se alejaba del lugar; en dos ocasiones levantaban una de las patas posteriores y en otra una de las patas anteriores. Ninguna de las pruebas finalizó con lesiones físicas. Sin embargo, durante las colectas y observaciones en campo, se encontraron machos con heridas en varias partes del cuerpo y mutilaciones, tales como pérdida de tarsos o tibias (Figura 4), cicatrización en el fastigium, pequeñas cicatrizaciones en varias partes del abdomen y por último un macho con el ala estropeada y con cicatrices, en cualquier caso se descarta que las heridas sean el resultado de accidentes pues la textura de estos insectos es muy fuerte y se requiere algo de fuerza para arrancar alguna parte del cuerpo o causar una lesión superficial. Todos los machos con las heridas mencionadas se encontraron cantando, lo cual indica que no se disminuye esta capacidad. Es importante determinar si las heridas o mutilaciones afectan la reproducción o cualquier otro tipo de relación con el ambiente. Aunque no se determinó quienes fueron los causantes de estas heridas, los primeros candidatos son los depredadores, sin embargo, es importante destacar que en condiciones de laboratorio las hembras atacan a los machos, especialmente en ausencia de una fuente de proteína, este comportamiento caníbal puede ocurrir durante un intento de cópula (com per. Montealegre-Z.).



Figura 4. Macho de *P. pallicornis* con la tibia de la pata anterior mutilada. (Fotografía J. Contreras).

En general, algunas de las reacciones anteriormente descritas podrían indicar agresividad o defensa del sitio de canto al dar como resultado el desplazamiento de uno de los dos machos, pero es evidente que para determinar tal comportamiento es necesario realizar otras pruebas evaluando diferentes variables ambientales e intraespecíficas.

AGRADECIMIENTOS

A The Orthopterist's Society (EEUU) por la financiación parcial de la investigación y especialmente al Dr. Ted Cohn. A Michael Greenfield por facilitarnos sus publicaciones y hallazgos. A los docentes de la Sección de Entomología de la Universidad del Valle por incentivar la escritura de este artículo.

LITERATURA CITADA

- Alexander, R. D. 1961. Aggressiveness, territoriality, and sexual behaviour in field crickets (Orthoptera: Gryllidae). *Behaviour* 17:130-223.
- Alexander, R. D. 1962. Evolutionary change in cricket acoustical communication. *Evolution*, 16:443-467.
- Bradbury, J. W. & S. L. Vehrencamp. 1998. Principles of animal communication. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- De Luca, P. A. & G. K. Morris. 1998. Courtship communication in meadow katydids: female preference for large male vibrations. *Behaviour* 135:777-794.
- Desutter-Grandcolas, L. 1998. First analysis of a disturbance stridulation in crickets, *Brachytrupes tropicus* (Orthoptera: Grylloidea: Gryllidae). *Journal of Insect Behavior* 11:149-158.
- Dixon, A. K. & W. H. Cade. 1986. Some factors influencing male-male aggression in the field cricket *Gryllus intiger* (time of day, age, weight and sexual maturity). *Animal Behaviour*, 34:430-436.
- Elias, D. O., A. C. Mason, W. P. Maddison & R. R. Hoy. 2003. Seismic signals in a courting male jumping spider (Araneae: Salticidae). *Journal of Experimental Biology* 206: 4029-4039.
- Enquist, M. 1985. Communication during aggressive interactions with particular reference to variation in choice of behaviour. *Animal Behaviour* 33:1152-1161.
- Field, L. H. & F. C. Rind. 1992. Stridulatory behaviour in a New Zealand weta, *Hemideina crassidens*. *Journal of Zoology* 228: 371-394.
- Fitzpatrick, M. J. & D. A. Gray. 2001. Divergence between the courtship songs of the field crickets *Gryllus texensis* and *Gryllus rubens* (Orthoptera: Gryllidae). *Ethology* 107:1075-1085.

- Gray, D. A. 2000. Sexual selection and speciation in field crickets. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 19:14449-14454.
- Greenfield, M. D. 2002. *Signalers and receivers: mechanisms and evolution of arthropod communication*. Oxford University Press, Oxford.
- Greenfield, M.D. & A. W. Snedden. 2003. Selective attention and the spatio-temporal structure of orthopteran choruses. *Behaviour* 140:1-26.
- Guerra, P. A. & G. K. Morris. 2002. Calling communication in meadow katydids (Orthoptera, Tettigoniidae): Female preferences for species-specific wingstroke rates. *Behaviour*, 139:23-43.
- Gwynne, D. T. 2001. *Katydid and bush-crickets: reproductive behaviour and evolution of the Tettigoniidae*. Cornell University Press, Ithaca.
- Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC). 1996. *Diccionario Geográfico de Colombia*, Tomos I, II y III, Bogotá.
- Latimer, W. & A. Schatral. 1986. Information cues used in male competition by *Tettigonia cantans* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Animal Behaviour* 34:162-168.
- Mason, A. C. 1996. Territoriality and the function of song in the primitive acoustic insect *Cyphoderris monstrosa* (Orthoptera: Haglidae). *Animal Behaviour* 51:211-224.
- Masters, W. M. 1979. Insect disturbance stridulation: its defensive role. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 5: 187-200.
- Masters, W. M. 1980. Insect disturbance stridulation: characterization of airborne and vibrational components of the sound. *Journal of Comparative Physiology* 135: 259-268.
- Meixner, A. J. & K. C. Shaw. 1979. Spacing and movement of singing *Neoconocephalus nebrascensis* males (Tettigoniidae: Copophorinae). *Annals of the Entomological Society of America* 72:602-606.
- Montealegre-Z., F. 1997. *Estudio de la fauna de Tettigoniidae (Orthoptera: Ensifera) del Valle del Cauca*. Tesis de pregrado, Universidad del Valle. Colombia.
- Montealegre-Z., F. & G. K. Morris. 2004. The spiny devil katydids, *Panacanthus* Walker (Orthoptera: Tettigoniidae): an evolutionary study of acoustic behaviour and morphological traits. *Systematic Entomology* 29:21-57.
- Morris, G. K. 1971. Aggression in male conocephaline grasshoppers (Tettigoniidae). *Animal Behaviour* 19:132-137.
- Morris, G. K. 1980. Calling display and mating behavior of *Copiphora rhinoceros* Pictet (Orthoptera, Tettigoniidae). *Animal Behaviour* 28:42-46.
- Morris, G. K. 1999. Song in arthropods. Pp. 508-517, in *Encyclopedia of Reproduction* (K. G. Davey, ed.). Academic Press, San Diego.
- Morris, G. K., P. A. DeLuca, M. Norton & A. C. Mason. 2002. Calling-song function in male haglids (Orthoptera: Haglidae, *Cyphoderris*). *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* 80:271-285.
- Morris, G. K., G. E. Kerr & J. H. Fullard. 1978. Phonotactic preferences of female meadow katydids (Orthoptera: Tettigoniidae: *Conocephalus nigropleurum*). *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* 56:1479-1487.
- Robinson, D. 1990. Acoustic communication between the sexes in bushcrickets. Pp. 112-129, in *The Tettigoniidae: Biology, Systematics and Evolution* (W. B. Bailey W. J. & D. C. F. Rentz, eds.). Crawford House Press, Bathurst.
- Robinson, D. J., & M. J. Hall. 2002. Sound signalling in Orthoptera *Advances in Insect Physiology* 29: 151-278.
- Sandow, J. D. & W. J. Bailey. 1978. Experimental study of defensive stridulation in *Mygalopsis ferruginea* Redtenbacher (Orthoptera-Tettigoniidae). *Animal Behaviour* 26:1004-1011.
- Siegel, S. 1970. *Experimental no paramétrico aplicado a las ciencias de la conducta*. Trillas, S. A., México.
- Snedden, W. A. & S. K. Sakaluk. 1992. Acoustic signalling and its relation to male mating success in sagebrush crickets. *Animal Behaviour* 44: 633-639.
- Thornhill, R. & J. Alcock. 1983. *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press. Cambridge.
- Wagner, W. E. 1992. Deceptive or honest signalling of fighting ability? A test of alternative hypotheses for the function of changes in call dominant frequency by male cricket frogs. *Animal Behaviour* 44:449-462.