



Comportamiento de apareamiento en *Zeromastax selenesii* (Orthoptera: Caelifera: Eumastacidae): primera descripción etológica reportada para esta familia de saltamontes

Lina María Vélez Valero

**Trabajo de grado para optar por el título de
BIÓLOGA**

**Pontificia Universidad Javeriana
Facultad de Ciencias
Carrera de Biología
Bogotá D.C - Colombia 2018**

Comportamiento de apareamiento en *Zeromastax selenesii* (Orthoptera: Caelifera: Eumastacidae): primera descripción etológica reportada para esta familia de saltamontes

Lina María Vélez Valero

Aprobado

Igor Dimitri Forero PhD

Director

Oscar Alberto Laverde PhD

Codirector

Giovanny Fagua Gonzalez PhD

Jurado

NOTA DE ADVERTENCIA

Artículo 23 de la Resolución No. 13 de Julio de 1946

“La Universidad no se hace responsable por los conceptos emitidos por sus alumnos en sus trabajos de tesis. Sólo velará porque no se publique nada contrario al dogma y a la moral católica y porque las tesis no contengan ataques personales contra persona alguna, antes bien se vean en ellas el anhelo de buscar la verdad y la justicia”.

Índice de contenido

1. Resumen.....	5
2. Introducción	5
4. Marco Teórico.....	8
4.1. Taxonomía Orthoptera	8
4.1.1. Eumastacidae	8
4.1.1.1. <i>Zeromastax selenesii</i>	8
4.2 Comunicación vibracional.....	9
4.2.1. Estridulación.....	9
4.2.2. Tremulación.....	10
4.2.3. Percepción de la vibración.....	10
4.2.4. Señales vibratorias dentro del comportamiento de apareamiento en Caelifera..	10
4.3. Comunicación visual.....	11
4.3.1. Señales visuales dentro del comportamiento de apareamiento en Caelifera	11
5. Objetivos.....	11
5.1. Objetivo general:	11
6. Metodología	12
6.1. Especímenes	12
6.2. Cría de <i>Z. selenesii</i>	12
6.3. Documentación de los patrones comportamentales	13
7. Resultados.....	13
7.1. Comportamiento precopulatorio	14
7.1.1 Acercamiento:.....	14
7.1.2. Montura sin unión de estructuras genitales	15
7.1.3. Acceso o rechazo a un evento de cópula:	16
7.2. Comportamiento copulatorio.....	17
7.2.1. Montura con unión de estructuras genitales	17
7.3. Comportamiento postcopulatorio.....	17
8. Discusión.....	18
9. Conclusiones	24
10. Recomendaciones	25
11. Agradecimientos	25
13. Anexo 1.....	30
14. Anexo 2.....	31

Figura 1. Trio de saltamontes (hembra, macho, macho).....	31
Figura 2. Coloración en cara (arriba macho, abajo hembra).....	31
Figura 3. Coloración en parte dorsal. Hembra (parte superior) y macho (parte inferior)	31

Índice de figuras

Figura 1. <i>Zeromastax selenesii</i> (Eumastacidae). Hembra y macho.....	9
Figura 2. Acercamiento del macho a la hembra por parte posterior.....	14
Figura 3. Unión de estructuras genitales.....	15
Figura 4. Macho sobre la hembra sin intentar unir estructuras genitales.....	15
Figura 5. Hembra con abdomen relajado y curvado.....	16
Figura 6. Unión de estructuras genitales con abdomen del macho y de la hembra curvado...	16
Figura 7. Oviposición.....	17
Figura 8. Saco de huevos.....	18

1. Resumen

Dentro del estudio etológico de los seres vivos, la comunicación es un componente fundamental dentro de sus interacciones, ya que el uso de diferentes tipos de señales permite suplir diferentes necesidades de supervivencia en la naturaleza. Los insectos gozan de una diversa gama de despliegues, colores, movimientos, tamaños, que varían a lo largo de los órdenes, dando una idea de la complejidad que pueden presentar los sistemas de comunicación que usan. Los eumastácidos son una familia de saltamontes muy colorida presente en Colombia, con muchos estudios taxonómicos, pero con un gran vacío en el estudio comportamental del o los canales de comunicación que emplean en diferentes contextos. Por esta razón, el presente estudio tuvo como objetivo describir el comportamiento de apareamiento en *Zeromastax selenesii* (Caelifera: Eumastacidae). Esto se hizo mediante el análisis de fotografías, grabaciones de video y observaciones focales durante cuatro meses. Como resultado, se describen por primera vez los patrones de apareamiento (pre cópula, cópula y post cópula) en dicha familia, resaltando el uso de señales visuales y vibratorias. Se concluye de manera general que el uso de señales vibratorias (tremulación) antes y durante la cópula, parece no ser una estrategia que beneficie al macho *Z. selenesii* para conseguir pareja. Así mismo, los patrones comportamentales de apareamiento en *Z. selenesii* (Eumastacidae), a pesar de presentar algunas variaciones, son muy similares a los que emplean otras especies de caelíferos. Igualmente, el presente estudio permitió el planteamiento de múltiples preguntas que aún no han sido resueltas dentro de esta familia.

2. Introducción

La etología es el estudio del comportamiento de los seres vivos. El aprendizaje, la experiencia, la vida en grupos sociales, los sistemas de apareamiento y las señales de comunicación, son solo algunos de los componentes que involucra el estudio etológico, para aportar al entendimiento de la biología de los animales (Carranza, 1994).

La comunicación animal, es aquella acción en donde un emisor influye en el comportamiento de quien recibe el mensaje (receptor) a través de una señal. Dichas señales pueden dividirse según sus propiedades (rango de alcance, latencia, costo energético, propagación, etc) en químicas, vibratorias, visuales, eléctricas, táctiles y/o acústicas (Carranza, 1994).

La evolución de la señal de comunicación se ve influenciada por interacciones inter e intrasexuales o intra e interespecíficas, factores ambientales y/o limitaciones filogenéticas

(Hochkirch *et al.*, 2006). Además, para cualquier individuo, el uso de uno o varios canales de comunicación permite suplir diferentes necesidades de supervivencia en la naturaleza. Al fin y al cabo, sobrevivir y pasar los genes a la siguiente generación son los principales “retos” de un animal.

En el mundo de los insectos, dentro del orden Orthoptera, está documentado el uso de señales químicas, táctiles, vibracionales, acústicas y visuales, en donde los canales acústico y visual son los más frecuentes en estos insectos (Hochkirch *et al.*, 2006). Eumastacidae, una familia de saltamontes incluida dentro del Orden Orthoptera (suborden Caelifera) posee una distribución principalmente Neotropical y está presente en Colombia (Olivier & Aranda, 2017). El conocimiento en cuanto a su biología es escaso, la mayoría de estudios publicados son de carácter taxonómico (Rowell & Bentos, 2001) y ninguno de carácter comportamental. Lo más cercano son dos estudios (uno enfocado en comunicación vibracional y el otro en comportamiento de apareamiento) de dos familias (Chorotypidae y Morabidae) incluidas en Eumastacoidea, la superfamilia a la que también pertenece la familia Eumastacidae (Benediktov, 2009; Bland, 1991).

El presente estudio partió del interrogante ¿qué canal o canales de comunicación utilizan estos saltamontes durante el comportamiento de apareamiento? teniendo como hipótesis que ser un animal con coloraciones vistosas (cuyo atributo es sobresaliente en Eumastacidae) puede funcionar como canal de comunicación visual para la atracción de pareja. Sin embargo, el uso de otros canales de comunicación también pueden estar involucrados en esta actividad. Por lo anterior, el presente estudio está orientado hacia la descripción del comportamiento de apareamiento en *Zeromastax selenesii* (Caelifera: Eumastacidae), como primera descripción etológica para esta familia de saltamontes, lo cual marca un inicio para seguir indagando en los patrones de comportamiento y comunicación dentro de esta familia.

3. Justificación y Planteamiento del Problema

El orden Orthoptera se divide en dos grandes subórdenes, Ensifera y Caelifera. Eumastacidae quien pertenece a los caelíferos y está incluida dentro de la superfamilia Eumastacoidea, es una de las familias más coloridas, razón por la que comúnmente se les conoce como saltamontes payaso (Amat, 2009; Cadena & Cardona, 2015; Varon, 2000).

La mayoría de estudios en la familia Eumastacidae (Eumastacoidea) se han enfocado en su taxonomía (Rowell & Bentos, 2001), pero la información de carácter comportamental es casi inexistente. Lo más cercano reportado con este enfoque, es de la familia Chorotypidae (*Erianthus versicolor*: Eumastacoidea), en la cual se reportó el uso del canal de comunicación vibracional (Benediktov, 2009). Así mismo, sugieren que la recepción del sonido o vibración en esta especie de eumastacoideo se da con un órgano diferente al tímpano, ya que esta superfamilia carece de dicha estructura (Flook & Rowell, 1997).

A su vez, en otra especie (*Heide amiculi*: Eumastacoidea) que fue descrita como un Eumastacidae (Bland, 1991) pero actualmente está incluida en Morabidae (Eumastacoidea) (Myers *et al.*, 2018), Bland (1991) describió brevemente el comportamiento de apareamiento en donde el macho simplemente “golpetea” con las antenas a la hembra después de que la monta.

Dentro del suborden Caelifera (donde está ubicado Eumastacidae), se ha documentado el uso del canal de comunicación vibracional, acústico, químico y visual, ya sea como mecanismo de defensa o como estrategia de apareamiento. Específicamente durante el apareamiento en Caelifera, las señales visuales, acústicas y vibratorias son esenciales, y están documentadas en familias como Tetrigidae (Orthoptera: Caelifera) y Acrididae (Orthoptera: Caelifera) (Benediktov, 2009; Golov *et al.*, 2018; Hochkirch *et al.*, 2006). Por otro lado, dentro de Acridoidea (Caelifera) hay especies que realizan estridulación femuro-tegmina que produce sonido; y como estrategia de apareamiento también se ha documentado la tremulación, drumming y sacudidas de patas traseras sobre un sustrato, en compañía de señales visuales (Riede, 1987).

Teniendo en cuenta la escasa información dentro de Eumastacoidea, la casi inexistente en Eumastacidae y lo conocido a nivel de comportamiento (enfocado en comunicación) como estrategia de apareamiento en caelíferos. El presente estudio se inclinó en ser la primera descripción reportada del comportamiento de apareamiento en *Z. selenesii* (Caelifera: Eumastacidae) con la intención de indagar qué canal o canales de comunicación están asociados a esta actividad comportamental, dando como resultado el primer estudio etológico enfocado en la comunicación de eumastácidos.

4. Marco Teórico

4.1. Taxonomía Orthoptera

Dentro de la gran diversidad de insectos que existen, el orden Orthoptera es uno de los grupos más abundantes, incluye saltamontes, langostas y grillos. Este orden se encuentra dividido por 2 subórdenes, Ensifera con 12 familias y Caelifera con 25 familias (Song *et al.*, 2015).

4.1.1. Eumastacidae

Eumastacidae (Caelifera) es una familia de distribución principalmente Neotropical. Con 7 subfamilias (5 en Colombia), 29 géneros (15 en Colombia) y 169 especies (37 en Colombia) descritas (Porrás, 2007; Varon, 2000). Algunas de sus características generales son: patas posteriores ubicadas de manera perpendicular al cuerpo, talla pequeña, 3 segmentos en el tarso, antenas cortas, pronoto más pequeño que el fémur anterior, pueden ser macrópteros, micrópteros o ápteros en etapas adultas, suelen tener llamativos colores metalizados como amarillo, azul, verde y rojo en todo el cuerpo (Amat, 2009; Cadena & Cardona, 2015; Varon, 2000;) y carecen de tímpano (Otte, 1970).

Estos saltamontes ocupan ambientes húmedos desde el nivel del mar hasta una altitud aproximada de 3000 msnm. A su vez, Eumastacoidea (superfamilia a la que pertenecen eumastácidos) son un grupo muy antiguo (~200 millones de años) ya que vinieron a aparecer en el mesozoico (Rowell & Bentos, 2001; Song *et al.*, 2015; Varon, 2000). En cuanto a su dieta, la literatura indica para ésta familia una inclinación principalmente hacia los helechos (Rowell & Bentos, 2001; Varon, 2000), sin embargo, pueden alimentarse de otro tipo de vegetación. Por ejemplo, especies del género *Homeomastax* (Eumastacidae) se alimentan de helechos del género *Nephelea*, *Hypolepsis* y *Pteris* o plantas de las familias Rubiaceae, Cyathaceae, Piperaceae, Zingiberaceae, Asteraceae y Flacourtiaceae (Rowell & Bentos, 2001).

4.1.1.1. *Zeromastax selenesii*

Esta especie se caracteriza por poseer una espina ventral en el fémur posterior, diez segmentos en las antenas, una espina móvil en la parte postero distal de la tibia, ser micróptero y tener complejo fálico con un esclerito subepifálico (Porrás, 2007).

Z. selenesii (Figura 1) es la única especie dentro del género *Zeromastax*, cuyas características de diferenciación sexual a la vista en la familia son: (1) macho más pequeño que la hembra (2) terminación ovalada del abdomen en el macho, mientras que el de la hembra termina en punta. Esta especie sólo se conoce en el departamento de Cundinamarca, Colombia. Una característica importante para la identificación de un eumastácido es el estudio de la genitalia, pero ésta especie posee caracteres (mencionados anteriormente) fáciles de diferenciar de las otras especies de ésta familia. Por otro lado, el complejo fállico en Eumastacidae posee una membrana ectofálica donde se ubican escleritos ectofálico, epifálico y endofálico. En este caso, *Zeromastax* adicionalmente tiene esclerito subepifálico, razón por la que este género es un intermedio entre las familias Episactidae y Eumastacidae ya que este último esclerito es un carácter presente en Episactidae (Porrás, 2007).

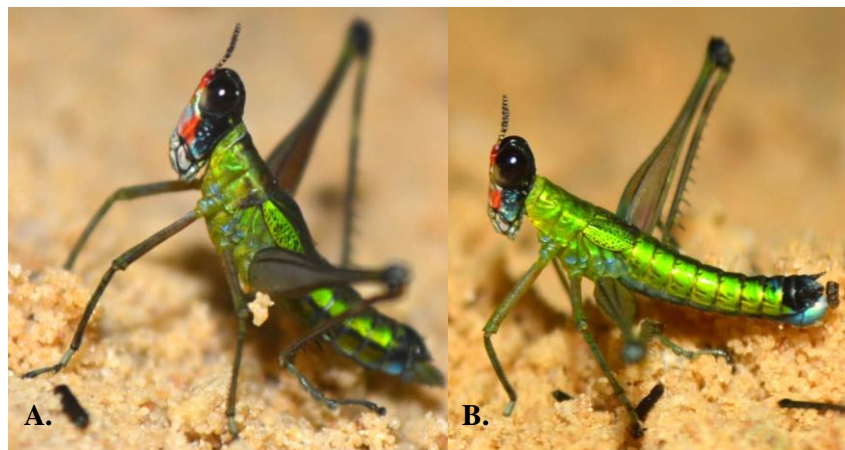


Figura 1. *Zeromastax selenesii* (Eumastacidae). **A.** Hembra; **B.** Macho

4.2 Comunicación vibracional

4.2.1. Estridulación

La estridulación ocurre cuando se frota una parte del cuerpo contra otra, esta acción produce la propagación de ondas que pueden viajar por el aire como sonido, o viajar por un sustrato (hojas, arena, suelo) como vibración (Otte, 1970). Dichas ondas que se propagan por diferentes medios, pueden ser audibles o inaudibles (frecuencias ultrasónicas) al oído humano. La acción de estridular se genera mediante la fricción de dos zonas, una a la que denominan “file” que se compone de “dientes” o crestas, y la otra parte con la que hace contacto, que denominan “scraper” o plectro y suele ser otro tipo de superficie o cresta única. (Matthews & Matthews, 2010). En la subfamilia Acridinae (Caelifera: Acridoidea) por ejemplo, está reportado el uso del canal de comunicación vibracional. Los machos estridulan

en su mayoría frotando el fémur posterior contra las alas anteriores. No obstante, dentro de Acridoidea hay diferentes mecanismos de producción de sonido (vibración) en donde entran en juego algunas estructuras como crestas al interior del fémur o abdomen, “dientes” en la tibia o una vena intercalar en las alas. Dichos mecanismos se clasifican en: 1) fémur posterior contra ala anterior, 2) tibia posterior contra ala anterior, 3) fémur posterior contra abdomen, 4) tibia posterior contra abdomen, y 5) tibia posterior contra sustrato (Otte, 1970). A su vez, dentro de Acridoidea esta estridulación puede estar acompañada de vibración abdominal (tremulación) y “sacudidas” con patas traseras como estrategia de apareamiento, en combinación con señales visuales (Stritih & Čokl, 2014).

4.2.2. Tremulación

La tremulación es la vibración de una estructura del cuerpo, cuerpo completo o el abdomen, sin tener contacto directo con el sustrato. Este comportamiento está reportado en su mayoría dentro del suborden Ensifera, en donde algunos machos y hembras utilizan este tipo de vibración como estrategia de apareamiento, cuya señal se propaga sobre el sustrato (planta) en el que acostumbran a desempeñar esta actividad (Stritih & Čokl, 2014).

4.2.3. Percepción de la vibración

Por otro lado, la percepción de la vibración es un aspecto más primitivo que el auditivo (Hoy *et al.*, 1998) El tímpano en su mayoría, es quien percibe las ondas que se propagan por el sonido o las vibraciones, pero algunas especies en Orthoptera carecen de dicha estructura. Razón por la que muchos de estos insectos perciben el sonido o la vibración con otro tipo de estructuras. Por ejemplo, los Acridoidea tienen dicho órgano auditivo (tímpano) en el primer segmento abdominal, el cual se acompaña de un grupo de células sensoriales al interior de este (Riede *et al.*, 1990). A su vez otros ortópteros, presentan otras fuentes de sensibilidad a la vibración que están ubicadas en las patas posteriores, denominados órganos subgenuales que funcionan básicamente como órganos táctiles (Field & Pflüger, 1989). Otte (1970) justamente sugiere que la familia Pneumoridae (Caelifera), probablemente percibe dichas ondas a través de otro tipo de receptores, debido a que carece de tímpano.

4.2.4. Señales vibratorias dentro del comportamiento de apareamiento en Caelifera

El comportamiento de apareamiento está acompañado de las diferentes señales de comunicación que existen en la naturaleza. Las vibraciones usadas por los insectos suelen propagarse bien a cortas distancias y en diferentes sustratos. Se ha documentado que grillos y

saltamontes macho estridulan usando diferentes estructuras del cuerpo, y las hembras pueden responder o verse atraídas por estos movimientos (Matthews & Matthews, 2010).

Por ejemplo, machos del género *Hieroglyphus* (Acrididae) ejecutan movimientos con sus patas posteriores en diferentes direcciones, así mismo, la hembra suele permanecer quieta, pero al final de la cópula mueve las patas posteriores varias veces y el macho es expulsado (Sultana & Wagan, 2008). A su vez, la superfamilia Tetrigoidea produce señales vibratorias entre los 100-400 Hz cuyas ondas se transmiten por sus patas del medio (Benediktov, 2009). Y dentro de Eumastacoidea, machos de la especie *Erianthus versicolor* (Chorotypidae) emiten señales de vibración con el abdomen (tremulación), a una frecuencia que varía entre 100-250 Hz. Adicionalmente, estridula frotando el fémur posterior con tegmina, emitiendo un sonido a una frecuencia de ~250 Hz (Benediktov, 2009).

4.3. Comunicación visual

4.3.1. Señales visuales dentro del comportamiento de apareamiento en Caelifera

Las señales visuales pueden manifestarse con elementos como lo es el movimiento, los despliegues, las coloraciones, y logran ser un factor esencial para cualquier tipo de interacción, incluso muchas veces son el complemento perfecto para trabajar de la mano con otro tipo de señales de comunicación. Machos del género *Tetrix* (Tetrigidae) utilizan este canal para realizar una serie de movimientos (Balanceo frontal, lateral y pronotal) cerca de la hembra con el fin de lograr su atención y así conseguir aparearse (Hochkirch *et al.*, 2006). Por otro lado, machos de la especie *Gomphocerus rufus* (Acrididae) cortejan a la hembra con señales visuales y acústicas que emiten una serie de veces. Este comportamiento consiste en movimientos donde balancean la cabeza, los palpos, antenas y patas traseras (Riede, 1986).

5. Objetivos

5.1. Objetivo general:

Describir el comportamiento de apareamiento (pre cópula, cópula y post cópula) en *Zeromastax selenesii*.

5.2. Objetivos específicos:

5.2.1. Identificar y describir todos los elementos comportamentales de apareamiento en *Z. selenesii*.

5.2.2. Esquematizar paso a paso los grandes bloques comportamentales de apareamiento en *Z. selenesii*.

6. Metodología

6.1. Especímenes

Con los trabajos de Cardona (2012), Porras (2007) y Cadena & Cardona (2015) se identificaron los ejemplares del presente estudio como pertenecientes a la especie *Zeromastax selenesii* (Porras, 2007). A su vez, cinco hembras y cinco machos están correctamente etiquetados y depositados en la colección MPUJ_ENT.

6.2. Cría de *Z. selenesii*

Se realizó una colecta de 25 saltamontes de la especie *Zeromastax selenesii* (13 hembras y 12 machos) dentro del Parque Natural Chicaque, a una altura aproximada de 2500 msnm. Posteriormente se mantuvieron en dos terrarios de vidrio: (1) 60cm x 25cm x 35,5cm, (2) 40cm x 29,5cm x 40,5cm rellenos de arena amarilla (4cm de profundidad) y un algodón húmedo. El primer terrario lo ocuparon 6 machos y 7 hembras, el segundo 6 machos y 6 hembras. Fueron alimentados con helechos de la especie *Cyathea caracasana* (Cyatheaceae) y las condiciones de temperatura (~16-20°C) y humedad relativa (~80-95%) fueron monitoreadas con dos Data Logger HOBOWare (uno dentro de cada terrario). Adicionalmente, fueron sellados con vinipel y ahuecados con aproximadamente 100 agujeros de 1cm de diámetro para retener la humedad y mantener condiciones similares a las del Parque Natural Chicaque, al igual que evitar la rápida deshidratación de los helechos. Finalmente se cubrieron con malla metálica cada uno.

El cambio de helechos se realizó aproximadamente cada 12 días debido a que los saltamontes los consumían rápidamente y éstos igualmente se secaban en determinado tiempo, así mismo, se realizó limpieza de heces en paralelo. Para evitar que arena y helechos estuvieran secos, se hidrataron con agua a diario con una jeringa, al igual que el algodón.

Ocasionalmente se expusieron los acuarios a la luz solar (entre 10-11am o 3-4pm) (únicamente en días soleados), con el fin de simular “condiciones normales” al cautiverio. La duración de ésta exposición fue de aproximadamente 40 minutos, ya que más tiempo implicaba que el acuario se empañara demasiado, debido al vinipel que sellaba los acuarios. Esta exposición, se implementó días después de iniciar el cautiverio, debido a que el comportamiento de los saltamontes en presencia del sol, aumenta progresivamente su

actividad, contrario a los días en los que no recibían luz solar, en donde su actividad era más pasiva.

6.3. Documentación de los patrones comportamentales

Se realizaron 25 observaciones focales durante el día (10am-5pm) y cuatro durante la noche (9pm-11pm) describiendo en esquemas la manera y cantidad de veces promedio que ocurría cada patrón de movimiento (movimiento de antenas, palpos labiales, patas anteriores, patas del medio, patas posteriores y desplazamientos) al aproximarse macho y hembra. Posteriormente se hizo una agrupación de los movimientos mencionados anteriormente, para construir de forma secuencial los grandes bloques de comportamiento de apareamiento. Para pre cópula: acercamiento, montura sin unión de estructuras genitales y acceso o rechazo a un evento de cópula; para cópula, montura con unión de estructuras genitales y para post cópula aspectos relacionados con la oviposición. Esto con el fin de construir un diagrama de flujo que mostrara con claridad las variantes más representativas que se dan durante esta actividad. Adicionalmente se realizó toma de fotografías utilizando una Nikon D5100 de lente AF-S DX Nikkor 18-55mm 1:3.5-5.6G VR y grabaciones de video como material audiovisual para recopilar en detalle los patrones de movimiento. Y finalmente se usó un cronómetro para contabilizar tiempo de oviposición y/o duración de cópula. Este proceso se realizó en un periodo de 4 meses (febrero-mayo de 2018).

7. Resultados

Se obtuvieron 25 observaciones de las cuales se recopilaron todos los patrones de movimiento posibles durante el comportamiento de apareamiento. En 18 eventos no hubo cópula, pero en 7 de ellos sí. Es relevante resaltar que la mayoría de eventos en los que se dio la cópula (unión de estructuras genitales) fue en ausencia de señales vibratorias (tremulación) y en los que no hubo cópula, fue en presencia de señales vibratorias (tremulación). Dichos resultados se centran en las observaciones que se hicieron en horas de luz (10am-5pm) puesto que en las observaciones nocturnas (9-11pm) los patrones de actividad de *Z. selenesii* mostraron poca a ninguna actividad. Por ende, solo se realizaron cuatro de ellas y posteriormente se suspendieron.

Dichos patrones de movimiento presentaron variantes que están explicadas en detalle a lo largo de los resultados y esquematizados de manera general en Anexo 1.

Básicamente el apareamiento en *Z. selenesii* inicia con una aproximación sigilosa o un salto por parte del macho a la hembra; una vez éste ya la ha observado y ha hecho posiblemente limpieza de ojos, antenas y patas posteriores, posteriormente puede haber tremulación con patas posteriores o no, para que luego así ocurra la monta. Cuando esto ha ocurrido se diversifican las opciones para lograr o no la unión de estructuras genitales. Al darse un evento de cópula, machos ocasionalmente tremulan con los fémures posteriores sobre la hembra y éstas pueden caminar y alimentarse con el macho encima. Finalmente, el macho es expulsado con las patas posteriores de la hembra, para que eventualmente se de la oviposición, con un tiempo de duración que varía entre 10 y 18 minutos.

7.1. Comportamiento precopulatorio

7.1.1 Acercamiento:

Los machos y las hembras comen con regularidad. El acercamiento ocurre de macho a hembra y pueden presentarse dos variantes **1)** El macho permanece en el helecho con cuerpo y cabeza dirigida hacia la hembra (como si la estuviera observando), y salta directamente sobre ella (7 eventos) o muy cerca (3 eventos). Es importante resaltar que las hembras siempre estuvieron de espalda o de lado sin tener una visualización completa del acercamiento del macho **2)** El macho se acerca sigilosamente por la parte posterior del cuerpo de la hembra (Figura 2) o por las partes laterales (18 eventos. Acá se incluyen los 3 eventos en donde el macho salto muy cerca de la hembra y no sobre ella). Durante el acercamiento, algunos machos realizaron movimientos tremulantes (vibración) consecutivos con los fémures posteriores (que pueden hacer mover ligeramente el cuerpo), al estar muy cerca de la hembra (9 eventos, entre 4-26 vibraciones). Los tarsos de patas posteriores se mantuvieron ligeramente posados sobre el helecho.



Figura 2. Acercamiento del macho a la hembra por parte posterior.

7.1.2. Montura sin unión de estructuras genitales

Ocasionalmente antes de una montura (el macho encima de la hembra), algunos saltamontes macho y hembra limpian antenas y ojos con patas anteriores. Así mismo, limpiaron tarsos de las patas posteriores y anteriores al dirigirlos a la cavidad bucal (no fue un patrón tan frecuente antes de un evento de cópula). Una vez el macho se monta encima de la hembra, las patas anteriores y las patas del medio quedan posicionadas sobre el tórax y abdomen de la hembra. Las variantes que pueden presentarse son: **1)** El macho realiza movimientos tremulantes (vibración) consecutivos con fémures posteriores (13 eventos, entre 2-32 vibraciones), estos movimientos tremulantes son lentos e intermitentes, razón por la que son fáciles de contar a ojo. A sí mismo, los tarsos de las patas posteriores no están en contacto con la hembra, si no por el contrario están libres. **2)** Algunas veces el macho mueve los palpos labiales sobre el pronoto de la hembra (4 eventos, y en un evento lo hizo sobre cabeza de la hembra). **3)** El macho sin realizar ningún movimiento tremulante intenta unir edeago (órgano intromitente) al tracto genital de la hembra (unión de estructuras genitales) con la ayuda de los tarsos de las patas posteriores. Dichos intentos los realiza por el lado derecho o izquierdo del cuerpo de la hembra (Figura 3.) (11 eventos) **4)** El macho permanece sobre la hembra sin intentar unir estructuras genitales ni vibrar (10 eventos) (Figura 4).



Figura 3. A. Unión de estructuras genitales por la parte derecha de la hembra. **B.** Unión de estructuras genitales por la parte izquierda de la hembra.



Figura 4. Macho (arriba) sobre la hembra sin intentar unir estructuras genitales.

7.1.3. Acceso o rechazo a un evento de cópula:

Cuando hay acceso a la cópula por parte de la hembra, ésta permanece con abdomen relajado (Figura 5A) (14 eventos), de lo contrario lo elevaba aproximadamente 90° (Figura 5B) dificultando la unión de estructuras genitales con el macho (10 eventos). Sin embargo, en dos eventos (incluidos dentro de los 10 eventos mencionados) el macho elevó paralelamente abdomen con el de la hembra y logró la unión (Figura 6). En este caso el hecho de que una hembra haya estado receptiva (abdomen relajado) no es sinónimo de que se de un evento de cópula.



Figura 5. A. Hembra con abdomen relajado. B. Hembra con abdomen curvado



Figura 6. Unión de estructuras genitales con abdomen de macho y hembra curvado.

7.2. Comportamiento copulatorio

7.2.1. Montura con unión de estructuras genitales

Una vez se ha dado la unión de estructuras genitales, dicha actividad tuvo una extensa variación, y es que su tiempo de duración fue aproximadamente entre 5 y 48 horas. Durante el apareamiento, se presentaron 3 variantes: **1)** Deposición de heces por parte de la hembra, **2)** Ocasionalmente el macho realiza movimientos tremulantes (vibración) consecutivos con fémures posteriores. Así mismo, los tarsos de las patas posteriores no estaban en contacto con la hembra, si no por el contrario estaban elevados. Éstos ocurrieron ocasionalmente cuando hembra se movía o permanecía quieta, **3)** Las hembras caminan o saltan ocasionalmente y se alimentan, contrario a los machos que permanecen sobre ellas sin poder hacerlo. **4)** Un segundo macho puede montarse sobre la pareja que está copulando (3 eventos) (Anexo 11.2.3.) y realizan ambos machos movimientos tremulantes (vibración) consecutivos con los fémures posteriores.

7.3. Comportamiento postcopulatorio

Una vez ha terminado la cópula, el macho es expulsado con las patas posteriores de la hembra. Por otro lado, se observaron siete oviposiciones (hembra entierra abdomen sobre arena) (Figura 7) entre las 9:19am y 3:27pm con un tiempo de duración entre 10 y 18 minutos. Dos (ambas ocurrieron el 19 de marzo en horas de la mañana) de las siete oviposiciones registradas se dieron cerca a los extremos del acuario, lo que permitió ver a través del vidrio la formación del saco de huevos pasados 27 días aproximadamente (Figura 8).



Figura 7. Oviposición



Figura 8. Saco de huevos

8. Discusión

Durante el comportamiento de pre cópula, la mayoría de veces antes de que el macho se aproxima a la hembra, su cabeza y su cuerpo se encuentran dirigidos hacia ella, ya sea para realizar el acercamiento sigiloso o el salto sobre la hembra, razón por la que posiblemente la hembra estaría emitiendo algún tipo de señal visual o química hacia el macho para que éste se comporte de esa manera (aunque no se observó nada evidente por parte de la hembra en el presente estudio), ya que estas señales de comunicación suelen ser percibidas por los insectos para identificar una presa, para reconocer un compañero o para orientarse en el ambiente (Klowden, 2013). Por ejemplo, el uso de señales visuales es empleado por saltamontes macho de la superfamilia Acridoidea (Caelifera), ya que se aproximan a la hembra con algunos desplazamientos sutiles que perciben a través de la vista, de esta manera, utilizan este comportamiento como un sencillo elemento para lograr el éxito de cópula en ausencia de otras señales de atracción hacia la hembra (Otte, 1970). Machos de *Zonocerus elegans* (Caelifera: Pyrgomorphidae) y machos de la familia Romaleidae (Caelifera) también buscan copular con la hembra acercándose lentamente o saltando sobre ella (Riede, 1987; Wickler & Seibt, 1985).

En segunda instancia, dentro del comportamiento de pre cópula de *Z. selenesii* se identificaron movimientos tremulantes (vibración) consecutivos con fémures posteriores, por parte del macho al aproximarse a la hembra. En concordancia con esto, *Schistocerca gregaria* (Caelifera: Acrididae) durante la pre cópula, estridula al frotar las alas con patas posteriores (Golov *et al.*, 2018). Evidentemente *Z. selenesii* y *S. gregaria* realizan comportamientos que se incluyen dentro del canal de comunicación vibracional, pero lo hacen de manera diferente. Especialmente porque *Z. selenesii* no hace ningún contacto de

estructuras con sus patas posteriores para estridular, si no que por el contrario tremula con los fémures posteriores.

Por otro lado, durante el comportamiento de pre cópula con montura sin unión de estructuras genitales, individuos de ambos sexos hicieron movimientos asociados con limpieza de antenas, ojos y patas posteriores. Así mismo, algunos de los machos *Z. selenesii* movieron los palpos labiales sobre el pronoto de las hembras. *Schistocerca gregaria* durante la pre cópula también limpia antenas, patas y ojos (Golov *et al.*, 2018), la única diferencia con *Z. selenesii* es que también limpia sus alas, dado esto, la interacción entre dos organismos puede contener movimientos interpretados por el uno y por el otro como señales visuales (Klowden, 2013). *Schistocerca gregaria* también realiza movimiento de palpos labiales sobre la hembra (Golov *et al.*, 2018).

A su vez, se describió en pre cópula, que algunos machos *Z. selenesii* permanecieron encima de la hembra sin realizar ningún tipo de movimiento con los fémures posteriores, ni unión de estructuras genitales. Este comportamiento también ocurre en machos de la familia Romaleidae (Caelifera) (Riede, 1987), y en *Z. elegans*, ya que muchas veces el macho permanece encima de la hembra sin hacer ningún contacto genital (Wickler & Seibt, 1985).

En cuanto al acceso o rechazo a un evento de cópula los resultados indicaron que una señal de rechazo por parte de la hembra, es elevar abdomen aproximadamente 90° impidiéndole al macho unir estructuras genitales. Este comportamiento es común igualmente con hembras de la familia Romaleidae (Caelifera) (Riede, 1987).

Durante la cópula, los movimientos tremulantes (vibración) consecutivos con los fémures posteriores realizados por parte de machos *Z. selenesii*, son iguales a los que realizaron en el acercamiento, la diferencia es que durante la cópula los tarsos de las patas posteriores no están en contacto con la hembra, si no por el contrario están libres, pero durante la pre cópula están ligeramente en contacto con el helecho. Esto sugiere que la transmisión de las ondas vibracionales causadas por la tremulación (en ambos casos) sucede como en Ensifera (Ej.: *Myopophyllum speciosum*: Tettigoniidae; tremulación de abdomen en *Troglophilus neglectus*: Raphidophoridae) cuya señal se propaga a través de las patas hasta el sustrato (planta) en el que acostumbran a desempeñar esta actividad de apareamiento (Morris *et al.*, 1994; Stritih *et al.*, 2012; Stritih & Čokl, 2014). En el presente estudio, para pre cópula la

señal se transmitirá a través de las patas anteriores y del medio hasta el helecho, y en cópula a través de las patas anteriores y del medio (que se posicionan sobre el tórax y abdomen de la hembra) hasta la hembra. Es importante resaltar que un término más sencillo para referirse a la tremulación, es la acción en sí de temblar, y aunque se reporta principalmente en Ensifera (Stritih & Čokl, 2014), en Caelifera también ocurre (tremulación de ala por parte de *Tetrix ceperoi* (Tetrigidae) (Kočárek, 2010) y *Tetrix bolivari* (Tetrigidae) (Kočárek, *et al.*, 2011)) en el apareamiento. En concordancia con esto, también se han descrito otros movimientos similares (en Acridoideos principalmente) a los que denominan drumming y percusión, en donde los movimientos a diferencia de la tremulación, se ejecutan directamente contra un sustrato (Stritih & Čokl, 2014).

Como se discutió líneas atrás, *S. gregaria* estridula frotando las alas contra las patas posteriores durante pre-cópula, sin embargo, también realiza la misma estridulación durante la cópula (Golov *et al.*, 2018). Este comportamiento se puede interpretar de la misma manera con *Z. selenesii*, la diferencia es que el tipo de señal vibracional que ejecutan cambia, *S. gregaria* estridula y *Z. selenesii* tremula.

Por otro lado, durante la cópula las hembras *Z. selenesii* caminan o saltan ocasionalmente y se alimentan, contrario a los machos que permanecen sobre ellas sin poder hacerlo, esto ocurre de igual manera en la familia Romaleidae (Riede, 1987) y posiblemente en otros caelíferos, ya que esta posición (macho arriba hembra abajo) suele ser la “pose” de cópula en Orthoptera, razón por la que alimentarse por parte del macho implicaría tener que abandonar la unión de estructuras genitales.

A su vez, aquellos eventos en donde ocasionalmente un segundo macho se montó sobre pareja que previamente estaba copulando (Anexo 2.1) y ambos machos realizaron movimientos tremulantes (vibración) consecutivos con los fémures posteriores, puede tener diferentes explicaciones según la literatura. En *Z. elegans* este tipo de comportamiento también ocurre, y la explicación que dan Wickler & Seibt (1985) es que parece que no hay identificación sexual antes de un salto de apareamiento. Así mismo, en la especie *Elaeochlora viridicata* (Caelifera: Romaleidae) machos estridulan durante la cópula cuando la hembra se mueve o un segundo macho intenta copular, aun cuando hay otras hembras disponibles alrededor (Riede, 1986), y en el estudio de Pushkar (2009) con la especie *Tetrix tuerki* (Caelifera: Tetrigidae), saltamontes vibraban cuando el individuo se encontraba perturbado por el contacto de otro, por lo que sugiere que se trata de señales de rivalidad.

Otro aspecto importante de mencionar durante la cópula, es el tiempo de duración, parecen ser eventos extensos y variables (entre 5h y 48h en *Z. selenesii*). Sin embargo, como es de esperarse, estos tiempos se deben comportar diferentes en la naturaleza y en condiciones de laboratorio. Johnson & Niedzlek (1998) monitorearon el tiempo de duración de cópula en *Dichromorpha viridis* (Acrididae) en condiciones normales (5min-72h) y de laboratorio (17h-55h). ¿Por qué dura tanto? Una posible explicación es por competencia espermática, esto se refiere a la necesidad de transferir la mayor cantidad de espermatozoides a la espermateca y así formar un espermatóforo lo suficientemente grande para bloquear la formación de otros, por un macho diferente (Johnson & Niedzlek, 1998). Otra posible explicación es que una larga duración de cópula funciona como adaptación para reducir la competencia de esos espermatozoides, esto significa que el macho funciona como un tapón que bloquea y posiblemente puede transferir a la hembra algunas sustancia que hagan que rechace a otros machos (Johnson & Niedzlek, 1998). Sin embargo, estos autores eligen la primera opción mencionada, como motivo de la larga duración en *Dichromorpha viridis*. Adicionalmente plantean que la evidencia histológica que realizaron, permite inferir que los machos no funcionan solo como tapones si no también tienen la capacidad de cambiar los espermatozoides ya depositados, por otros.

Una vez ha ocurrido la cópula y hay oviposición, el tiempo para que eclosionen los huevos depende también de la especie. En condiciones normales la eclosión ocurre entre tres a cuatro semanas (Skelly *et al.*, 2002). En este caso, no se vieron cambios que representaran el nacimiento de ninfas dentro de las 7 oviposiciones registradas, ni dentro de las observadas cerca al vidrio (pasados 27 días) (Figura 8). Muy seguramente las condiciones necesarias para el desarrollo de huevos en Eumastacidae no son las mismas en las que sobreviven saltamontes adultos en condiciones controladas, razón por la que la eclosión no se dio, y por consiguiente el desarrollo de ninfa hasta adulto. Otra posible explicación, es que en algunos insectos, el proceso de desarrollo pasa por una fase de activación y fertilización del huevo, cuya transformación involucra diferentes fases de división celular antes y durante la oviposición. Al parecer muchas veces estos procesos no se llevan a cabo en su totalidad, razón por la que hay un impedimento en el desarrollo completo del individuo (Sartain & Wolfner, 2013; Went, 1982). A su vez, esto se puede explicar de una u otra manera porque la mayoría de saltamontes *Z. selenesii* colectados provienen de un mismo sector. Esto sugiere que posiblemente las oviposiciones registradas, son el resultado de eventos de apareamiento

donde hubo endogamia. Se ha documentado que hembras de la especie *Gryllus bimaculatus* (Ensifera) se aparean fácilmente con los machos que estén cerca de ellas, aún si son hermanos. Algunas de las razones son porque muchas veces las hembras prefieren aparearse con un hermano que no hacerlo con ningún macho, o porque incluso el hecho de aparearse con hermanos les permite distinguir que lo son y así discriminarlos (Bredman *et al.*, 2003). Incluso Tregenza & Wedell (2002) estudiaron dicho potencial con esta especie, en donde la tasa de eclosión de los huevos que provenían de un apareamiento entre hermanos era menor que el de aquellos eventos de apareamiento en donde no lo eran. Con esto los autores plantean la pregunta de si entonces ¿las hembras podrían discriminar a los espermatozoides que provengan de los hermanos? (Bredman *et al.*, 2003; Tregenza & Wedell, 2002).

Algunos de los movimientos comportamentales discutidos, pueden estar acompañados del uso de otros canales de comunicación (fuera de la visual y vibracional), así como especies dentro de Acridoidea utilizan señales de vibración contra el sustrato en combinación con señales visuales (Riede, 1987). No obstante, las señales visuales y vibratorias utilizadas por *Z.selenesii* pueden sugerir un tipo de comunicación multimodal. Hay invertebrados que utilizan 2 canales de comunicación que trabajan de la mano para un mismo fin. Arañas machos de la Familia Salticidae son solo un ejemplo del uso de la vibración y la coloración con el fin de atraer a una hembra para poder aparearse (Elías *et al.*, 2003; Elías *et al.*, 2004; Girard *et al.*, 2011). Por ende, no se sabe si en eumastácidos sus movimientos, el color, sus vibraciones y/o algún otro de sus atributos podrían entrar dentro de esa categoría multimodal.

Por otro lado, un aspecto a discutir en relación a lo planteado anteriormente con el rechazo por parte de la hembra, el comportamiento “estático” de algunos machos *Z. selenesii* cuando permanecen sobre hembra sin que ésta lo rechace y en concordancia con la cantidad de eventos en los que se dio la cópula (18) y los que no (7), es que aunque hubo unión de estructuras genitales en *Z. selenesii* cuando el macho realiza movimientos tremulantes con fémures de patas posteriores, la mayoría de eventos donde hubo cópula, el macho no realizó dichos movimientos tremulantes (5 eventos). Sin embargo, el comportamiento de vibración se sigue dando. Dado este resultado, queda la incógnita del porqué el macho sigue vibrando si la mayoría de veces ésto no conlleva a la unión de estructuras genitales, ya sea porque hembra lo rechaza levantando el abdomen, o porque el macho no intenta copular a pesar de que hembra está receptiva. Con esto se podría pensar que no siempre la hembra entonces es quien decide si acceder a la cópula o no, si no que por el contrario, el macho también puede

tomar esta decisión. Además, se pone en duda si realmente las vibraciones que realizan son realmente una estrategia para conseguir pareja. No obstante, en un evento el macho saltó sobre la hembra e inmediatamente ésta lo expulsó con los fémures posteriores.

Adicionalmente se podría suponer, que si en el hipotético caso se documenta que *Z. selenesii* estridula, a simple vista seguramente no lo hará como otro caelíferos. Puesto que la mayoría de éstos saltamontes tienen sus patas posteriores muy cercanas al cuerpo y facilita la fricción de dos estructuras, mientras que en *Z. selenesii* y en todos los eumastácidos, mantienen ubicadas las patas posteriores de manera perpendicular al cuerpo, excepto cuando hembras ovipositan (Figura 7) ya que al enterrar el abdomen en la tierra, ambas patas posteriores se juntan al cuerpo.

Teniendo en cuenta que algunos movimientos realizados por los eumastácidos están mediados de una u otra forma por el canal de comunicación visual y vibracional, Hochkirch y colaboradores (2006) hacen hincapié en algo importante como posible explicación al uso de estos dos tipos de señales para un mismo comportamiento, y es que es coherente sugerir que otros canales de comunicación como lo es la producción de vibraciones o de sonido se derivan de movimientos que originalmente evolucionaron para la señalización visual.

En muchas ocasiones, estos saltamontes se encuentran en la naturaleza sin uno o ambos fémures posteriores, ya que se enredan con las mismas plantas una vez realizan un salto, lo cual es razonable preguntarse si perder una o ambas patas conduce a la pérdida de la capacidad del saltamontes para producir este tipo señales vibratoriales y por consiguiente, los beneficios que le confiere o no producirlas, volviéndolo un individuo vulnerable.

Por otro lado, poseer tímpano por parte de los saltamontes no es sinónimo de que se comunican acústica o vibratorialmente y viceversa. Dos ejemplos claros además de *Z. selenesii*, son los Catantopinae (Caelifera: Acrididae) ya que poseen dicha estructura, pero no reportan el uso de esos canales de comunicación, y por el contrario, la familia Pneumoridae (Caelifera) carece de tímpano pero produce señales acústicas (Otte, 1970). Por esta razón y como se señaló anteriormente, eumastácidos posiblemente tienen otro tipo receptores.

Por último y en concordancia con todo lo anterior, es pertinente resaltar que uno de los atributos más sobresaliente de los eumastácidos es su coloración, razón por la que puede

haber elementos conspicuos visuales (coloración) que podrían o no participar dentro del comportamiento de apareamiento. Sin embargo, lo observado en *Z. selenesii* para esta actividad, sugiere que sus coloraciones conspicuas no están involucradas como atributo relevante dentro de estos patrones comportamentales. No obstante, esto no se puede asegurar del todo, ya que en eumastácidos se desconoce la fisiología de su visión, así que no se sabe si a lo mejor los machos o las hembras se ven atraídos por algún patrón de coloración. Aunque realmente no hay dimorfismo obvio entre sexos respecto a su coloración, más bien los machos y las hembra presentan la misma coloración en la cara (Anexo 2.1) excepto porque las hembras en la parte dorsal de tórax y abdomen, tienden a ser más opacas que los macho (Anexo 2.2). Esto supone fuera del enfoque de apareamiento, que la coloración conspicua en eumastacidae posiblemente tiene un fin diferente.

9. Conclusiones

- Se concluye que el uso de señales vibratoriales (tremulación) antes y durante la cópula, parece no ser una estrategia que beneficie al macho *Z. selenesii* para conseguir pareja. Si no que, por el contrario, la mayoría de veces que emite dicha señal no hay éxito de cópula.
- Los patrones comportamentales de apareamiento en *Z. selenesii* (Eumastacidae) son muy similares a los que emplean otras especies de caelíferos.
- Después de cuatro meses de mantener en cautiverio especies *Z. selenesii*. Primero, se cuestiona por qué el presente estudio se convierte en la primera descripción etológica dentro de esta familia, si son especies: **1)** relativamente fáciles de criar (o por lo menos en etapas adultas) **2)** muy llamativas en la naturaleza. Segundo, otros patrones comportamentales (fuera del contexto de cópula) observados desde la colecta, permitieron el planteamiento de nuevas preguntas que no han sido respondidas en esta familia, como por ejemplo ¿Por qué la coloración es verde en estados juveniles y en estado adulto adquieren sus respectivas coloraciones conspicuas? ¿Cuál es el rol?, ¿Porque tienen un comportamiento relativamente “pasivo” en la naturaleza al permanecer expuestos en partes más vistosas de la vegetación?, ¿cuáles son sus potenciales depredadores?, ¿cuál es la fisiología de su visión? entre otras.
- Algo novedoso que ocurrió dentro de los patrones comportamentales registrados, fue la capacidad del macho en dos de los eventos de cópula, para curvar el abdomen (así la hembra lo estuviera rechazando) y aun así, lograr la unión de estructuras genitales.

- El impacto del presente estudio se basa principalmente en ser la tercera documentación comportamental que se reporta para Eumastacoidea y la primera en la familia eumastacidae.

10. Recomendaciones

Debido a que el presente estudio es la primera descripción etológica para la familia, queda pendiente seguir indagando respecto al comportamiento y canales de comunicación en Eumastacidae. Se recomienda realizar estudios más especializados (vibrometría) para entender mejor los patrones de vibración que emplean estos saltamontes, especialmente porque en pre cópula y cópula realizan los mismos movimientos, pero puede que las frecuencias que emiten en ambos comportamientos sean diferentes. Así mismo, sería pertinente realizar un test de toxicidad con una o varias de sus especies, suponiendo que la coloración conspicua que los caracteriza sea de naturaleza aposemática, teniendo en cuenta los estados de desarrollo, debido a que dicha coloración no está presente desde ninfa. Por otro lado, se recomienda estudiar las estructuras o receptores asociados a recepción del sonido/vibraciones en la familia. Estudios más detallados en los que se pueda conocer el tiempo de desarrollo desde la oviposición, eclosión de huevos y cantidad de mudas de ninfa a adulto, en donde se pueda detallar las fases en las que se reflejan cambios importantes, como por ejemplo el momento en el que adquieren el color. Finalmente, estudios ecológicos y en cuanto a la fisiología de su visión serán necesarios para empezar aportar al conocimiento de esta familia de saltamontes.

11. Agradecimientos

Agradezco principalmente a mi familia por apoyarme durante toda mi carrera, especialmente durante la elaboración del presente estudio. A Dimitri Forero y Oscar Laverde por acceder a este proyecto conmigo y brindarme el apoyo desde el inicio. A mi jurado Giovanni Fagua por las respectivas sugerencias y a todos aquellos amigos y compañeros que me acompañaron en el proceso de múltiples maneras.

12. Bibliografía

- Amat, G. (2009). Biodiversidad regional: Santa maría, Boyacá. *Guía De Campo Artrópodos. Instituto De Ciencias Naturales, Universidad Nacional De Colombia, 1*, 201.
- Benediktov, A. A. (2009). Vibration communication in orthopteroid insects (Orthoptera) from suborder Caelifera. *Moscow University biological sciences bulletin*, 64(3), 126-128.
- Bland, R. G. (1991). Mating behaviour of 'Monistria concinna' (Orthoptera: Pyrgomorphidae) and *Heide amiculi* (Orthoptera: Eumastacidae) from Australia with notes on their feeding behaviour. *Australian Entomologist*, 18(1), 1.
- Bretman, A., Wedell, N., & Tregenza, T. (2004). Molecular evidence of post-copulatory inbreeding avoidance in the field cricket *Gryllus bimaculatus*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(1535), 159-164.
- Cadena-Castañeda, O. J., & Cardona, J. M. (2015). *Introducción a los saltamontes de Colombia (Orthoptera: caelifera: acridomorpha, Tetrigoidea & Tridactyloidea)*. Colombia [editor no identificado], 2015.
- Cardona G. J. M. (2012). Grasshoppers of Colombia-A photo Guide Vol. 1 (western fauna).
- Carranza, J. (ed.). (1994). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. Badajoz: Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 255-297.
- Elias, D. O., Mason, A. C., & Hoy, R. R. (2004). The effect of substrate on the efficacy of seismic courtship signal transmission in the jumping spider *Habronattus dossenus* (Araneae: Salticidae). *Journal of Experimental Biology*, 207(23), 4105-4110.
- Elias, D. O., Mason, A. C., Maddison, W. P., & Hoy, R. R. (2003). Seismic signals in a courting male jumping spider (Araneae: Salticidae). *Journal of Experimental Biology*, 206(22), 4029-4039.
- Field, L. H., & Pflüger, H. J. (1989). The femoral chordotonal organ: a bifunctional orthopteran (*Locusta migratoria*) sense organ?. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 93(4), 729-743.
- Flook, P. K., & Rowell, C. H. F. (1997). The phylogeny of the Caelifera (Insecta, Orthoptera) as deduced from mtrRNA gene sequences. *Molecular phylogenetics and evolution*, 8(1), 89-103

Girard, M. B., Kasumovic, M. M., & Elias, D. O. (2011). Multi-modal courtship in the peacock spider, *maratus volans* (O.P.-cambridge, 1874). *Plos One*, 6(9), 1-10. doi:10.1371/journal.pone.0025390

Golov, Y., Rillich, J., Harari, A., & Ayali, A. (2018). Precopulatory behavior and sexual conflict in the desert locust. *PeerJ*, 6, e4356.

Hochkirch, A., Deppermann, J., & Gröning, J. (2006). Visual communication behaviour as a mechanism behind reproductive interference in three pygmy grasshoppers (genus *Tetrix*, Tetrigidae, Orthoptera). *Journal of Insect Behavior*, 19(5), 559-571.

Hoy, R. R., Popper, A.N., & Fay, R. R. (1998). *Comparative hearing: insects*. Springer, Berlin Heidelberg : New York

Johnson, J. A., & Niedzlek-Feaver, M. (1998). A histological study on copulation duration, patterns of sperm transfer and organization inside the spermatheca of a grasshopper, *Dichromorpha viridis* (Scudder). *Journal of Orthoptera Research*, 139-146.

Klowden, M. J. (2013). *Physiological systems in insects. Third Edition*. Academic Press. San Diego, California.

Kočárek, P., Holuša, J., Grucmanová, Š., & Musiolek, D. (2011). Biology of *Tetrix bolivari* (Orthoptera: Tetrigidae). *Open Life Sciences*, 6(4), 531-544.

Kočárek, P. (2010). Substrate-borne vibrations as a component of intraspecific communication in the groundhopper *Tetrix ceperoi*. *Journal of insect behavior*, 23(5), 348-363.

Matthews, R. W., & Matthews, J. R. (2010). *Insect behavior*. Dordrecht; New York Springer, 2010

Morris, G. K., Mason, A. C., Wall, P., & Belwood, J. J. (1994). High ultrasonic and tremulation signals in neotropical katydids (Orthoptera: Tettigoniidae). *Journal of Zoology*, 233(1), 129-163.

Myers, P., Espinosa, C. S., Parr, T., Jones, G. S., Hammond, & T. A. Dewey. (2018). The Animal Diversity Web (online). Accessed at <https://animaldiversity.org>.

Skelly, J., W. Johnson, W. Riggs and J. Knight. (2002). Field Guide to Grasshoppers of Economic Importance in Nevada. University of Nevada Cooperative Extension, Extension Bulletin 02-02.

Olivier, R. D. S., & Aranda, R. (2017). Potential geographic distribution niche modeling based on bioclimatic variables of three species of *Temnomastax* Rehn and Rehn, 1942 (Orthoptera: Eumastacidae). *Journal of Natural History*, 51(21-22), 1197-1208.

Otte, D. (1970). A comparative study of communicative behavior in grasshoppers. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology University of Michigan* 141:1–168

Porras, M. F. (2007). From the carnival to the stereoscope: *Zeromastax* (Orthoptera: Eumastacidae), a new genus of clown grasshoppers. *Revista Colombiana de Entomología*, 33(1), 70-73.

Pushkar, T. (2009). *Tetrix tuerki* (Orthoptera, Tetrigidae): distribution in Ukraine, ecological characteristic and features of biology. *Vestnik zoologii*, 43(1), e-1.

Riede, K. (1987). A comparative study of mating behaviour in some neotropical grasshoppers (Acridoidea). *Ethology*, 76(4), 265-296.

Riede, K., Kämper, G., & Höfler, I. (1990). Tympana, auditory thresholds, and projection areas of tympanal nerves in singing and silent grasshoppers (Insecta, Acridoidea). *Zoomorphology*, 109(4), 223-230.

Riede, K. (1986). Modification of the courtship song by visual stimuli in the grasshopper *Gomphocerus rufus* (Acrididae). *Physiological entomology*, 11(1), 61-74.

Rowell, C. H. F., & Bentos-Pereira, A. (2001). Review of the genus *Homeomastax* (Eumastacinae, Eumastacidae, Eumastacoidea, Orthoptera), with description of new species. *Journal of Orthoptera Research*, 10(2), 209-254.

Sartain, C. V., & Wolfner, M. F. (2013). Calcium and egg activation in *Drosophila*. *Cell calcium*, 53(1), 10-15.

Song, H., Amédégnato, C., Cigliano, M. M., Desutter-Grandcolas, L., Heads, S. W., Huang, Y.... & Whiting, M. F. (2015). 300 million years of diversification: elucidating the patterns of orthopteran evolution based on comprehensive taxon and gene sampling. *Cladistics*, 31(6), 621-651.

Stritih, N., & Čokl, A. (2012). Mating behaviour and vibratory signalling in non-hearing cave crickets reflect primitive communication of Ensifera. *PloS one*, 7(10).

Stritih, N., & Čokl, A. (2014). The role of frequency in vibrational communication of Orthoptera. In *Studying vibrational communication: Animal Signals and Communication*, Volume 3, R.B. Cocroft, M. Gogala, P.S.M. Gill, and A. Wessel, eds. (Springer-Verlag), pp. 375–393.

Sultana, R. & Wagan, M. S. (2008). Mating behaviour of Hieroglyphus species (Hemiacridinae: Acrididae: Orthoptera) from Pakistan. *Pakistan Journal of Zoology*, 40(1), 19.

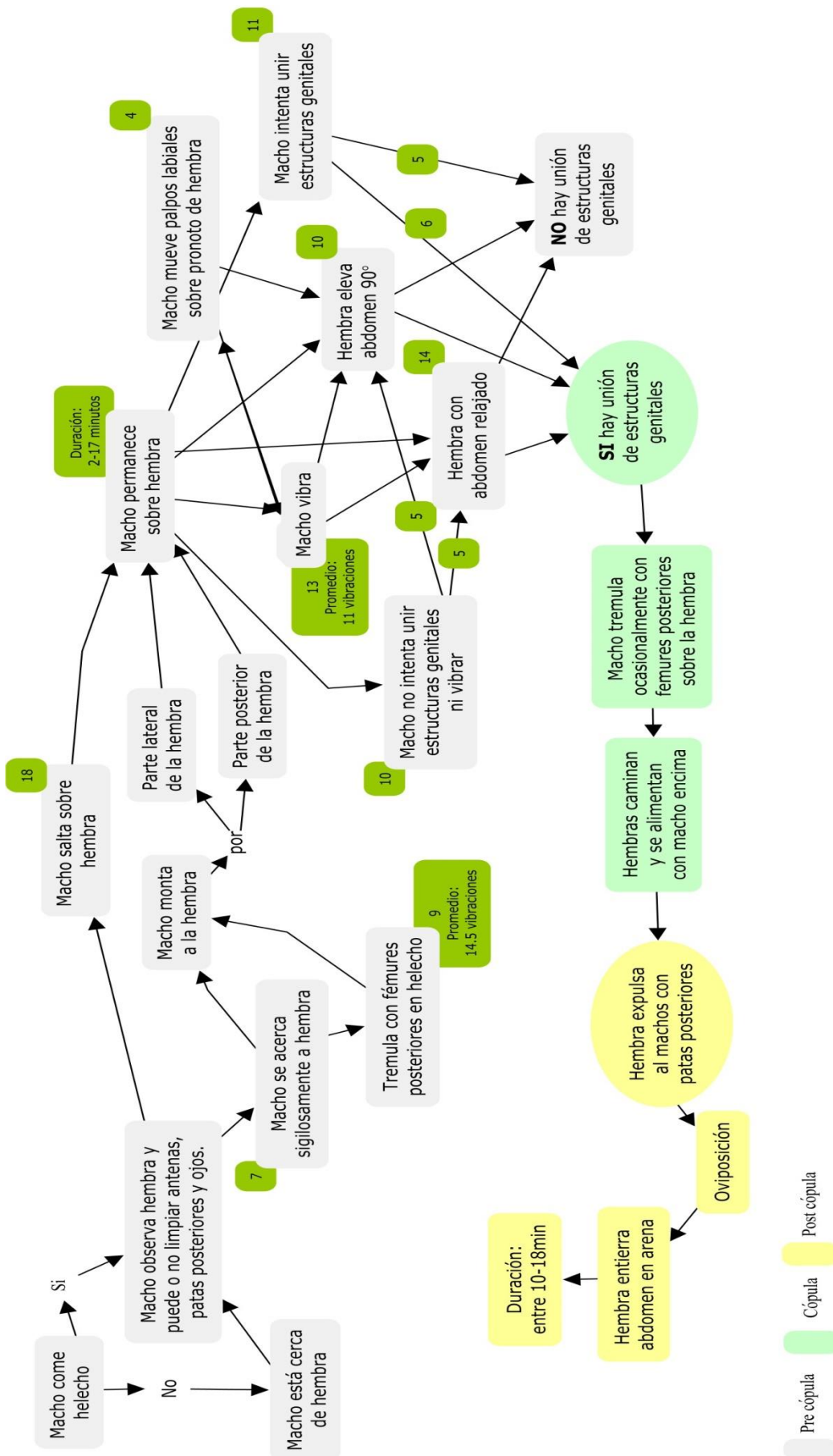
Tregenza, T., & Wedell, N. (2002). Polyandrous females avoid costs of inbreeding. *Nature*, 415(6867), 71.

Varón, A. (2000). Saltamontes Eumastácidos (Insecta: Orthoptera: Caelifera: Eumastacidae) de Colombia. *Biota Colombiana*, 1(3).

Went, D. F. (1982). Egg activation and parthenogenetic reproduction in insects. *Biological Reviews*, 57(2), 319-344.

Wickler, W., & Seibt, U. (1985). Reproductive behaviour in *Zonocerus elegans* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) with special reference to nuptial gift guarding. *Ethology*, 69(3), 203-223.

13. Anexo 1



14. Anexo 2



Figura 1. Trio de saltamontes (hembra, macho, macho)



Figura 2. Coloración en cara (arriba macho, abajo hembra)



Figura 3. Coloración en parte dorsal. Hembra (parte superior) y macho (parte inferior)