

**REPERTORIOS COMPORTAMENTALES SEXUALES DE UNA
POBLACION DE *Naupactus* sp. (Coleóptera: Curculionidae)
PROVENIENTE DE UNA FINCA EN SIBATE (CUNDINAMARCA). EN
CONDICIONES DE LABORATORIO**

YENIFER LONDOÑO SÁNCHEZ

TRABAJO DE GRADO

Presentado como requisito parcial para optar al título de

BIÓLOGA

EDISON TORRADO LEÓN

Facultad de Agronomía
Universidad Nacional de Colombia
Director

MANUEL RUÍZ-GARCÍA

Departamento de Biología
Pontificia Universidad Javeriana
Codirector

**PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
CARRERA DE BIOLOGÍA
BOGOTÁ, NOVIEMBRE DE 2005**

**REPERTORIOS COMPORTAMENTALES SEXUALES DE UNA
POBLACION DE *Naupactus* sp. (Coleóptera: Curculionidae)
PROVENIENTE DE UNA FINCA EN SIBATE (CUNDINAMARCA). EN
CONDICIONES DE LABORATORIO**

YENIFER LONDOÑO SÁNCHEZ

APROBADO:

Edison Torrado León, Msc
Director

Manuel Ruiz García, PhD
Codirector

Jurado 1

Jurado 2

**REPERTORIOS COMPORTAMENTALES SEXUALES DE UNA
POBLACION DE *Naupactus* sp. (Coleóptera: Curculionidae)
PROVENIENTE DE UNA FINCA EN SIBATE (CUNDINAMARCA). EN
CONDICIONES DE LABORATORIO**

YENIFER LONDOÑO SÁNCHEZ

APROBADO:

Ángela Umaña, M Phil
Decana Académica

Cecilia Espíndola
Directora de carrera

NOTA DE ADVERTENCIA

Artículo 23 de la resolución N° 13 de julio de 1946. La universidad no se hace responsable por los conceptos emitidos por sus alumnos en sus trabajos de tesis. Solo velará por que no se publique nada contrario al dogma y la moral católica y por que las tesis no contengan ataques personales contra persona alguna, antes bien se vea en ellas el anhelo de buscar la verdad y la justicia.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres y hermanas por su constante apoyo y colaboración durante el desarrollo de este trabajo, por que sin su ayuda económica y moral este trabajo no se hubiera llevado a cabo.

Agradezco a mi hermana Fabiana Londoño Sánchez por el apoyo económico que me brindó en los momentos difíciles y por sus buenas ideas que ayudaron a culminar este trabajo.

Agradezco a mi director Edison Torrado León, por haberme colaborado en la ejecución del proyecto y por sus oportunas sugerencias.

Agradezco a mi asesor Manuel Ruiz García por sus observaciones y comentarios, los cuales permitieron mejorar el trabajo escrito.

A Carlos Rodríguez de todo corazón, por su constante apoyo, compañía, por sus consejos, sugerencias y por su colaboración durante todo el proceso.

Doy gracias al señor Pedro David Porras (CEVIPAPA) por su ayuda en la búsqueda de los lugares de colecta de la plaga y su conexión con otras entidades que proporcionaron información de los lugares donde se encontraba el insecto.

A Maria Victoria Zuluaga (CORPOICA) por su colaboración a nivel logístico en la búsqueda de los ejemplares e igualmente a Jesús Gómez (CORPOICA) por su apoyo incondicional y compañía en la fase metodológica de este proyecto.

Y finalmente agradezco por permitirme entrar en sus hogares, a las familias Bello-Múnevar y Garzón en la vereda Romeral de Sibaté (Cundinamarca).

TABLA DE CONTENIDO	Pag.
1. INTRODUCCIÓN	4
2. MARCO TEÓRICO	6
2.1 La selección sexual, sus implicaciones y beneficios	6
2.2 Comportamiento sexual y reproducción en insectos	9
2.3 Aspectos biológicos y ecológicos de <i>Naupactus</i> sp. (Coleoptera: Curculionidae)	11
3. FORMULACIÓN DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACIÓN	19
3.1 Formulación del problema	19
3.2 Justificación	19
4. OBJETIVOS	20
4.1 General	20
4.2 Específicos	21
5. HIPÓTESIS DE TRABAJO	21
6. MATERIALES Y MÉTODOS	22
6.1 Localización del estudio	22
6.2 Colecta y mantenimiento del material biológico	22
6.3 Observaciones del comportamiento sexual de <i>Naupactus</i> sp.	26
6.4 Recolección de la información	29
6.5 Análisis de la información	30
7. RESULTADOS	32
7.1 Colecta y mantenimiento del material biológico	32
7.2 Unidades y subunidades comportamentales sexuales, observadas en parejas de <i>Naupactus</i> sp.	36
7.3 Registros del comportamiento sexual tomados a las parejas de <i>Naupactus</i> sp.	41
8. DISCUSIÓN	55
8.1 Comportamientos sexuales de <i>Naupactus</i> sp.	55
8.2 Análisis de los registros del comportamiento sexual, tomados a las parejas de <i>Naupactus</i> sp.	63
8.3 Muerte de inmaduros y adultos de <i>Naupactus</i> sp.	69
9. CONCLUSIONES	73

10. RECOMENDACIONES	75
11. LITERATURA CITADA	76

INDICE DE FIGURAS	Pag.
Figura 1. Adulto de <i>Naupactus</i> sp., colectado en el municipio de Sibaté, Cundinamarca. (Londoño, 2005).	13
Figura 2. Daño ocasionado por larvas de <i>Naupactus</i> sp. al tubérculo de papa. (Londoño, 2005).	13
Figura 3. Mapa de distribución de <i>Naupactus leucoloma</i> (Coleoptera: Curculionidae).	15
Figura 4. Larvas de <i>Naupactus leucoloma</i> , consideradas plaga de plantas de <i>Solanum tuberosum</i> , <i>Pisum satibum</i> , <i>Brassica</i> sp, entre otras	16
Figura 5. Adulto de <i>Naupactus leucoloma</i> alimentándose de las hojas de una planta.	17
Figura 6. Recipiente plástico Sterilite® de 35 cm de largo x 20 de ancho y 15 cm de alto para ubicar las larvas de <i>Naupactus</i> sp. colectadas en campo para ser llevadas al laboratorio (Londoño, 2005).	23
Figura 7. Terrario de vidrio Peldar® de 40 cm de largo x 25 cm de alto x 20 cm de ancho donde se ubicaron las larvas de <i>Naupactus</i> sp. para realizar su seguimiento hasta el estado de larva (Londoño, 2005).	24
Figura 8. Recipiente plástico Sterilite® de 35 cm de largo x 20 de ancho y 15 cm de alto para ubicar las pupas de <i>Naupactus</i> sp. y hacer el seguimiento de estas hasta el estado adulto (Londoño, 2005).	25
Figura 9. Interior del terrario de 40 cm de largo x 25 cm de alto x 20 cm de ancho, donde se ubicaron los individuos adultos de <i>Naupactus</i> sp. recién emergidos (Londoño, 2005).	26
Figura 10. Terrarios de 10 cm ³ donde se ubicaron las parejas de adultos de <i>Naupactus</i> sp. para realizar las observaciones diarias de los comportamientos sexuales.	27
Figura 11. Esquema de los terrarios de observación ubicados bajo condiciones de fotoperiodo luz/oscuridad	28
Figura 12. Mapa de la zona rural del municipio de Sibaté.	33
Figura 13. Hembra de <i>Naupactus</i> sp. atacada por <i>Beuveria bassiana</i> .	36
Figura 14. Porcentaje de tiempo de cada subunidad del comportamiento sexual observado en las parejas de <i>Naupactus</i> sp. bajo condiciones de laboratorio, durante los 774. 591 segundos de observación	42
Figura 15. Frecuencia de aparición de las subunidades del comportamiento sexual de <i>Naupactus</i> sp., observadas bajo condiciones de laboratorio	44
Figura 16. Gráfica de entropía de las subunidades del comportamiento sexual de <i>Naupactus</i> sp., observadas en las parejas bajo condiciones de laboratorio	48
Figura 17. Etograma del comportamiento sexual de <i>Naupactus</i> sp.	54

INDICE DE TABLAS	Pag.
Tabla 1. Hospederos mas comunes de <i>Naupactus</i> sp..	18
Tabla 2. Información de la cantidad de individuos colectados en diferentes instares, durante los meses de Marzo y Abril de 2005 y los sobrevivientes hasta la etapa adulta.	34
Tabla 3. Cobertura de las muestras registradas para el comportamiento sexual de <i>Naupactus</i> sp..	41
Tabla 4. Registro del tiempo invertido para cada subunidad del comportamiento sexual por las parejas de <i>Naupactus</i> sp..	43
Tabla 5. Frecuencia de ocurrencia para las unidades comportamentales sexuales de <i>Naupactus</i> sp..	45
Tabla 6. Frecuencias relativas totales y frecuencias relativas acumuladas de las subunidades del comportamiento sexual de <i>Naupactus</i> sp..	47
Tabla 7. Matriz de transición para las subunidades del comportamiento sexual de <i>Naupactus</i> sp..	49
Tabla 8. Matriz de transición en porcentaje de ocurrencia para las subunidades del comportamiento sexual de <i>Naupactus</i> sp..	50
Tabla 9. Frecuencia relativa de transición entre las subunidades del comportamiento sexual de <i>Naupactus</i> sp.	52

INDICE DE ANEXOS	Pag.
Anexo 1. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados en la pareja 1.	86
Anexo 2. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados en la pareja 2.	87
Anexo 3. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados en la pareja 3.	88
Anexo 4. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados en la pareja 4.	89
Anexo 5. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados en la pareja 5.	90
Anexo 6. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados en la pareja 6.	91
Anexo 7. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados en la pareja 7.	92
Anexo 8. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados en la pareja 8.	93
Anexo 9. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados en la pareja 9.	94
Anexo 10. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados en la pareja 10.	95
Anexo 11. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados en la pareja 11.	96
Anexo 12. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados en la pareja 12.	97
Anexo 13. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados en la pareja 13.	98
Anexo 14. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados en la pareja 14.	99
Anexo 15. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados en la pareja 15.	100
Anexo 16. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados en la pareja 16.	101
Anexo 17. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados en la pareja 17.	102
Anexo 18. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados en la pareja 18.	103

Anexo 19. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados en la pareja 19 **104**

RESUMEN

Los estudios del comportamiento sexual en insectos son importantes para conocer los eventos predominantes durante la época reproductiva y su influencia en aspectos de la biología y ecología del animal.

Naupctus sp. (Coleoptera: Curculionidae), es una plaga de los cultivos de papa en Colombia y desde su detección ha adquirido importancia económica; debido a que su larva ataca grandes extensiones de cultivo, dejando pequeños agujeros en el tubérculo similares a un perdigón. Sin embargo, aún no existen reportes sobre estudios enfocados en su manejo, biología o comportamiento

Este estudio pretendió caracterizar el comportamiento de cortejo y cópula de la plaga durante la época reproductiva, bajo condiciones de laboratorio. Se tomaron 19 parejas del insecto para realizar observaciones nocturnas del comportamiento sexual, encontrando 15 subunidades comportamentales pertenecientes a las tres unidades de comportamiento estudiadas (Cortejo, Cópula y Post cópula). La subunidad comportamental en la que las parejas emplearon más tiempo fue cuidado de posturas (Cp), mientras que la subunidad Toque con el abdomen del macho al abdomen de la hembra (Tab) fue la de menor tiempo. El comportamiento Movimiento antenal (Ma) fue el más frecuente, contrario al comportamiento Toque con la punta del abdomen del macho a la cabeza de la hembra (Tca).

Se realizó un etograma a partir de las frecuencias de transición entre comportamientos, el cual muestra cual es la proporción en la que los insectos realizaron los comportamientos observados y cuales fueron las transiciones de comportamientos más y menos comunes.

1. INTRODUCCIÓN

El estudio del comportamiento sexual en animales es considerado un campo de exploración importante para la etología y un tema de investigación dentro de la clase Insecta, cuyo enfoque permite resolver interrogantes planteados por la biología durante años. Entre éstos se encuentran: la diferenciación sexual marcada entre individuos, su función durante las actividades de cortejo y cópula, y la relación de éstas con la selección de caracteres anatómicos, fisiológicos y etológicos particulares (Eberhard, 1996).

En la mayoría de insectos, el éxito en el apareamiento está relacionado con la producción y recepción de estímulos en el cortejo precopulatorio, los cuales resultan ser específicos y complejos. El mayor potencial de los machos para aumentar su éxito reproductivo a través de la inversión en conseguir apareamientos, determina que la mayoría de las especies animales hayan desarrollado numerosos caracteres extravagantes que usan para competir por las hembras y que no están presentes en ellas (Martín-Vivaldi & Cabrero, 2003).

En insectos existen muchos reportes sobre la diversidad de comportamientos sexuales que muestran las tendencias de cada grupo, ya sea por el hábitat en el que se desarrollan, las condiciones ambientales a las que están sometidos o el tipo de estructuras morfológicas que presentan. Dentro de éstos, los coleópteros se destacan por los numerosos estudios sobre su comportamiento sexual, por ser organismos diversos y fáciles de observar en la naturaleza y encontrándose en éstos la existencia de selección sexual (Zaviezo *et al*, 2004).

La selección sexual se puede evidenciar a través de los comportamientos sexuales que ocurren antes, durante y después de la cópula, porque influyen los eventos reproductivos de una especie y a partir de ellos la competencia entre machos (como las cópulas prolongadas que favorecen a los machos y aseguran su descendencia),

escogencia de pareja, escogencia críptica de la hembra, etc; se lleva a cabo la evolución por medio de la selección sexual (Kotiaho, 2002; Campbell & Fairbairn, 2001; Eberhard, 1996).

En un gran número de especies de coleópteros de diferentes familias (Staphylinidae, Chrysomelidae, Curculionidae, Passalidae, entre otros) las hembras copulan con varios machos, lo que supone que los eyaculados de machos rivales compiten entre sí dentro del tracto reproductor femenino para fecundar los óvulos disponibles, fenómeno que se denomina competición espermática y que está relacionado con la selección sexual (Gomedio, 2003; Liewlaksaneeyanawin *et al* 2003; Radtke & Rutowski, 2002). Así mismo la selección sexual puede considerarse un proceso anatómico, fisiológico y etológico que ocurre en los animales como resultado de la competencia entre machos por los gametos de la hembra, la cual se encarga de elegir a su pareja reproductiva. Esta elección se basa principalmente en caracteres morfológicos visibles en el macho o en comportamientos epigámicos (visibles). En este caso la hembra escoge aquellos machos mejor dotados y más fuertes, que puedan transmitir sus genes a las próximas generaciones. Convirtiéndose la elección femenina en un posible evento explicativo de la divergencia de la genitalia en los machos de algunas especies y otros aspectos biológicos de los animales con reproducción sexual (Eberhard, 1998, 1996).

De acuerdo con lo anterior, los estudios en el comportamiento y selección sexual son útiles para conocer los eventos predominantes durante la época reproductiva y su influencia en aspectos de la biología y ecología del insecto. En plagas de cultivos de importancia económica, son la base metodológica para la estructuración de estrategias etológicas como la utilización de feromonas de atracción sexual que permiten el seguimiento, monitoreo y control de las poblaciones (Boake *et al* 1996).

Actualmente, una de las plagas importantes de algunas hortalizas es el llamado “tiroteador”. Este insecto pertenece al género *Naupactus* (Coleoptera: Curculionidae), tiene una amplia distribución en Suramérica y en Colombia se está convirtiendo en una plaga de importancia económica; debido a que la larva ataca grandes extensiones de

cultivos de papa (*Solanum tuberosum*), dejando pequeños agujeros en el tubérculo similares a un perdigón. El nombre vulgar proviene del daño observado en los tubérculos (Rosas, 2004; Porras, 1999).

Pese a su importancia como una plaga que se encuentra causando grandes daños, aún no existen reportes sobre estudios enfocados a su manejo, biología o comportamiento. El presente estudio pretendió establecer los repertorios comportamentales sexuales, con énfasis en los despliegues epigámicos de cortejo y cópula de este insecto, como un aporte importante que sirva como apoyo para el desarrollo de estrategias de manejo integrado de la plaga.

2. MARCO TEÓRICO

2.1 La selección sexual, sus implicaciones y beneficios

En una gran variedad de animales se presenta el dimorfismo sexual -diferencias morfológicas, fisiológicas y de comportamiento entre los sexos-, (Alcock & Gwynne, 1991). La evolución de estos caracteres dimórficos relacionados con el comportamiento sexual ha sido objeto de un gran debate desde que Darwin publicó en 1859 el libro “El origen de las especies”. La selección sexual es un concepto biológico muy importante para el análisis de comportamientos de apareamiento dentro del Reino Animal. Fue el mismo Darwin en 1871 que en su libro “La descendencia del hombre y la selección sexual con relación al sexo”, sugirió que los caracteres que incrementan el éxito reproductivo individual pueden evolucionar, aunque supongan un costo en términos de supervivencia (Martín-Vivaldi & Cabrero, 2003).

De tal forma, la selección sexual es la que permite explicar la evolución de los caracteres sexuales secundarios presentes en los animales. Sin embargo, a diferencia de la selección natural, donde también está involucrada la competencia entre individuos, la selección sexual involucra la competencia intrasexual –individuos del mismo sexo- por la obtención de pareja como elemento fundamental para su desarrollo (Cordoba, 2002;

Kotiaho, 2002; Thornhill & Gwynne, 1998; Eberhard, 1996; Carranza, 1994; Wilson, 1975).

De acuerdo con esto, la selección sexual puede definirse también como diferencias en el *fitness*, las cuales pueden aumentar a partir de las variaciones en los caracteres que afectan los eventos reproductivos, pudiendo así producir características muy enraizadas en la naturaleza de ambos sexos; como es el caso de las hembras que aportan gran cantidad de su energía al cuidado parental durante los eventos reproductivos. En este evento, el apareamiento es mucho más importante para una hembra que para un macho, es una relación de calidad versus cantidad. Por lo tanto, la hembra es más selectiva con las condiciones involucradas en la cópula, ya sea en la calidad física del macho o las estrategias que éste utilice para cortejarla (Carranza, 1994).

El concepto de selección sexual durante muchos años se ha dividido en dos: 1. La competencia por obtención de pareja (intrasexual) y 2. La elección de pareja. En algunos casos incluyendo a los machos como el sexo competidor y a las hembras como el sexo elector. Sin embargo, los dos mecanismos están estrechamente relacionados y en la mayoría de especies, ambos contribuyen a la evolución a través de la selección sexual. Lo anterior permite comprender la coevolución entre caracteres sexuales presentes en los machos de una misma especie, los cuales están involucrados en el cortejo y las preferencias femeninas (Kotianho, 2002; Thornhill & Gwynne, 1998).

La competencia intrasexual se evidencia generalmente en los machos durante la obtención de pareja. Esto puede considerarse como uno de los principios de la selección sexual y se considera dentro de los mecanismos que permiten el desarrollo de ciertos caracteres extravagantes o armas en el macho (cuernos, mandíbulas, tamaños corporales, entre otros) importantes para la lucha (Kotianho, 2002; Thornhill & Gwynne, 1998; Darwin, 1994; Carranza, 1994).

La elección de pareja realizada por las hembras es considerada objeto de estudio de muchas investigaciones, las cuales han planteado interrogantes sobre la misma.

Encontrando que es un mecanismo muy variado que se puede presentar antes, durante y después de la cópula y que depende mucho de la apariencia y comportamientos del macho. Así que las señales o caracteres favorecidos por la selección sexual pueden jugar un papel importante en el reconocimiento entre sexos y en la especiación (Eberhard, 1996).

La competencia a nivel sexual puede tener dos procesos importantes como son: 1. La selección epigámica, la cual está basada en la ostentabilidad y la habilidad atlética del macho durante el cortejo (comportamiento epigámico), indicando que esta selección permite la escogencia entre machos y hembras. Un ejemplo de ello se observa en *Drosophila melanogaster*, donde la vibración de las alas del macho percibida por las antenas de la hembra es importante para la elección de pareja durante la reproducción. Sin embargo, el mutante amarillo de *D. melanogaster*, además de presentar alteraciones en su coloración, muestra alteraciones en su actividad de cortejo, pues la vibración de su aleteo es corta en duración y mucho más espaciada que la de los genotipos normales de este insecto. Por lo tanto, este comportamiento impide obtener apropiadas respuestas por parte de las hembras, las cuales no captan la señal adecuada y los eventos reproductivos se ven afectados (Wilson, 1975). Finalmente, el segundo proceso involucrado en la competencia es la selección intrasexual, la cual hace referencia a las interacciones entre machos, y en algunos casos entre las hembras por obtener una pareja reproductiva (Wilson, 1975).

Zahavi (1975), en Martín-Vivaldi & Cabrero (2003) plantea el modelo de handicap, el cual se basa en que las preferencias de las hembras le permiten obtener genes que determinan buena calidad (viabilidad) para sus hijos, y no sólo genes de atractivo. Es así como la selección sexual explica la presencia de los diversos fenotipos dentro de una misma especie y la importancia de estos para los eventos reproductivos y la perdurabilidad de la especie.

2.2 Comportamiento sexual y reproducción en insectos

La clase insecta puede considerarse el grupo animal con más amplios comportamientos sexuales, atribuidos estos a su amplia distribución y su presencia en casi todos los hábitat de la tierra (Tallamy, 2001). Teniendo en cuenta esto y la existencia de la competencia intra específica por la obtención de pareja, es posible comprender la variedad de estructuras involucradas en la reproducción tanto en machos como en hembras (dimorfismo sexual). Es el caso del edeago en el macho, y la espermateca y el tracto reproductivo de la hembra, considerados las estructuras con mayor diversificación en insectos comparadas con otras partes del cuerpo (King , 2003; Cordoba, 2002; Kotiaho, 2002; Lorch, 2002; Brown, 1999; Savalli & Fox, 1998; Eberhard, 1996; Pape, 1993).

En muchos insectos se puede observar el dimorfismo sexual marcado especialmente en el tamaño de los individuos, ocasionado por fuerzas diferenciales de la selección natural en los machos y hembras durante la época reproductiva o durante la competencia por recursos alimenticios, de tal forma que se pueden generar diferentes tamaños en una misma especie (Eberhard, 1996; Carranza, 1994; Pape, 1993).

Algunas investigaciones sobre las diferencias sexuales muestran que el despliegue de caracteres presentes en el macho puede estar correlacionado con la fecundidad de la hembra, debido a que ellas escogen los machos más grandes y mejor dotados, quienes generalmente ganan las luchas con otros machos y aportan la mayor cantidad y calidad de alimento. Además, producen mayor cantidad de eyaculado y pueden fertilizar más huevos, y en el caso de especies con cuidado parental, son quienes están más capacitados para esto (Tallamy, 2001; Ryan, 1998).

Para que la cópula, y por supuesto la producción de hijos ocurra, las hembras generalmente realizan una elección de pareja tomando como punto de partida las estructuras morfológicas que los machos poseen y la manera como éstos realizan el cortejo (Brown, 1999).

En cuanto a la variabilidad de las estructuras morfológicas, existen algunos trabajos como los de Kawano (2004) con algunas especies de coleópteros pertenecientes a diferentes subfamilias (Dynastinae, Euchirinae, Cetoninae y Lucaninae); donde se concluye que la variabilidad intrapoblacional en éstos es ocasionada por el crecimiento general del cuerpo o la variación de las condiciones alimenticias y por el crecimiento alométrico de los caracteres individuales (cuernos, mandíbulas, entre otros). No obstante, los caracteres sexuales como la genitalia, resultan menos variables dentro de la población, lo que asegura el aislamiento reproductivo.

En algunos insectos de los ordenes: Mecoptera y Diptera (Familia Empididae), el cortejo se basa principalmente en obsequiar a la hembra una presa; así ella escoge entre varios machos que capturen la presa más grande y nutritiva, lo cual es un indicador importante de la fuerza y los buenos genes que estos poseen. Sin embargo, en algunos coleópteros (*Neoclytus mucronatus*, *Megacyllene cariae*, *Megacyllene robiniae*, *Plectrodera scalator*, entre otras), se presentan varios tipos de señalización que atrae a las hembras y aseguran la cópula, entre los que se encuentran las feromonas, como en el caso del escarabajo *Maladera matrida*. También puede ocurrir que se produzcan sonidos para atraer a las posibles parejas para la cópula como en ortópteros; quienes utilizan sus órganos estridulatorios para tal fin (Ginzler & Hanks, 2003; Falach & Shani, 2002; Brown, 1999; Boggs, 1990).

Muchas hembras pueden basar su elección en el tamaño que presenten los machos, como ocurre en algunos coleópteros (Dynastinae y Cetoninae) que presentan estructuras morfológicas muy llamativas, como cuernos, grandes mandíbulas o patas largas para sujetar a la hembra. Los tamaños de estas estructuras pueden estar correlacionados con el tamaño de la genitalia y como se dijo anteriormente, pueden ser caracteres que indican la calidad de los genes y por lo tanto son parejas seleccionadas para tener descendencia que porte esos mismos rasgos (Kawano, 2004).

Esa capacidad selectiva de la hembra es objeto de estudios como los realizados por Arnquist & Danielsson (1998), quienes demostraron el mecanismo selectivo de las

hembras en experimentos con eventos de fertilización diferencial en *Gerris lateralis* (Heteroptera: Gerridae). En estos patinadores se tienen sesgos de paternidad por parte de la hembra a favor de ciertos machos, modulando así la tasa de producción de hijos. Sin embargo, los datos obtenidos no muestran un patrón de elección en la hembra, es decir que éstas no siempre se inclinaron por los machos más grandes como generalmente se espera. Esto indica que la elección femenina puede estar influenciada por muchos factores (morfológicos, fisiológicos, comportamentales o ambientales), dirigiendo en muchos casos la selección sexual.

En el escarabajo *Gonipterus scutellatus* (Curculionidae) se observan comportamientos sexuales complejos durante y después de la cópula; tal es el caso que al iniciarse ésta, luego del cortejo respectivo (donde el macho muestra por un período largo su edeago hasta tocar el último esternito de la hembra), el macho se monta sobre el dorso de la hembra y se mantiene en este lugar hasta que la hembra realiza movimientos laterales para sacudirlo. Luego de esto, ocurren una serie de frotamientos por parte del macho con su tórax, sobre el elitro de la hembra, y posteriormente ocurre la introducción del edeago (Santolamazza & Cordero, 1998).

Las múltiples cópulas en una hembra pueden favorecer la competencia espermática y la elección críptica femenina, puesto que antes de poner los huevos ya ha copulado con más de un macho, de tal forma que está en su interior elegir cual es el macho más adecuado (Yasui, 1997; Eberhard, 1996, 1991). Sin embargo, debido a lo compleja que es la técnica de conocer o estimar el éxito reproductivo de un macho, por la duración de su cópula o el número de hembras con las que se aparea, la elección femenina críptica y el comportamiento de cortejo y cópula en insectos, sigue siendo un campo muy amplio que requiere de investigación.

2.3 Aspectos biológicos y ecológicos de *Naupactus* sp. (Coleoptera: Curculionidae)

Actualmente, son muchas las especies de Curculionidae consideradas plaga para la agricultura. Estas plagas, especialmente sus larvas, pueden causar daños a la planta

desde la raíz hasta los frutos, porque su alimento principal son los tejidos de las plantas. Sin embargo, esta familia, se caracteriza por tener organismos con una amplia variación morfológica en tamaño, forma del cuerpo y del pico. Este último carácter por lo general está bien desarrollado en la mayoría de especies, presentando una amplia variación. El pico puede considerarse una estructura importante en la alimentación, pero también es útil para las descripciones taxonómicas, pues, como se indicó anteriormente, las formas y tamaños son variadas (Borrer, 1989; Schoroeder & Beavers, 1985; Woodruff, 1985).

Las especies plaga más representativas de Curculionidae son: *Anthonomus grandis* Boheman, plaga del cultivo del algodón; *Cosmopolites sordidus* (Germar), afecta las musáceas, particularmente el plátano y el banano, aunque igualmente se alimenta de la caña de azúcar y algunos pastos; *Metamasius hemipterus* (Olivier), en su orden las plantas preferidas por este insecto son caña de azúcar, plátano y palmas (particularmente cocotero y palma de aceite); *Rhynchophorus palmarum* Linné, es hospedante primario de la palma de coco, pero igualmente se le reporta en palma de aceite, caña de azúcar, papaya, mango, caña brava y guadua; *Stylopilus* spp, prefiere semillas, especialmente de cereales tales como arroz, sorgo, trigo, cebada, maíz, avena y centeno, así como de frijol, entre otros; *Hypothenemus hampei* (Ferrari), reciente ubicado en esta familia, es una de las plagas más importantes del cultivo de café. Finalmente, *Premnotypes vorax* (Hustache), que tiene como planta preferida la papa, los adultos se alimentan de las hojas y las larvas de los tubérculos (Velez, 1985).

El género *Naupactus* (Coleoptera: Curculionidae: Naupactini) ha sido agrupado de los géneros *Graphognathus* y *Pantomorus*. Algunas de las especies que lo integran se caracterizan por causar graves daños a los cultivos de papa, alfalfa y lotus en Sur América. (Lanteri & Marvaldi, 1999; Hardwick & Prestidge, 1996).

Este género es conocido como “Tiroteador” de la papa, “falsa vaquita”, “caritieso” en Nariño, Colombia y “petaca” en algunas zonas del departamento de Cundinamarca. Se denomina así por su aspecto morfológico (Figura 1) y por el tipo de daño que ocasiona a los tubérculos de papa (Figura 2) especialmente durante su estado larval, pues en esta

etapa del ciclo de vida es cuando más alimento requieren para ganar tamaño y peso corporal, siendo el tubérculo su principal fuente alimenticia (Porras, 1999; Canchala, 1992).



Figura 1. Adulto de *Naupactus* sp colectado en el municipio de Sibaté, Cundinamarca (Londoño, 2005).



Figura 2. Daño ocasionado por larvas de *Naupactus* sp. al tubérculo de papa (Londoño, 2005).

El daño generado al tubérculo de papa ocurre especialmente en la época de verano, cuando la larva penetra en la epidermis del tubérculo y realiza un orificio circular cuya profundidad es de aproximadamente tres milímetros. Como resultado de la alimentación los tubérculos presentan pequeños orificios, lo que genera un gran problema en la producción y comercialización de este producto. Debido a que la papa ha sido un cultivo de consumo interno, de exportación y ha generando importantes fuentes de trabajo al país, este insecto es catalogado por los productores de papa como una plaga de importancia económica (Rosas, 2004; Porras, 1999).

Sin embargo, este no es un problema reciente para los productores de papa en Colombia, pues el daño ocasionado por el “tiroteador” se reportó inicialmente en 1988 en el departamento de Nariño y posteriormente en las demás zonas paperas del país. Siendo por mucho tiempo confundido con el daño que ocasiona otra plaga de la papa conocida como “gusano blanco” (*Premnotrypex vorax*), que también deja orificios circulares sobre el tubérculo, pero que a diferencia del tiroteador, se introduce en él. Por esta razón los estudios sobre su biología, manejo y control son escasos y el desconocimiento en estos aspectos ha permitido con el paso de los años el aumento de las poblaciones de esta plaga (Canchala, 1992)

El género *Naupactus* ha sido reportado también en Uruguay, donde ha generado graves problemas a la agricultura, durante su estado larval, afectando principalmente a las raíces y semillas de las plantas de alfalfa y lotus. Las especies reportadas para esta parte de Sur América son *Naupactus leucoloma*, *N. minor*, *N. ambiguus*, *N. peregrinus* y *N. xanthographus* (Lanteri & Marvaldi, 1995). Los estudios acerca del daño que ocasionan a los cultivos indican que la etapa de alto riesgo se presenta cuando hay mayor densidad poblacional de las larvas, que es en la época de invierno (Zehnder, 1997). Contrario a lo que ocurre en algunos cultivos de papa Colombianos, especialmente en Cundinamarca, porque los huevos de *Naupactus* sp. eclosionan al iniciar el verano, en busca de alimento y durante esta etapa, las larvas aprovechan para alimentarse. Por ello los daños mas graves a los cultivos se observan en esta época del año.

El centro de origen de las especies del genero *Naupactus* es Sur América; sin embargo se han reportado algunas especies como *N. leucoloma* en regiones de Norte América (Alabama, Arkansas, Georgia, Kentucky, Louisiana, Mississippi, New México, North Carolina, South Carolina, Tennessee and Texas), Oceanía y Sur África. En sur América se ha encontrado en Argentina, Brasil, Chile, Uruguay y Perú (Voss & Poly, 2002; Lanteri & Marvaldi, 1995; Sites & Thorvilson, 1988); (Figura 3).

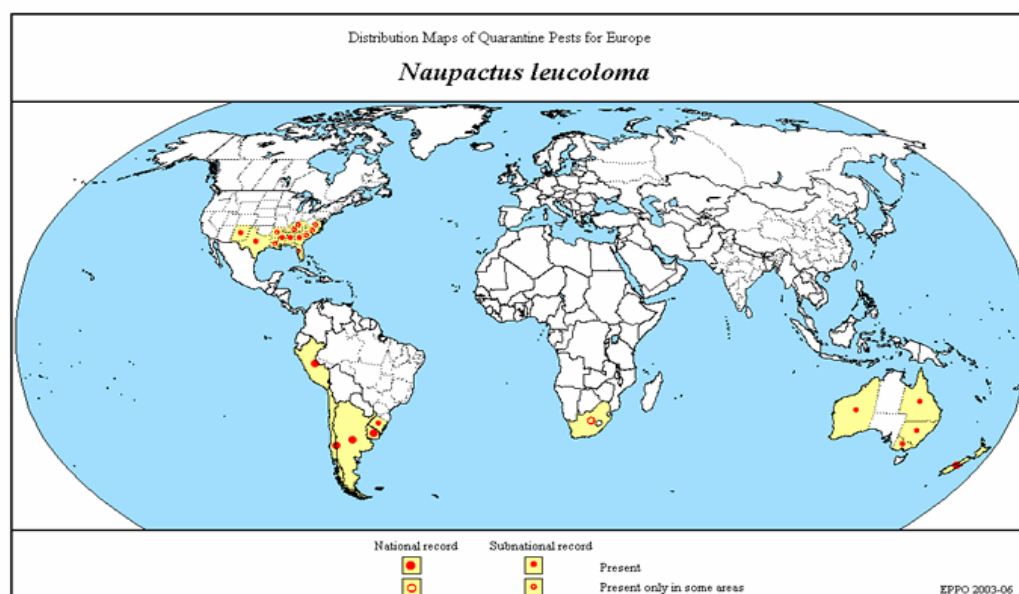


Figura 3. Mapa con la distribución de *Naupactus leucoloma* (Coleoptera: Curculionidae). Las zonas sombreadas con amarillo indican su presencia. Los puntos rellenos de rojo indican los lugares donde más se encuentran y los puntos sin relleno indican su aparición en pocos lugares (Gragle, 2003).

Como se indicó anteriormente, *N. leucoloma* se encuentra distribuida por Sur América y es una de las especies más estudiadas del género. En términos generales el ciclo de vida de las poblaciones de Uruguay inicia después de 25 días de emergencia de los adultos. Las hembras ovipositan en el suelo, en un número aproximado de 1500 huevos por hembra, agrupados de a 20 o 60 y permanecen así por dos meses (Gough & Brown, 1991). En cuanto al estado larval, se reporta que atraviesan por 11 instares, de los cuales

el primero se caracteriza por la no alimentación, pero en los restantes se han observado aprovechando los tejidos de plantas como *Solanum tuberosum*, *Pisum sativum* y *Brassica* sp., entre otras (Figura 4). Esto ocasiona problemas a los cultivos, lo cual convierte a estas larvas en una plaga de importancia económica. Por otro lado, este insecto empupa en el verano dentro de una cámara circular ubicada en el suelo. Cuando llegan al estado adulto se presentan las emergencias masivas y pueden observarse hasta 200 individuos en una sola planta, alimentándose del borde de las hojas, catalogándose como plaga en este estado cuando hay sobrepoblación (Gough & Brown, 1991); (Figura 5).



Figura 4. Larvas de *Naupactus leucoloma*, consideradas plaga de plantas de *Solanum tuberosum*, *Pisum sativum*, *Brassica* sp, entre otras.



Figura 5. Adulto de *Naupactus leucoloma* alimentándose de las hojas de una planta.

Hasta el momento, Colombia cuenta solo con un estudio preliminar realizado en el departamento de Nariño por Canchala (1992), el cual contiene datos sobre el ciclo de vida de *Naupactus* sp. Este trabajo indica que los huevos pueden durar entre 31 y 35 días y que su forma es ovalada y de coloración blanco perla. La larva (estado considerado el más largo) pasa por 5 instares y dura en promedio 270 días, su coloración es blanco perla muy similar a la de *P. Vorax*. La pupa es de tipo exarata sin pubescencias y dura 98 días manifestando inicialmente una coloración amarilla clara y finalmente, próxima a emerger a adulto, se torna amarilla oscura. El adulto dura entre 101 y 123 días midiendo en promedio 8,4mm de largo y 3,6mm en su parte mas ancha, su coloración inicial es café pero a los 35 días de emergido se torna negro mate.

En cuanto a los hábitos de *Naupactus* sp., Canchala (1992) confirma que tienen actividad nocturna debido a que durante las horas del día permanecen protegidos bajo terrones de las plantas de las cuales se alimentan, pues en estos lugares se mantiene un ambiente húmedo y oscuro. El conocimiento de la actividad diaria y el ciclo de vida de esta y todas las plagas en general, resulta importante para lograr establecer actividades de manejo y control, puesto que los insectos con ritmos de actividad muy marcados (se

alimentan, forrajean y se reproducen a determinadas horas del día) permiten al investigador conocer más fácilmente su biología y los cambios fisiológicos y comportamentales que se presentan durante el transcurso del día (Taylor & Smith, 1989).

El estudio de Canchala (1992), también reporta los hospederos más comunes de *Naupactus* sp. y las partes de la planta que resultan más afectadas (Tabla 1).

Tabla 1. Hospederos más comunes de *Naupactus* sp. y las partes de la planta de las cuales se alimenta.

Nombre científico	Nombre vulgar	Parte afectada de la planta
<i>Medicago sativun</i>	Alfafa	Follaje, raíz y tallo
<i>Gossipium</i> sp.	Algodón	Follaje
<i>Pisum sativus</i>	Arveja	Follaje, raíz y semillas
<i>Allium sativus</i>	Ajo	Raíz
<i>Veronica persica</i>	Azulita	Follaje y raíz
<i>Hordeum vulgare</i>	Cabada	Follaje y raíz
<i>Cuprinus lisitanica</i>	Ciprés	Follaje
<i>Holcus lanatus</i>	Falsa poa	Follaje y raíz
<i>Fragaria</i> sp.	Fresa	Follaje, raíz y tallos
<i>Phaseolus vulgaris</i>	Frijol	Follaje y raíz
<i>Vicia faba</i>	Haba	Follaje y raíz
<i>Gallisoga parviflora</i>	Guasca	Follaje y raíz
<i>Penisetum clandestinum</i>	Kikuyo	Follaje y raíz
<i>Rumex crispus</i>	Lengua de vaca	Follaje y raíz
<i>Rumex acetocella</i>	Lenguilla	Follaje y raíz
<i>Zea mayz</i>	Maíz	Raíz
<i>Malus</i> sp.	Manzano	Follaje
<i>Eleais guinensis</i> Jacq	Palma africana	Follaje

<i>Solanum tuberosum</i>	Papa	Follaje, raíz y tubérculo
<i>Glicine max</i>	Soya	Follaje
<i>Triticum vulgare</i>	Trigo	Follaje y raíz
<i>Daucus carota</i>	Zanahoria	Follaje y raíz
<i>Dianthus caryophyllus</i>	Clavel	Follaje, raíz y tallos

A pesar de que *Naupactus* sp. es una plaga cuyo daño se detectó hace ya varios años en nuestro país, los estudios realizados aún no son suficientemente certeros y no reportan otros aspectos biológicos diferentes al ciclo de vida como son su comportamiento, manejo y control (Rosas, 2004).

3. FORMULACIÓN DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACIÓN

3.1 Formulación del problema

Una de las plagas que actualmente está afectando el cultivo de la papa en Colombia es *Naupactus* sp. (Coleoptera: Curculionidae), que durante su estadio larval ataca fuertemente al tubérculo y deja graves pérdidas económicas para la agricultura (Rosas, 2004; Porras, 1999). A pesar de ello, el único trabajo reportado sobre esta plaga es el de Canchala (1992) relacionado con el ciclo de vida y hospederos, por lo que se hace necesario realizar estudios enfocados en su biología, manejo y comportamiento, que ofrezcan bases para su manejo.

3.2 Justificación

En Colombia la papa ocupa el octavo lugar dentro de la canasta familiar y vincula anualmente cerca de noventa mil familias, las cuales se dedican a la explotación directa de este. Sin embargo, es uno de los productos agrícolas con mayor demanda por fungicidas e insecticidas.

Naupactus sp (Coleoptera: Curculionidae) o “tiroteador” de la papa es reportada por los productores de este cultivo como plaga, puesto que los daños que ocasiona al tubérculo afectan la calidad del producto, generando fluctuaciones en los precios del mercado e impidiendo su comercialización. Sin embargo, existe una escasez de información sobre su conducta y estrategias de manejo. El estudio de los repertorios comportamentales sexuales de *Naupactus* sp. bajo condiciones de laboratorio a partir de observaciones directas a todas las conductas de cortejo, cópula y postcópula realizadas por parejas del insecto es importante, porque aporta información que en la actualidad es desconocida acerca del comportamiento sexual del insecto. Además, el análisis de los datos obtenidos puede servir como punto de partida para otras investigaciones relacionadas con esta plaga, como son su biología, ecología y otro comportamiento, entre otras, que permitirían el mejoramiento de las técnicas para el manejo de ésta en los cultivos de papa.

Este tipo de investigaciones trae beneficios a la comunidad en general, pues *Naupactus* sp. es una plaga que hasta el momento no ha tenido un manejo con base en estudios científicos, por lo tanto todo los trabajos relacionados con este insecto pueden ayudar en la búsqueda de estrategias que permitan controlarla y evitar las pérdidas económicas que durante los últimos años ha ocasionado a los productores de papa.

4. OBJETIVOS

4.1 Objetivo general

Caracterizar el comportamiento de cortejo y cópula de una población de *Naupactus* sp., durante la época reproductiva, bajo condiciones de laboratorio.

4.2 Objetivos específicos

Identificar las unidades comportamentales de cortejo, cópula y post cópula de una población de *Naupactus* sp., durante la época reproductiva en condiciones de laboratorio.

Determinar el periodo diario de actividad sexual de una población de *Naupactus* sp. en condiciones de laboratorio durante la época reproductiva.

Realizar un etograma de la cópula de una población de *Naupactus* sp. bajo condiciones de laboratorio.

Realizar un registro de los tiempos de actividad de cortejo, cópula y post cópula de una población de *Naupactus* sp. bajo condiciones de laboratorio.

5. HIPÓTESIS DE TRABAJO

Ha: Se presentan despliegues epigámicos de cortejo, cópula y post cópula en la población de *Naupactus* sp. durante la época reproductiva bajo las condiciones de laboratorio.

Ho: No se presentan despliegues epigámicos de cortejo, cópula y post cópula en la población de *Naupactus* sp. durante la época reproductiva bajo condiciones de laboratorio.

Ha: La población de *Naupactus* sp. presenta un ritmo marcado de actividad sexual diaria, en condiciones de laboratorio, durante la época reproductiva.

Ho: La población de *Naupactus* sp. no presenta un ritmo marcado de actividad sexual diaria, en condiciones de laboratorio, durante la época reproductiva.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Localización del estudio

Las observaciones acerca del comportamiento sexual de *Naupactus* sp. se realizaron en un cuarto bajo condiciones controladas (Fotoperiodo luz-oscuridad, 18 ± 2 °C de temperatura y una humedad relativa de 65 ± 15), en la ciudad de Bogotá, durante los meses de mayo, junio y julio del año 2005.

6.2 Colecta y mantenimiento del material biológico

Debido a que actualmente no se tiene un método confiable para la cría de *Naupactus* sp. (Torrado-León, Comunicación personal), el estudio se realizó sobre individuos recolectados directamente en cultivos comerciales de papa ubicados en Cundinamarca. Para ello, fue necesario hacer previamente una consulta sobre las zonas que han presentado problemas durante los últimos años con esta plaga. Información que fue suministrada por la empresa Bayer Cropscience S. A. y entidades como Cevipapa y las UMATA de los municipios de Villapinzón, Subachoque, Facatativa y Sibaté, lo que facilitó la ubicación de las zonas o de otras personas que pudieran contribuir en la búsqueda y recolección de estos insectos.

La colecta del material biológico en el campo se realizó en horas de la mañana durante los días 17 y 29 de marzo, 8, 27 y 28 de abril y 19 de mayo del 2005. Con el fin de obtener una mayor cantidad de adultos machos y hembras de *Naupactus* sp., se recolectaron diferentes estados del ciclo de vida como huevo, larva y pupa; los cuales se llevaron al laboratorio hasta alcanzar el estado adulto. Lo anterior se debió a que inicialmente no se detectaron muchos individuos en estado adulto. Para aumentar la eficiencia en la recolección de adultos, se realizó una visita nocturna a la vereda Romeral en Sibaté Cundinamarca, el día 19 de mayo de 2005.

Sin embargo, a finales del mes de Abril y principios del mes de mayo, las poblaciones de adultos aumentaron. Para realizar esta actividad fue necesario desenterrar los individuos, puesto que durante estas etapas del ciclo de vida permanecen bajo tierra alimentándose de los tubérculos de papa o raíces de pasturas, en el caso de las larvas o simplemente construyendo la cámara pupal, en el caso de las pupas. Posteriormente, se ubicaron en recipientes plásticos transparentes (Sterilite ®) de 35 cm de largo x 20 de ancho y 15 cm de alto (Figura 6), que contenían una base de suelo proveniente de los cultivos y tubérculos de papa, para luego ser llevados al laboratorio, siguiendo la metodología de Aditi & Guiyun (2003) y la de Savalli & Fox (1998).

El mismo día o el día siguiente de las colectas diurnas realizadas en campo, las larvas fueron seleccionadas por tamaños y ubicadas en un terrario de vidrio cristal Peldar ® de 60 cm x 40 cm x 40 cm, el cual presentaba una base y tapa en acrílico negro (Figura 7).



Figura 6. Recipiente plástico Sterilite ® de 35 cm de largo x 20 de ancho y 15 cm de alto para ubicar las larvas de *Naupactus* sp. colectadas en campo para ser llevadas al laboratorio (Londoño, 2005).

Este recipiente contenía suelo proveniente de los cultivos visitados, tubérculos de papa y raíces de *Holcus lanatus* (Falsa poa), debido a que se colectaron muchas larvas que se encontraban alimentándose de las raíces de este pasto, el cual fue muy común en los bordes de los cultivos visitados.



Figura 7. Terrario de vidrio Peldar ® de 40 cm de largo x 25 cm de alto x 20 cm de ancho donde se ubicaron las larvas de *Naupactus* sp. para realizar su seguimiento hasta el estado de larva (Londoño, 2005).

Se colectaron manualmente larvas indistintamente del instar, huevos y pupas de *Naupactus* sp., siguiendo la metodología de Aditi & Guiyun (2003) y Savalli & Fox (1998) en otras especies de coleópteros. Semanalmente se observaron las larvas para determinar la presencia de pupas y trasladarlas a un recipiente plástico que solo contenía suelo (Figura 8), con el objeto de vigilar con más frecuencia su proceso hasta que emergían los adultos. Estos se llevaron otro terrario de vidrio Peldar ® con las mismas dimensiones que el de las larvas, para lograr realizar las diferencias sexuales necesarias para el estudio del comportamiento sexual. Pero a diferencia del terrario de las larvas, el de los adultos contenía tan solo hojas de papa y algunas raíces de *Holcus lanatus*

(Figura 9). En el presente estudio, las hojas de papa fueron colectadas durante los días de captura de los individuos y posteriormente se refrigeraron en una nevera, para evitar que estas se marchitaran y de este modo los individuos tuvieran alimento fresco.



Figura 8. Recipiente plástico Sterilite® de 35 cm de largo x 20 de ancho y 15 cm de alto para ubicar las pupas de *Naupactus* sp. y hacer el seguimiento de estas hasta el estado adulto (Londoño, 2005).



Figura 9. Interior del terrario de 40 cm de largo x 25 cm de alto x 20 cm de ancho, donde se ubicaron los individuos adultos de *Naupactus* sp. recién emergidos (Londoño, 2005).

La colecta nocturna de los adultos de *Naupactus* sp. se realizó en la finca El Jazmín perteneciente a la familia Bello Munervar, cuyo cultivo se encontraba en época de floración. Para tal fin se utilizaron recipientes plásticos transparentes (Sterilite®) de 35 cm de largo x 20 de ancho y 15 cm de alto con tapa, para ubicar por el momento los individuos, antes de llevarse al laboratorio y ubicarlos en el terrario de vidrio seleccionado para los adultos (Figura 9). La colecta inició a las 18:30 y finalizó a las 20:00. Para realizar este procedimiento se decidió tomar inicialmente por los bordes del cultivo revisando toda una planta para continuar con la siguiente y así con algunas hasta finalmente llegar al interior del cultivo y realizar lo mismo. Las plantas observadas en total en los bordes y en el interior fueron 60.

6.3 Observaciones del comportamiento sexual de *Naupactus* sp

Las observaciones del comportamiento sexual de *Naupactus* sp. se realizaron sobre los adultos colectados en campo el día 19 de mayo de 2005. Para esto se aislaron parejas

(macho-hembra) del terrario grande (Figura 9) en terrarios de vidrio Peldar® de 10 cm³ con una base y tapa en acrílico negro (Figura 10). De acuerdo con los caracteres morfológicos que diferencian a machos de hembras (hembras de mayor tamaño que los machos) tomados por Canchala (1992). Todos los terrarios (16 en total) contenían ¼ parte de suelo papero, el cuál provino de los cultivos de papa del mismo lugar donde se colectaron los especímenes. Así mismo, contenía hojas de papa para la alimentación de los adultos, las cuales eran cambiadas cada tres días para que los individuos tuvieran alimento fresco.



Figura 10. Terrarios de 10 cm³ donde se ubicaron las parejas de adultos de *Naupactus* sp. para realizar las observaciones diarias de los comportamientos sexuales.

Para realizar las observaciones de las actividades diurnas de cortejo, cópula y post cópula, se instaló una lámpara de luz blanca sobre los terrarios a una distancia de 1.20 m arriba de la tapa del terrario. La lámpara consistía de cuatro bombillos de luz neón Phillips® (Tl 80 4100 °K) de 1.20 m de largo, simulando la luz día (Figura 11).

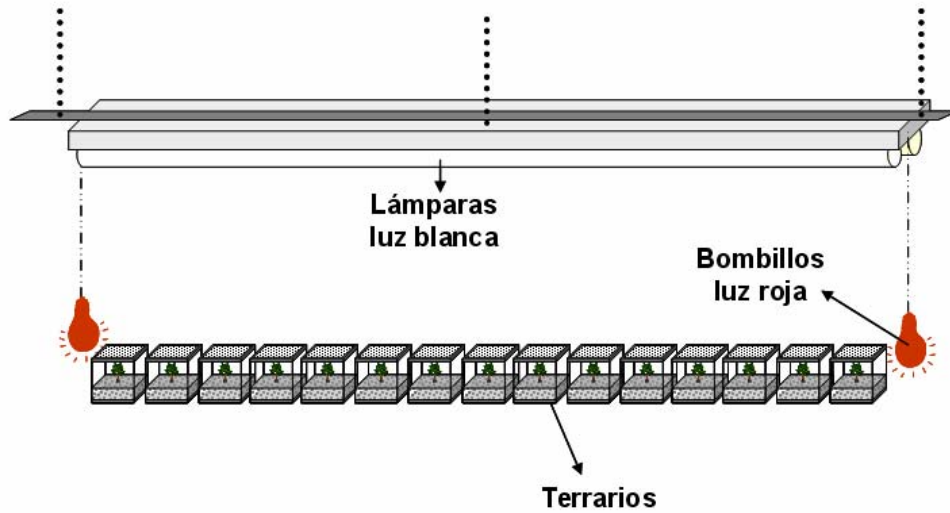


Figura 11. Esquema de los terrarios de observación ubicados bajo condiciones de fotoperiodo luz/oscuridad.

Para las observaciones nocturnas de *Naupactus* sp. se utilizaron dos bombillos de luz roja (Zoomed®) durante la noche, ubicados al extremo de la lámpara de luz blanca (Figura 11). Este tipo de luz se utilizó porque la mayoría de insectos no perciben este color (585 a 610 nm), excepto las mariposas y dípteros (Depickére *et al*, 2004; Daly *et al.*, 1998), y de esta manera se facilitaba hacer las observaciones sin modificar ninguno de sus comportamientos.

Se observaron 16 parejas de *Naupactus* sp. y se ubicaron al interior de cada mini-terrario. Para diferenciar el macho de la hembra, se marcó el primero en el elitro derecho con tinta blanca (Staedtler ®), de acuerdo con la metodología de Santolamazza & Cordero (1998) con *Gonipterus scutellatus* y Watson *et al* (1998) con un grupo de Heteroptera .

Antes de iniciar los registros, se realizaron observaciones previas –muestreo exploratorio- durante 5 días, que permitió caracterizar cada una de las subunidades comportamentales del cortejo, cópula y postcópula (como por ejemplo, movimiento antenal, golpe con las antenas, etc). Según Zerda (2004), la observación preliminar es un aspecto importante por que permite en el momento de la toma de datos, reconocer los

comportamientos específicos observados y en muchos casos proporciona información para formular preguntas de investigación.

Por lo anterior es importante tener en cuenta que los comportamientos de los animales son continuos, lo cual se conoce como flujo conductual y para su estudio es necesario establecer unas unidades comportamentales básicas en porciones discretas o segmentadas (Quera-Jordana 1997). Así, la categoría comportamental de reproducción tiene una serie de eventos bien definidos o unidades comportamentales como son el llamado de machos o hembras, cortejo, cópula, potcópula, oviposición y cuidado parental de las crías, cuando se presenta. A su vez, estas unidades se pueden fraccionar en otras mas simples, facilitando al investigador los análisis respectivos (Bailey & Ridsdill-Smith, 1991).

Los registros de los comportamientos de cortejo, cópula y postcópula se realizaron a través de observaciones directas a las parejas seleccionadas, método conocido como muestreo focal (Zerda, 2004; Quera-Jordana, 1997). Sin embargo, cuando los miembros de la pareja a observar no se encontraban muy cerca o no estaban realizando ninguna actividad del tipo sexual (cortejo, cópula o postcópula), la observación se enfocaba en otra pareja y así hasta detectar alguna actividad sexual. Durante el transcurso de las observaciones a las parejas de *Naupactus* sp. se elaboró el catálogo conductual con el respectivo significado para cada subunidad del comportamiento sexual, el cual fue referente durante el tiempo de observación y el análisis de los resultados.

6.4 Recolección de la información

Para determinar el periodo de actividad sexual del insecto en condiciones de laboratorio, se realizaron observaciones durante 2 días (todo el día, tomando registro cada hora) a las parejas.

Una vez se determinó el ritmo de actividad diaria y se empezaron a observar actividades sexuales entre las parejas del insecto, se registraron los tiempos y frecuencias para cada una de las subunidades que hacían parte del comportamiento de cortejo, cópula y post cópula de *Naupactus* sp. bajo condiciones de laboratorio. Los registros se tomaron cada hora, observando durante diez minutos cada pareja. Para ello, fue necesario utilizar un cronómetro y una planilla de registro donde se anotaron detalladamente todas las actividades sexuales realizadas por las parejas de *Naupactus* sp. (Anexo 1-19). Esta metodología fue similar a la utilizada por Ginzel & Lawrence (2002) en su trabajo sobre la importancia de las feromonas para el reconocimiento en algunas especies de la familia Cerambycidae.

Sin embargo, cuando se presentaron actividades de tipo sexual al interior de un terrario, la observación se enfocó totalmente en esa pareja, hasta ver culminadas las actividades, es decir hasta que la hembra realizó sus posturas; pues dentro de este trabajo se propuso registrar las actividades que se dan posterior a la cópula.

También se realizaron observaciones de la actividad sexual después de mantener los individuos separados durante una hora y vueltos a juntar en su respectivo terrario. Con el objetivo de asegurar un tiempo cero para cualquier actividad sexual que se presentara, es decir aquel tiempo real que emplea el insecto en cada evento y lograr registrarlo.

El periodo de vigilancia durante días hábiles, se extendió durante los meses de mayo, junio y julio, debido a que sólo se lograron registros representativos hasta esta época.

6.5 Análisis de la información

Con los datos del tiempo empleado para cada subunidad comportamental tomados a partir de observaciones a las parejas de *Naupactus* sp., se realizó un histograma que permitió comparar las subunidades comportamentales, indicando en cual de ellas el insecto emplea mayor o menor tiempo.

Con las frecuencias de las subunidades comportamentales por pareja, se realizó un histograma de frecuencias con el fin de comparar entre si la mayor y menor repetición. Con este dato, también se obtuvo la frecuencia relativa a partir de la formula:

$$Fr = \frac{F}{\Sigma F}$$

Donde, Fr es la frecuencia relativa, F la frecuencia de la subunidad en cuestión y ΣF es la sumatoria de las frecuencias de todas las subunidades de conducta registradas.

De acuerdo con la metodología empleada por Quera-Jordana (1997), se determinó la frecuencia relativa de transición para definir el número de veces que una subunidad comportamental ocurría inmediatamente después de otra durante todo el tiempo de observación, para ello fue necesario elaborar una matriz de transición, la cual contiene los datos sobre la frecuencia en la cual una subunidad comportamental se presenta después de otra.

La formula utilizada para encontrar la frecuencia relativa de transición fue:

$$Frt = \frac{Ft\ ab}{Fa}$$

Donde, Frt es la frecuencia relativa de transición, Ft ab es la frecuencia de transición entre las conductas a y b y Fa es la frecuencia de la conducta a.

Teniendo los datos sobre las frecuencias totales y las frecuencias relativas para cada subunidad, se elaboró una gráfica de entropía para el catálogo de la conducta sexual del insecto, la cual describe la diversidad del propio catálogo como lo indica Quera-Jordana (1997) en su ejemplo con unidades de conducta para una especie de primate.

Por otro lado, para estimar la mayor cobertura de las muestras tomadas, es decir el total de observaciones realizadas, se aplicó la siguiente fórmula:

$$\emptyset = \frac{1 - N1}{I}$$

Donde, N1 es el número de nuevos comportamientos e I es el número total de unidades comportamentales observadas.

Finalmente se elaboró un etograma o descripción de la conducta sexual registrada por las parejas del insecto. Para tal fin se transformaron los datos a porcentaje y se consignaron en la matriz de transición, la cual contiene toda la información sobre la secuencialidad de las actividades sexuales de *Naupactus* sp.. El etograma se realizó con las abreviaturas seleccionadas para cada subunidad comportamental observada durante el tiempo de registro, para facilitar su presentación (Zerda, 2004).

7. RESULTADOS

7.1. Colecta y mantenimiento del material biológico

La investigación realizada en los cuatro municipios de Cundinamarca indicó que en todos se han presentado problemas por la plaga, sin embargo el municipio de Sibaté fue el seleccionado para la colecta del material biológico, debido a que en la visita a dos fincas (El jazmín y Laureles) ubicadas en la vereda Romeral, se encontraron altos niveles poblacionales de la plaga en estados de larva y pupa (Figura 5).

Tabla 2. Información de la cantidad de individuos colectados en diferentes instares, durante los meses de Marzo y Abril de 2005 y los sobrevivientes hasta la etapa adulta.

Fecha de la colecta	Lugar	N° de huevos	Hasta adultos	N° de larvas	Hasta adultos	N° de pupas	Hasta adultos	N° de adultos	Sobrevivientes
17/03/2005	Finca Laureles	5	0	98	6	13	3	2	0
29/03/2005	Finca Laureles	0	0	26	0	19	1	1	0
08/04/2005	Finca Laureles	0	0	61	4	35	6	0	0
27-28/04/2005	Finca El Jazmín	0	0	51	2	18	1	1	0

En la colecta realizada el 17 de marzo todos los adultos murieron 7 días después y las pupas que pasaron a etapa adulta nunca completaron su proceso de melanización ni se alimentaron constantemente de las hojas de papa. En cuanto a las larvas que llegaron hasta adulto, estas sobrevivieron tan solo dos semanas, mientras que los huevos recolectados no pasaron de su etapa larval.

Para el material colectado el 29 de Marzo de 2005 la pupa que pasó a la etapa adulta logró sobrevivir 30 días alimentándose normalmente. Los individuos restantes no pasaron más que hasta el estado de pupa. En cuanto a los individuos colectados el 8 de Abril de 2005, las pupas que pasaron hasta el estado adulto duraron 2 semanas. No obstante ningún adulto sobrevivió más de 2 semanas.

La colecta de los días 27 y 28 de Abril de 2005 mostró que la pupa que alcanzó la etapa adulta duró aproximadamente 11 días. En cuanto a las larvas que llegaron hasta adulto estas duraron solo 15 días dentro del terrario. Por lo cual se puede observar que todo el material colectado en etapas del ciclo de vida anteriores al adulto no completaron su tiempo mientras estuvieron en el laboratorio y fue imposible trabajar con este material en las observaciones del comportamiento sexual de *Naupactus* sp.; al igual que con los pocos adultos que se colectaron en campo.

Teniendo en cuenta lo anterior, fue necesario realizar una salida nocturna a la misma zona, porque observaciones directas a pocos adultos colectados anteriormente indicaron la presencia de hábitos nocturnos, lo cual concuerda con los estudios realizados por Canchala (1992). Sin embargo, esta se realizó solo en la finca El Jazmín el 19 de Mayo de 2005. Aquí se colectaron 210 individuos en etapa adulta y fue con este material que se realizaron las observaciones directas. De todos los adultos colectados, sólo 19 de ellos fueron machos, de los cuales 16 fueron colocados al interior de los terrarios pequeños junto con una hembra cada uno. Los demás machos se dejaron en el terrario grande con el resto de hembras y al igual que para los individuos de los terrarios pequeños se les realizó seguimiento del comportamiento sexual. Pero estos se marcaron con tinta de colores para diferenciarlos de los demás, junto con las hembras con las cuales tuvieron cópula.

Sin embargo, el tiempo de vida de casi el 80% de los adultos colectados la noche del 19 de mayo de 2005 se vio disminuida por efectos de un hongo entomopatógeno muy conocido (*Beuveria bassiana*). Este hongo presentó una coloración blanca y una apariencia esponjosa, sobresaliendo de las extremidades del insecto e invadiendo los élitros de éste. El tiempo que tardó en aparecer por primera vez el hongo, luego de la colecta, fue de 30 días aproximadamente (figura 13). Sin embargo, las 19 parejas empleadas para el estudio no contenían esporas del hongo y no las desarrollaron en el transcurso del mismo.



Figura 13. Hembra de *Naupactus* sp. atacada por *Beuveria bassiana*. El hongo se encuentra cubriendo parte del abdomen y las extremidades (Londoño, 2005).

7.2 Unidades y subunidades comportamentales sexuales observadas en parejas de *Naupactus* sp.

Dentro de la categoría comportamental de reproducción, solo se tuvieron en cuenta las unidades de cortejo, cópula y post cópula. Dentro de cada una de estas, se registraron las subunidades, es decir aquellas conductas sexuales que conformaban cada unidad.

El periodo de actividad sexual de *Naupactus* sp. en condiciones de laboratorio se determinó a partir de los 2 días de observación preliminar (20 y 21 de Mayo de 2005), desde las 18:00 hasta las 05:00 horas. Este tiempo tan prolongado se debió a que no se observaron actividades sexuales en ninguna pareja, pero si alimenticias y de forrajeo.

Posteriormente, los 19 machos junto con sus respectivas parejas realizaron actividades sexuales correspondientes al cortejo, cópula y post cópula. No obstante, este comportamiento se observó una sola vez, durante los 774.591 segundos de seguimiento

a las parejas, es decir que una vez la hembra de cada pareja copuló con el macho no volvió a hacerlo.

Las subunidades del comportamiento sexual correspondientes a las unidades de cortejo, cópula y post cópula observadas en las parejas de *Naupactus* sp. se presentan a continuación. El conjunto de actividades sexuales realizadas por cada pareja se presentan en los Anexos 1-19.

Cortejo: Conjunto de interacciones complejas entre machos y hembras, las cuales culminan con la introducción del edeago del macho en el cuerpo de la hembra (Eberhard, 1996). Las subunidades comportamentales correspondientes al cortejo observadas en el insecto durante este estudio fueron:

Acercamiento de los individuos (Ama): Ocurre cuando la pareja de insectos se encuentra a una distancia máxima de 10 cm y empieza uno de ellos (generalmente el macho) o los dos a desplazarse hasta encontrarse frente a frente. Los individuos se encuentran cabeza con cabeza en un ángulo de 180°.

Movimiento antenal (Ma): Es el movimiento realizado por los dos miembros de la pareja y consiste en mover las antenas de arriba hacia abajo con respecto del suelo. Este movimiento se caracteriza por que el individuo alterna el movimiento de una antena con la otra.

Toque del macho a la hembra con sus antenas (Tan): Es la actividad realizada por el macho cuando al estar cerca de la hembra (enfrente, a los lados o atrás del cuerpo de su pareja) toca moviendo las antenas la cabeza o el cuerpo de la hembra.

Monta del macho sobre la hembra (M): Actividad que ocurre cuando el macho se dirige a la parte lateral o trasera del cuerpo de la hembra y con la ayuda de sus patas sube en el dorso de esta.

Toque con las patas del macho a los élitros de la hembra (Tcp): Ocurre cuando el macho se encuentra sobre el dorso de la hembra y con movimientos fuertes de sus patas (generalmente delanteras) realiza toques o golpes a los élitros de esta.

Movimiento Abdominal del macho (Mab): Se presenta cuando el macho se encuentra sobre el dorso de la hembra, pero con su abdomen ubicado más cerca del abdomen de la hembra. El macho se sujeta al cuerpo de la hembra con la ayuda de sus patas e inicia una serie de movimientos laterales de su abdomen.

Toque con la punta del abdomen del macho a la cabeza de la hembra (Tca): Esta actividad se presenta cuando el macho se encuentra sobre el dorso de la hembra y ubica su abdomen sobre la cabeza de ella sin tocarlo, solo cuando ya se ha ubicado en este punto realiza los toques a la cabeza de la hembra. Estos toques consisten en un movimiento hacia abajo del abdomen del macho para lograr tocar la cabeza de la hembra.

Toque con el abdomen del macho al abdomen de la hembra (Tab): Ocurre cuando el macho se ubica sobre el dorso de la hembra y coloca su abdomen sobre el de ella, realizando posteriormente toques con la punta de su abdomen al abdomen de la hembra. Todas estas actividades pueden estar acompañadas de movimientos antenales.

Cópula: Es el evento mediante el cual el macho fertiliza con su esperma los huevos producidos por la hembra, luego de la intromisión de su edeago en el cuerpo de esta (Eberhard, 1996). Las subunidades comportamentales observadas en las parejas de *Naupactus* sp. son:

Evaginación del edeago (Ee): Ocurre cuando el macho ubicado sobre el dorso de la hembra, coloca su abdomen sobre el de ella y extrae su edeago. Este evento se puede presentar varias veces antes de producirse la cópula.

Toques con el edeago al final del abdomen de la hembra (Tea): Se observa cuando el macho ubica su abdomen sobre el de su pareja y realiza con esta estructura un movimiento hacia abajo, con respecto al suelo, y extrae su edeago para lograr tocar con este el final del abdomen de la hembra. El toque solo consiste en un roce que realiza el macho con esta estructura a la superficie del final abdominal de la pareja.

Cópula (C): Es el evento producido cuando el macho se encuentra sobre el dorso de la hembra y extrae su edeago, introduciéndolo en el orificio genital de la hembra.

Post Cópula: Conjunto de actividades realizadas por el macho y la hembra luego de culminarse la cópula; es decir luego de que el macho extrae su edeago del orificio genital de la hembra. Estas actividades están encaminadas a los aportes de la pareja a la descendencia (Carranza, 1994). Las subunidades correspondientes a este comportamiento observadas en los insectos son:

Retirada del macho (Rm): Ocurre cuando el macho extrae su edeago del orificio genital de la hembra y luego baja del dorso de ella. El macho puede bajarse del cuerpo de la hembra retrocediendo, mientras la hembra inicia la caminata hacia delante o simplemente se baja por cualquiera de los lados de la hembra.

Búsqueda del lugar de oviposición (Blo): Es una actividad realizada por las hembras luego de que el macho se ha retirado de su dorso. En este caso la hembra camina por el suelo, las paredes del acuario o las hojas de papa realizando exploraciones con sus patas y antenas a cada lugar donde llega. Es una actividad que puede durar más de un día.

Oviposición (Ov): Se presenta luego de que la hembra ha seleccionado un lugar y se estaciona en este. Posteriormente evagina su ovipositor y lo ubica sobre la superficie seleccionada dejando sobre esta sus huevos. Los huevos pueden estar en la superficie o en los huecos dejados por la unión de las raíces de Falsa poa. Nunca muy enterrados.

Cuidado de posturas (Cp): Evento ejercido por las hembras, el cual consiste en quedarse por largo rato (más de 1 hora) en el mismo lugar donde ocurrió la oviposición. Es posible que la hembra salga a otro lugar en busca de alimento y volver al mismo lugar para quedarse junto a sus huevos. Mientras la hembra esta junto o sobre sus huevos puede permanecer quieta durante el tiempo de su permanencia en el lugar.

En resumen, se registró un total de 15 subunidades pertenecientes al comportamiento sexual de *Naupactus* sp.; las cuales se encuentran distribuidas entre las unidades de cortejo, cópula y post cópula. De estas unidades, el cortejo presentó 8 subunidades siendo esta la unidad comportamental con mayor cantidad de divisiones, seguida de Post cópula con 4 subunidades y la cópula con 3.

En los anexos 1-19 se puede observar que el 36,842 % de las parejas presentó el mismo patrón comportamental (Ama-M-Ee-C-Blo-Ov-Cp), otro 36,842 % también presentó el mismo patrón comportamental sin efectuar cuidado a sus posturas (Cp). Finalmente, un 26,315 % de las parejas presentaron comportamientos menos frecuentes.

El registro del cuidado de posturas finalizó cuando la hembra se retiró del lugar de oviposición. Debido a la necesidad de registrar otras parejas y a la falta de más observadores que lograran aún mas detalle para cada pareja.

Con la cantidad de comportamientos registrados en este estudio, fue necesario asegurarse de tener un estimativo de la cobertura de la muestra, es decir si los comportamientos observados son todos aquellos que el animal es capaz de realizar. La tabla 3 muestra los datos de N1, I y de \emptyset , los cuales indican que la cobertura de la muestra de los comportamientos sexuales de esta plaga fue completa.

Tabla 3. Cobertura de las muestras registradas para el comportamiento sexual de *Naupactus* sp. bajo condiciones de laboratorio.

Pareja	NI	I	θ
1	10	10	0
2	2	12	0.834
3	1	13	0.924
4	0	13	1
5	0	13	1
6	0	13	1
7	1	14	0.929
8	0	14	1
9	0	14	1
10	1	15	0.934
11	0	15	1
12	0	15	1
13	0	15	1
14	0	15	1
15	0	15	1
16	0	15	1
17	0	15	1
18	0	15	1
19	0	15	1

7.3. Registros del comportamiento sexual tomados a las parejas de *Naupactus* sp

Las 15 subunidades del comportamiento sexual observadas en las parejas de *Naupactus* sp. y explicadas anteriormente, presentaron un tiempo total de observación de 774.591 segundos. Tal es el caso del toque con el abdomen del macho al abdomen de la hembra (Tab), pues esta subunidad comportamental solo se presentó en las parejas 10, 14 y 19 con un total de 14 segundos para un porcentaje de tiempo de 0,0018. Siendo este valor el más bajo de todas las subunidades observadas. En cuanto a la subunidad comportamental con el valor de tiempo más alto, se encontró el cuidado de posturas (Cp), el cual se presentó en las parejas 2, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 17 y 19 con un total de 676.188 segundos y un porcentaje de tiempo de 87,29613.

La subunidad comportamental búsqueda del lugar de oviposición (Blo) presentó el segundo valor mas alto, 288.993 segundos y un porcentaje de tiempo de 37,3091. Otra de las subunidades con altos valores de tiempo es el movimiento antenal (Ma), el cual se presentó en todas las parejas y obtuvo un total de 25. 575 segundos. Los datos de tiempo de las demás subunidades comportamentales se presentan en la tabla 4.

En la figura 14 se presenta el porcentaje de tiempo empleado para cada subunidad. Este indica las diferencias entre las subunidades comportamentales presentes en las parejas del insecto; mostrando a la subunidad **Cp** y **Tab** como las de mayor y menor valor en segundos respectivamente.

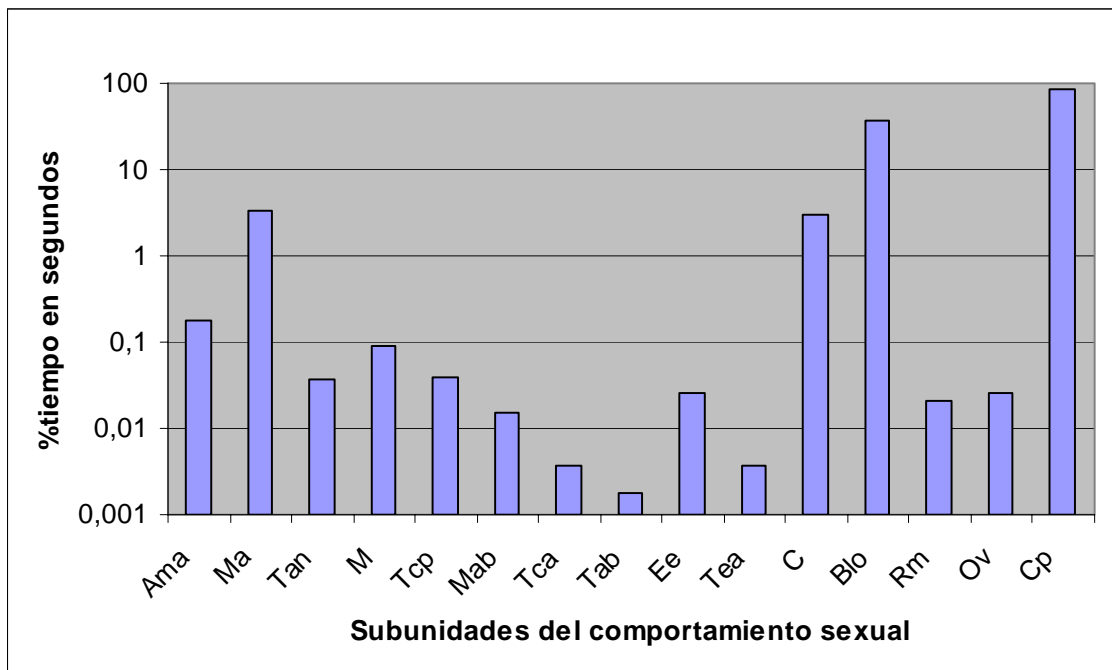


Figura 14. Porcentaje de tiempo de cada subunidad del comportamiento sexual observado en las parejas de *Naupactus* sp. bajo condiciones de laboratorio, durante los 774. 591 segundos de observación.

Tabla 4. Registro del tiempo invertido para cada subunidad del comportamiento sexual por las parejas de *Naupactus* sp..

Subunidad	Registro de tiempo (seg) por pareja																				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	Total	% Total
Ama	86	92	79	19	73	88	73	132	78	99	54	36	101	79	103	56	53	25	55	1381	0.17828
Ma	1231	1738	1720	1764	1100	1166	1423	1666	1593	1172	1192	926	1080	1819	806	1498	1384	1018	1279	25575	3.30174
Tan	80	0	0	8	6	28	56	0	0	0	7	6	0	0	0	0	81	12	0	284	0.03666
M	39	3	57	5	116	39	65	33	44	27	56	40	28	11	62	10	12	14	21	682	0.08804
Tcp	0	9	20	0	0	39	28	0	150	6	0	10	0	5	15	10	4	0	0	296	0.03821
Mab	0	0	3	2	0	1	0	0	0	0	30	30	0	0	1	40	0	5	4	116	0.01497
Tca	0	0	0	0	0	0	28	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	28	0.00361
Tab	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	4	0	0	0	0	4	14	0.0018
Ee	3	7	3	4	4	7	7	6	9	9	12	10	8	7	10	13	11	15	50	195	0.02517
Tea	3	2	1	2	0	0	15	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	28	0.00361
C	1023	1629	1584	1740	911	1010	1201	1501	1471	1046	1170	860	951	1729	631	1432	1227	964	1153	23233	2.99938
Blo	30813	9070	9342	24154	24077	13377	19010	13789	9907	11065	13672	19703	17449	16125	11036	15766	7991	13397	9250	288993	37.3091
Rm	12	4	2	2	2	4	2	6	7	4	23	22	5	7	8	9	21	9	15	164	0.02117
Ov	14	10	7	9	11	9	8	5	9	10	9	10	8	11	9	18	12	13	16	198	0.02556
Cp	0	259200	0	0	65238	3600	600	36000	7350	54000	61200	68400	0	0	0	0	66600	0	54000	676188	87.29613

Ama: Acercamiento de los individuos.

Ma: Movimiento antenal.

Tan: Toque del macho a la hembra con sus antenas.

M: Monta del macho sobre la hembra.

Tcp: Toque con las patas del macho a los elitros de la hembra.

Mab: Movimiento abdominal del macho.

Tca : Toque con la punta del abdomen del macho a la cabeza de la hembra.

Tab: Toque con el abdomen del macho al abdomen de la hembra. **Cp:** Cuidado de posturas.

Ee: Evaginación del edeago.

Tea: Toques con el edeago al final del abdomen de la hembra.

C: Cópula.

Blo: Búsqueda del lugar de oviposición

Rm: Retirada del macho.

Ov: Oviposición

Las subunidades comportamentales presentaron frecuencias diferentes en las 19 parejas observadas, aunque algunas compartieron valores como **Ama**, **M**, **C**, **Rm** y **Ov**. La subunidad acercamiento de los insectos (**Ama**), monta del macho a la hembra (**M**), Cópula (**C**), retirada del macho (**Rm**) y oviposición (**Ov**) presentaron en todas las parejas una frecuencia de 1 ocurrencia, es decir que se presentó una sola vez por pareja, para un total de 19 ocurrencias para cada una de estas subunidades. La subunidad comportamental con mayor frecuencia fue Movimiento antenal (**Ma**), presentando un total de 22701 ocurrencias, de las cuales 1659 ocurrencias se observaron en la pareja 14. El toque con la punta del abdomen del macho a la cabeza de la hembra (**Tca**) fue la subunidad con menor frecuencia, por que solo se presentó en la pareja 7 con una sola ocurrencia durante el tiempo total de observación (Tabla 5).

La figura 15 muestra la gráfica de la frecuencia de aparición de las subunidades del comportamiento sexual de *Naupactus* sp. y al igual que en la tabla 4 se observa a **Tca** y a **Ma** como las subunidades de menor y mayor frecuencia respectivamente.

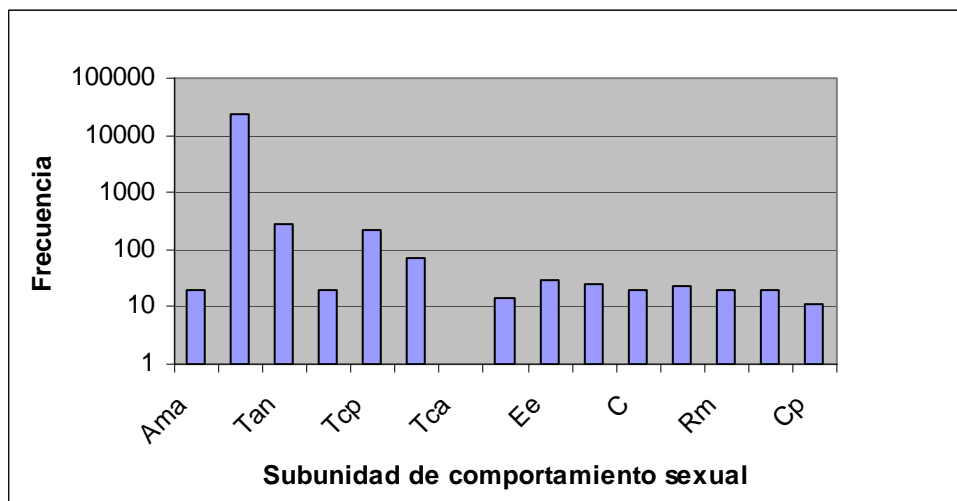


Figura 15. Frecuencia de aparición de las subunidades del comportamiento sexual de *Naupactus* sp., observadas bajo condiciones de laboratorio

Tabla 5. Frecuencia de ocurrencia para las unidades comportamentales sexuales de *Naupactus* sp. observadas bajo condiciones de laboratorio.

Subunidad	Pareja																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	Total
Ama	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	19
Ma	1125	1111	1555	1549	1158	1196	1451	1545	1477	645	1265	880	1197	1659	737	1602	748	916	885	22701
Tan	80	0	0	0	6	28	53	0	0	0	6	6	0	0	0	0	81	12	0	272
M	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	19
Tcp	0	9	18	0	0	54	0	0	100	0	0	10	0	5	15	10	4	0	0	225
Mab	0	0	3	2	0	1	0	0	0	0	25	30	0	0	1	10	0	2	0	74
Tca	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Tab	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	4	0	0	0	0	4	14
Ee	1	3	1	1	1	1	1	2	2	1	2	2	1	1	1	1	1	1	5	29
Tea	3	2	1	2	0	0	12	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	25
C	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	19
Blo	2	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	23
Rm	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	19
Ov	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	19
Cp	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	11
Total																				23470

Ama: Acercamiento de los individuos

M: Movimiento antenal.

Tan: Toque del macho a la hembra con sus antenas.

M: Montaje del macho sobre la hembra.

Tcp: Toque con las patas del macho a los élitros de la hembra.

Mab: Movimiento abdominal del macho.

Tca: Toque con la punta del abdomen del macho a la cabeza de la hembra.

Tab: Toque con el abdomen del macho al abdomen de la hembra.

Ee: Evaginación del edeago.

Tea: Toques con el edeago al final del abdomen de la hembra.

C: Cópula.

Blo: Búsqueda del lugar de oviposición.

Rm: Retirada del macho.

Ov: Oviposición

Cp: Cuidado de posturas

Al comparar los datos de las tablas 4 y 5 y las figuras 14 y 15 existe una concordancia con respecto a las subunidades **Tca** y **Ma**, puesto que presentaron valores de tiempo y frecuencia de ocurrencia más bajos y altos respectivamente. Sin embargo, la subunidad **Tab** no se comportó igual, puesto que fue la subunidad con el valor de tiempo más bajo, pero no con la frecuencia de ocurrencia más alta ni más baja, tan solo presentó 14 ocurrencias. Algo similar ocurrió con la subunidad **Cp**, por que la frecuencia observada fue muy baja (11 ocurrencias), mientras que el valor de tiempo fue el más alto (676,188 segundos).

La frecuencia relativa de las subunidades comportamentales observadas en las parejas de *Naupactus* sp. se puede detallar en la tabla 6. En ella la subunidad **Ma** presenta la mayor frecuencia relativa (0,9672), al igual que la frecuencia de ocurrencia. Mientras que la subunidad **Tca** presentó la menor frecuencia relativa ($4,26076 \times 10^{-5}$) concordando también con su frecuencia de ocurrencia. La frecuencia relativa es la proporción de segmentos conductuales de una unidad comportamental que han sido clasificados dentro de la misma unidad. Permite estimar la probabilidad de que al seleccionar al azar una de las subunidades conductuales, ésta pertenezca a la unidad de conducta en cuestión (Quera-Jordana, 1997). Como se observa en la tabla 6, la sumatoria de las frecuencias relativas es igual a la unidad.

A partir de la frecuencia relativa, se determinó la frecuencia relativa acumulada para cada subunidad comportamental, lo cual permitió realizar una gráfica de entropía o diversidad del catálogo conductual sexual del insecto (Figura 16), donde se observa una curva con crecimiento negativamente acelerado. La entropía de un catálogo conductual es el grado de rigidez del mismo, o lo que en otras palabras podría conocerse como la diferencia entre la máxima información posible y la información que el catálogo contiene realmente (Quera –Jordana, 1997).

Adicionalmente, se empleó la matriz de transición como otra medida para analizar los comportamientos sexuales del insecto. Esta permite ver a través de una tabla, que enfrenta a cada comportamiento observado con el resto, la frecuencia en la que una su-

Tabla 6. Frecuencias relativas totales y frecuencias relativas acumuladas de las subunidades del comportamiento sexual de *Naupactus* sp. observadas bajo condiciones de laboratorio.

Subunidad	Frecuencia	Frecuencia relativa	Frecuencia Relativa Acumulada
Ma	22701	0,967234768	0,967234768
Tan	272	0,011589263	0,978824031
Tcp	225	0,009586706	0,988410737
Mab	74	0,003152961	0,991563698
Ee	29	0,00123562	0,992799318
Tea	25	0,00106519	0,993864508
Blo	23	0,000979974	0,994844482
Ama	19	0,000809544	0,995654026
M	19	0,000809544	0,996463571
C	19	0,000809544	0,997273115
Rm	19	0,000809544	0,998082659
Ov	19	0,000809544	0,998892203
Tab	14	0,000596506	0,999488709
Cp	11	0,000468683	0,999957392
Tca	1	4,26076E-05	1
Total	23470	1	

Ama: Acercamiento de los individuos.

Ma: Movimiento antenal

Tan: Toque del macho a la hembra con sus antenas.

M: Monta del macho sobre la hembra.

Mab: Movimiento abdominal del macho.

Tcp: Toque con las patas del macho a los elitros de la hembra.

Tab: Toque con el abdomen del macho al abdomen de la hembra.

Tca: Toque con la punta del abdomen del macho a la cabeza de la hembra.

Ee: Evaginación del edeago.

Tea: Toques con el edeago al final del abdomen de la hembra.

C: Cópula.

Rm: Retirada del macho.

Rm: Retirada del macho.

Blo: Búsqueda del lugar de oviposición.

Ov: Oviposición

Cp: Cuidado de posturas

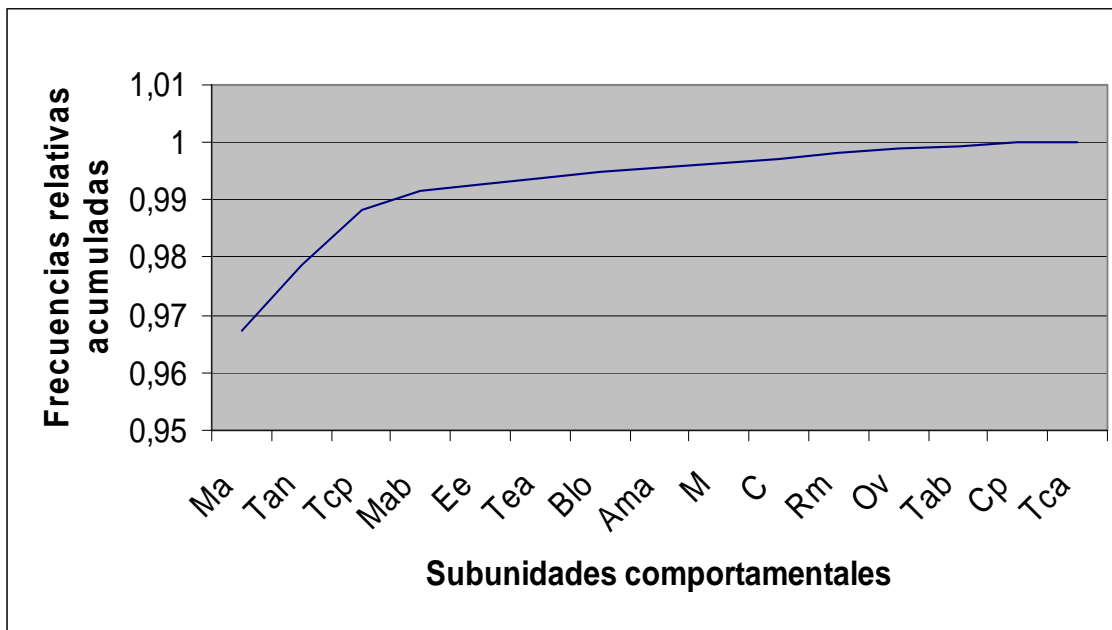


Figura 16. Gráfica de entropía de las subunidades del comportamiento sexual de *Naupactus* sp., observadas en las parejas bajo condiciones de laboratorio.

bunidad comportamental ocurre después de otra. En las tablas 7 y 8 se puede observar la matriz de transición y la matriz de transición en porcentaje respectivamente, las cuales muestran que la subunidad Ma se presentó siempre antes de cualquiera de las restantes subunidades comportamentales registradas en las 19 parejas de *Naupactus* sp..

La subunidad Ma se presentó 22 veces antes de Tea, siendo esta una de las frecuencias de transición entre subunidades más alta, seguida después de Tea-Ma por presentar una frecuencia de transición de 24. Las frecuencias de transición entre las subunidades Ma-Tca, M-Tca, Tcp-Tab, Tca-Ma y Tca-Ee presentaron todas un valor de 1, siendo este bajo comparado con otros valores diferentes de cero. Los valores de cero presentes en la Tabla, indican que el comportamiento siguiente nunca ocurrió después del comportamiento precedente.

Tabla 7. Matriz de transición para las subunidades del comportamiento sexual de *Naupactus* sp. observadas bajo condiciones de laboratorio.

Comportamientos Precedentes	Comportamientos siguientes															
	Ama	Ma	Tan	M	Tcp	Mab	Tca	Tab	Ee	Tea	C	Blo	Rm	Ov	Cp	Total
Ama	0	8	3	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17
Ma	11	0	5	13	8	8	1	2	19	22	19	19	19	19	11	176
Tan	0	6	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12
M	0	19	0	0	5	4	1	2	5	0	0	0	0	0	0	36
Tcp	0	7	0	0	0	4	0	1	2	0	0	0	0	0	0	14
Mab	0	8	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	16
Tca	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2
Tab	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	6
Ee	0	18	0	0	0	0	0	0	0	12	9	0	0	0	0	39
Tea	0	24	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0	0	35
C	0	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	0	0	38
Blo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	0	19
Rm	0	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	0	38
Ov	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	9
Cp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	11	132	8	25	13	16	2	5	38	34	39	19	38	57	20	

Ama: Acercamiento de los individuos.

Ma: Movimiento antenal

Tan: Toque del macho a la hembra con sus antenas.

M: Montaje del macho sobre la hembra.

Tcp: Toque con las patas del macho a los elitros de la hembra.

Mab: Movimiento abdominal del macho.

Tca: Toque con la punta del abdomen del macho a la cabeza de la hembra.

Tab: Toque con el abdomen del macho al abdomen de la hembra. **Cp:** Cuidado de posturas

Ee: Evaginación del edeago.

Tea: Toques con el edeago al final del abdomen de la hembra.

C: Cópula.

Blo: Búsqueda del lugar de oviposición

Rm: retirada del macho.

Ov: Oviposición.

Tabla 8. Matriz de transición en porcentaje de ocurrencia para las subunidades del comportamiento sexual de *Naupactus* sp. observadas bajo condiciones de laboratorio.

Comportamientos Precedentes	Frecuencias de transición en porcentaje entre comportamientos															
	Comportamientos siguientes															
	Ama	Ma	Tan	M	Tcp	Mab	Tca	Tab	Ee	Tea	C	Blo	Rm	Ov	Cp	Total
Ama	0	47,0588	17,6471	35,2941	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100%
Ma	6,25	0	2,84091	7,38636	4,54545	4,54545	0,5682	1,1364	10,7955	12,5	10,7955	10,7955	10,7955	10,7955	6,25	100%
Tan	0	50	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100%
M	0	52,7778	0	0	13,8889	11,1111	2,7778	5,5556	13,8889	0	0	0	0	0	0	100%
Tcp	0	50	0	0	0	28,5714	0	7,1429	14,2857	0	0	0	0	0	0	100%
Mab	0	50	0	0	0	0	0	0	50	0	0	0	0	0	0	100%
Tca	0	50	0	0	0	0	0	0	50	0	0	0	0	0	0	100%
Tab	0	50	0	0	0	0	0	0	50	0	0	0	0	0	0	100%
Ee	0	46,1538	0	0	0	0	0	0	0	30,7692	23,0769	0	0	0	0	100%
Tea	0	68,5714	0	0	0	0	0	0	0	0	31,4286	0	0	0	0	100%
C	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0	0	100%
Blo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	100%
Rm	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0	100%
Ov	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	100%
Cp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Ama: Acercamiento de los individuos.

Ma: Movimiento antenal.

M: Montaje del macho sobre la hembra.

Tcp: Toque con las patas del macho a los élitros de la hembra.

Mab: Movimiento abdominal del macho.

Tca: Toque con la punta del abdomen del macho a la cabeza de la hembra.

Tab: Toque con el abdomen al abdomen de la hembra.

Tan: Toque del macho a la hembra con sus antenas.

Ee: Evaginación del edeago

Tea: Toques con el edeago al final del abdomen de la hembra

C: Cópula.

Blo: Búsqueda del lugar de oviposición.

Rm: retirada del macho.

Ov: Oviposición

Cp: Cuidado de posturas.

Posterior a la matriz de transición, se elaboró la tabla 9, la cual muestra la frecuencia relativa de transición entre subunidades comportamentales. Esta frecuencia se presenta en porcentaje y se define como la proporción en la que la conducta *b* ocurre inmediatamente después de la conducta *a*.

La tabla 9 al igual que las tablas 7 y 8 muestran que la subunidad Ma se presenta siempre antes que todas las subunidades registradas para el comportamiento sexual del insecto. También muestra que la transición Ma-Tca y Ma-Tab presentan una de las proporciones más bajas (0,000044 y 0,000088 respectivamente); comparadas con las proporciones de transición entre M-Ma, Tca-Ma, C-Ma, Rm-Ma, C-Rm y Rm-Ov por que esta presentan una proporción de 1.

Tabla 9. Frecuencia relativa de transición entre las subunidades del comportamiento sexual de *Naupactus* sp. observadas bajo condiciones de laboratorio.

Comportamientos Precedentes	Frecuencia relativa en porcentaje														
	Comportamientos siguientes														
	Ama	Ma	Tan	M	Tcp	Mab	Tca	Tab	Ee	Tea	C	Blo	Rm	Ov	Cp
Ama	0	0,421	0,1578	0,3157	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ma	0,00048	0	0,00022	0,00057	0,00035	0,0004	0,000044	0,000088	0,00083	0,00096	0,00083	0,00083	0,00083	0,00083	0,00048
Tan	0	0,022	0	0,022	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
M	0	1	0	0	0,2631	0,2105	0,0526	0,1052	0,2631	0	0	0	0	0	0
Tcp	0	0,0311	0	0	0	0,0177	0	0,0044	0,0088	0	0	0	0	0	0
Mab	0	0,1081	0	0	0	0	0	0	0,1081	0	0	0	0	0	0
Tca	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Tab	0	0,2142	0	0	0	0	0	0	0,2142	0	0	0	0	0	0
Ee	0	0,6206	0	0	0	0	0	0	0	0,4137	0,3103	0	0	0	0
Tea	0	0,96	0	0	0	0	0	0	0	0	0,44	0	0	0	0
C	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Blo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,826	0
Rm	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Ov	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4736
Cp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Ama: Acercamiento de los individuos.

Ma: Movimiento antenal.

Tan: Toque del macho a la hembra con sus antenas.

M: monta del macho sobre la hembra.

Tcp: Toque con las patas del macho a los elitros de la hembra.

Mab: Movimiento abdominal del macho.

Tca: Toque con la punta del abdomen del macho a la cabeza de la hembra.

Tab: Toque con el abdomen del macho al abdomen de la hembra.

Ee: Evaginación del edeago.

Tea: Toques con el edeago al final del abdomen de la hembra.

C: Cópula.

Blo: Búsqueda del lugar de oviposición

Rm: Retirada del macho.

Ov: Oviposición.

Cp: Cuidado de posturas

A partir de los porcentajes de la matriz de transición para las subunidades del comportamiento sexual de *Naupactus* sp. (Tabla 8), se elaboró el etograma, en el que se observa que las subunidades comportamentales Ma, Tan, Tcp y Mab se ubican en el centro del etograma por presentar los valores de frecuencia más altos y así se facilita la conexión con el resto de subunidades. Las subunidades con frecuencias más bajas se ubicaron alrededor de las que presentaron frecuencias más altas (Figura 17).

En el etograma se observan las subunidades señaladas cada una con un color, al igual que las flechas que se desprenden de ella, así: Ma (rojo), Tan (azul oscuro), Tcp (verde vivo), Mab (amarillo), Ee (violeta), Tea (café), Blo (azul claro), Ama (vinotinto), M (gris), C (verde), Rm (aguamarina), Ov (fucsia), Tab (anaranjado claro), Cp (lila) y Tca (verde oliva).

Las flechas indican que primero ocurre el comportamiento donde nace la flecha y luego el comportamiento donde esta llega, además se observan diferentes grosores en las flechas debido a que existe un porcentaje de transición diferente entre subunidades. Las convenciones observadas en la figura 17, muestran la relación entre el grosor de la flecha y el porcentaje de transición de los comportamientos observados en las parejas de *Naupactus* sp..

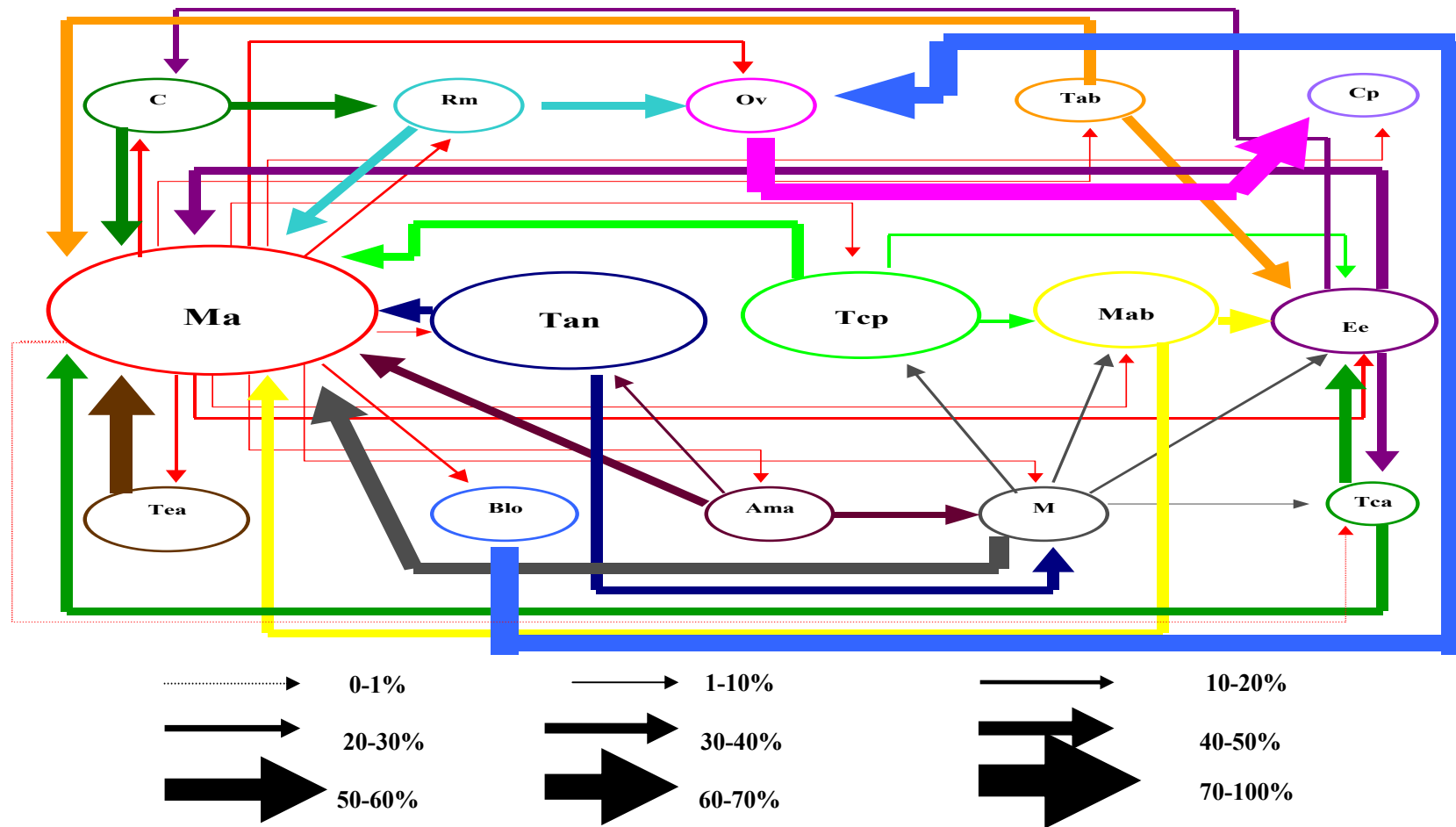


Figura 17. Etograma del comportamiento sexual de *Naupactus* sp en condiciones de laboratorio. Las flechas indican el porcentaje de transición entre los comportamientos.

8. DISCUSIÓN

8.1. Comportamientos sexuales de *Naupactus* sp.

La observación constante a las parejas del insecto, permitió dividir cada unidad comportamental (cortejo, cópula y post cópula) en unas subunidades que mostraran fácilmente el tipo de actividad sexual realizada por estos. Los criterios de división de las conductas en subunidades se basó en las diferencias entre las actividades realizadas, es decir que cada subunidad es diferente de las otras. Para Quera-Jordana (1997) es importante realizar este tipo de división entre los diferentes comportamientos o actividades de un animal, puesto que a pesar de que existan similitudes entre ellas, pueden observarse pequeñas diferencias. Por lo tanto es recomendable considerarlas como diferentes y mantenerlas separadas.

De acuerdo con Barrows & Gordh (1978) el cortejo consiste en una serie de actividades efectuadas entre individuos de sexos opuestos, las cuales facilitan el apareamiento. Basado en lo anterior se consideran las actividades Ma, Tan, Tcp, Mab, Ee, Tea, Blo, Ama, M, C, Rm, Ov, Tab, Cp y Tca como parte del cortejo de *Naupactus* sp, por que ocurren antes de efectuarse la copula, a pesar de que la subunidad Ma no ocurre exclusivamente en el cortejo.

El acercamiento de los coespecíficos, es una actividad importante para establecer un contacto entre los individuos (hembra y macho) y es generalmente lo que desencadena los demás actos del comportamiento sexual (Radtke & Rutowski, 2002; Valenzuela & Castillo, 1984). Este comportamiento se observó en las 19 parejas de *Naupactus* sp antes de iniciarse cualquier actividad de cortejo como tal y siempre estuvo acompañada de repetidos movimientos antenales, los cuales estaban presentes antes, durante y después de tales actividades. Es posible que estos movimientos antenales presentes durante el acercamiento de lo insectos y durante otras actividades sexuales este relacionado con algún tipo de estrategia (estímulo) empleada por ellos para atraer a su pareja, debido a que fue un comportamiento muy frecuente. Adicionalmente, los machos de *Naupactus* sp. siempre tuvieron la iniciativa del acercamiento y fueron los

más activos; mientras que la hembra con sus movimientos antenales fue la que dio la respuesta de aceptación, la cual estuvo acompañada de los comportamientos siguientes y es considerado como indispensable para el desencadenamiento del comportamiento sexual en insectos (Valenzuela & Castillo, 1984).

Los comportamientos Toque del macho a la hembra con sus antenas (Tan), Monta del macho sobre la hembra (M), Toque con las patas del macho a los élitros de la hembra (Tep), Movimiento abdominal por parte del macho (Mab) y los Toques con el abdomen del macho al abdomen de la hembra (Tab) observados en las parejas de *Naupactus* sp, son comportamientos presentes en insectos, muy comunes en el cortejo, que se generan luego del acercamiento de los individuos de la pareja y conllevan generalmente a la cópula (Radtke & Rutowski, 2002). Sin embargo estas actividades comportamentales fueron principalmente ejercidas por los machos, lo cual concuerda con lo establecido por Polis *et al.* (1998), en cuanto a que los machos de insectos generalmente son más activos que las hembras y realizan comportamientos que tratan de atraerlas, con el fin de monopolizarlas y evitar que otros machos copulen con ellas. No obstante en este estudio no hubo competencia entre machos por obtener hembras, debido a que el 84% de las parejas se encontraron aisladas de las demás y el número de machos fue muy bajo comparado con el número de hembras.

Por otro lado, las parejas que si tuvieron contacto con machos de otras parejas (las tres parejas del acuario grande) durante las actividades de cortejo, cópula y post cópula no fueron interrumpidas por miembros de otras parejas ni por hembras que habitaban el acuario. Esto indica que en esta población de *Naupactus* sp. no existe una competencia entre machos por obtención de pareja, sin embargo futuros estudios enfocados en este aspecto y en condiciones naturales podrían arrojar resultados más certeros.

Los comportamientos de cortejo mencionados anteriormente, parecen ser inherentes a esta parte del comportamiento sexual de *Naupactus* sp., puesto que se presentaron en casi todas las parejas experimentales. Similares observaciones fueron realizadas por Valenzuela & Castillo (1984), en su estudio con *Heliscus tropicus*; así como aquellos estudiados por Barrows & Gordh (1978). Estos últimos autores observaron que el 58%

de los encuentros de *Popillia japonica* tenían el mismo patrón, afirmando que son comportamientos inherentes a la actividad sexual del insecto. El comportamiento Toque a la cabeza de la hembra con la punta del abdomen del macho (Tca), por el contrario fue el menos frecuente y por lo tanto se puede considerar como un comportamiento raro, es decir, que su presencia no es indispensable para la ejecución de la cópula.

La mayoría de actividades de cortejo fueron realizadas por los machos, lo cual indica que las hembras eran las encargadas de elegir a la pareja o rechazarla, en el caso de copular o no con ellos (Gavrilets *et al.*, 2001). La elección se basó en el despliegue comportamental de los machos durante el cortejo y teniendo en cuenta que los comportamientos en las 19 parejas (Anexos 1-19) fueron muy similares, hay evidencia que las hembras prefieren machos muy activos que producen constantemente estímulos en ellas. Esta preferencia de las hembras de *Naupactus* sp. por las actividades realizadas por los machos, indica que son comportamientos que muestran los buenos genes que el macho le proporcionaría a su descendencia o los beneficios directos que podría adquirir (Martín-Vivaldi & Cabrero, 2003; Gavrilets *et al.*, 2001; Brown, 1999; Savalli & Fox, 1998; Peláez-Del Hierro *et al.*, 1997; Eberhard, 1996, 1994; Carranza, 1994).

Como se pudo notar, todas las subunidades del comportamiento de cortejo observadas en este estudio, son señales de contacto entre los miembros de la pareja. Sin embargo, las subunidades Tan, Tcp, Mab, Tca y Tab se caracterizan por producir alguna señal vibratoria (estímulo), puesto que se produjeron después de conformarse las parejas y se efectuaron sobre el cuerpo de la hembra, utilizando partes del cuerpo del macho para producir una respuesta. Según Brown (1999), las señales vibratorias como los toques con las patas, observadas en muchos insectos, juegan un rol muy importante durante el cortejo luego de que las parejas se hayan conformado. No obstante, el estudio de este tipo de señales es aún pobre y requiere de muchas más investigaciones que permitan dar respuesta al porqué de esos comportamientos. Además, el despliegue de estas señales es muy común en especies de insectos nocturnos, como *Naupactus* sp., por lo que no hay necesidad de desarrollar estructuras morfológicas extravagantes para llamar la atención, puesto que no son detectadas en la oscuridad (Peschke, 1977)

Las subunidades establecidas para el comportamiento de cópula de esta plaga fueron: Evaginación del edeago (Ee), Toques con el edeago al final del abdomen de la hembra (Tea) y la cópula como tal, la cual se refiere a la intromisión del edeago en el orificio genital de la hembra. Sin embargo, para algunos autores como Barrows & Gordh (1978), las subunidades del comportamiento de la copula no incluyen a la cópula como tal, si no a todas las actividades que se dan durante la intromisión del edeago, ya sean exclusivas o no de esta subunidad comportamental. En nuestro estudio, la cópula se determina como una subunidad comportamental exclusiva de la unidad de copula, por el hecho de presentarse en las 19 parejas de *Naupactus* sp. y ser la actividad central de los eventos de cópula, además de estar acompañada solo de movimientos antenales y algunas otras pocas actividades no exclusivas de la cópula.

Las subunidades pertenecientes a la unidad comportamental de la cópula en este estudio fueron exclusivas de la cópula, por el hecho de que en todas se observó al edeago (parte reproductiva de macho) como una estructura principal de esta actividad, lo cual indicaba que estos eventos se referían con mayor precisión a la cópula y no a una actividad meramente de cortejo. Además, en algunas parejas se observó que la cópula se detuvo y el macho extrajo del orificio genital de la hembra el edeago, produciendo después toques con este al final del abdomen de la hembra (Tea) y finalmente volvía a introducirlo en el orificio.

En los Coleópteros es común observar que el macho, luego de realizar su cortejo y de ubicarse sobre la hembra, extiende primero su edeago, exhibiéndolo para luego introducirlo en la apertura genital de la hembra y efectuarse la cópula, la cual puede prolongarse por varias horas. Sin embargo la hembra es la encargada de permitir la entrada del edeago al complejo de su *bursa copulatrix* para que ocurra la cópula y luego de que esta finaliza, el macho puede o no copular otras veces con la hembra (Radtke & Rutowski, 2002). Similar ocurrió en nuestro estudio y las 19 hembras aceptaron copular con los 19 machos que se escogieron como parejas para ellas. No obstante la duración de las cópulas no sobrepasó los 1740 segundos (pareja 4) y no se efectuaron nuevos encuentros entre ellos.

Según Radtke & Rutowski (2002); Tallamy (2001) y Ryan (1998), el tiempo de cópula puede indicar la cantidad de esperma transferido a la hembra, lo cual explica que el poco tiempo que los machos de *Naupactus* sp. emplearon en esta actividad fue suficiente para dejar una cantidad considerable de esperma para la producción de huevos. Adicionalmente, la ausencia de competencia entre machos evita la prolongación de la cópula en los machos, puesto que no existe el riesgo de que lleguen otros machos y desplacen el esperma que él ya depositó en la hembra (Aguilar-Cordoba, 2002; Campbell, 2001; Santolamazza & Cordero, 1998; Eberhard, 1996).

Todas las hembras observadas en este estudio presentaron un solo evento de cópula con su pareja, lo cual podría explicar que estas no requieren de múltiples cópulas para obtener beneficios directos para su descendencia, como reducir el infanticidio, obtener nutrientes a partir del espermatozoido del macho para sus huevos o asegurar el cuidado parental; ni tampoco un incremento en su variabilidad genética (Liewlaksaneeyanawin *et al.*, 2003). Aunque este comportamiento no se presenta en las poblaciones de *Naupactus* sp. encontradas en el departamento de Nariño (observación personal), nuestros resultados podrían estar afectados por las condiciones de laboratorio a las que se sometieron los insectos, por lo tanto las respuestas a estos eventos solo se logran a través de estudios posteriores, posiblemente más prolongados y en condiciones naturales o más similares a las dadas en el hábitat de la plaga.

Teniendo en cuenta que aún no se ha establecido a que especie de *Naupactus* pertenecen nuestros ejemplares, es posible que no sea la misma encontrada en el departamento de Nariño, debido a las diferencias morfológicas y comportamentales observadas. Tal es el caso del mayor tamaño corporal en los dos sexos, las líneas blancas sobre los élitros y las prolongadas y repetidas cópulas presentes en las poblaciones de Nariño.

Según Drnevich (2003), los estudios sobre el comportamiento sexual en el laboratorio podrían crear situaciones muy diferentes a las que ocurren realmente en la naturaleza, como es el caso de los pocos apareamientos de una hembra o la utilización no al azar del esperma proveniente del macho. Esto genera problemas al momento de analizar los comportamientos, puesto que no recrea las situaciones típicas y podría mostrar conclusiones erróneas.

Otro factor que pudo afectar el comportamiento sexual del insecto fue la presencia del hongo entomopatógeno *Beuveria bassiana*, por que es común observar individuos con presencia de parásitos o enfermedades, que no resultan atractivos para sus opuestos y los apareamientos pueden verse afectados por tal razón. Además, los caracteres o actividades sexuales actúan como indicadores honestos de la calidad total y resistencia del individuo, por lo tanto si se ven perturbados por algún patógeno, los eventos reproductivos pueden disminuirse (Worden *et al.*, 2000).

La apariencia física de los miembros de la pareja, especialmente los machos que son los que realizan el cortejo, resulta muy importante para las hembras al momento de elegir cópula con ellos; por que estas características ejercen efectos directos en la fecundidad de la hembra (Ryan, 1998; Pape, 1993). Es por esto que los daños ocasionados por el hongo sobre los individuos de *Naupactus* sp. pudieron reflejar aspectos no saludables y poco atractivos para la reproducción. Adicionalmente, las condiciones ambientales del laboratorio (humedad, temperatura, calidad y cantidad de alimento disponible), favorecieron el desarrollo de *Beuveria bassiana* en algunos adultos y el estrés en las parejas.

Es común observar en diferentes especies de coleópteros una diversidad de subunidades comportamentales, haciendo parte de conductas sexuales como en el cortejo, cópula y post cópula. Estas pueden considerarse como estrategias para encontrar pareja y dejar descendencia, diferentes a la señales químicas (feromonas) y pueden funcionar a nivel de respuesta en la pareja de manera similar (Jonsson *et al.*, 2003). Como se observó en las 19 parejas, las subunidades comportamentales sexuales que hacían parte del cortejo y cópula, establecidas a partir de las actividades de los individuos, jugaron un rol muy importante en el desencadenamiento de la cópula y posteriormente de la postcópula, especialmente de la postura. Por lo tanto, este conjunto de actividades de contacto físico entre machos y hembras de *Naupactus* sp. es la clave y principal herramienta para la elección de pareja. Sin embargo, aún deben realizarse estudios acerca de la posibilidad de encontrar sustancias químicas producidas por estos insectos, que estan involucradas en los eventos sexuales (feromonas), para así sustentar lo anteriormente expresado;

puesto que en la actualidad para el conocimiento de esta se requieren estudios profundos en esta dirección.

Para la especie evaluada, luego de efectuarse la cópula, los machos bajaron del dorso de la hembra sin permanecer por más de unos segundos sobre ella (Anexos 1-19) y continuaron con otras actividades diferentes a las sexuales, es decir que no presentaron ningún comportamiento post cópula relacionado con la reproducción. Por el contrario las hembras invirtieron mucho de su tiempo en actividades como Búsqueda del lugar de oviposición (Blo), Oviposición (Ov) y Cuidado de posturas (Cp). Este comportamiento es de tipo uniparental de la hembra y es conocido en algunos insectos. (Peláez del Hierro *et al.*, 2002).

De acuerdo con Gomedio (1994), cuando las hembras presentan un nivel de inversión mayor que los machos, luego de la reproducción, mayor es la asimetría entre los niveles de inversión parental de los dos. Esto significa que para las hembras existe una sola limitante para su reproducción que no tiene relación con la cantidad de machos sino con la disponibilidad de alimento para las crías. En nuestro estudio se notan las diferencias en los niveles de cuidado parental, puesto que son las hembras las únicas encargadas de buscar el sitio donde dejar sus posturas y cuidar por diferentes periodos de tiempo los huevos que podrían destruir otras hembras o machos. Sin embargo, estas hembras no cuidan a los huevos durante todo el tiempo que duran en este estado, lo cual indica que el esfuerzo o inversión en el cuidado por parte de la hembra no es mucho, pudiéndose explicar como un comportamiento normal por que las hembras dejan gran cantidad de huevos.

Por otro lado, existen factores que explican los diferentes casos de cuidado parental observados en la naturaleza. Tal es el caso de las limitaciones fisiológicas de uno de los sexos o los ciclos de vida, además de los factores ecológicos que determinan los costos y beneficios del cuidado de las crías para cada miembro de la pareja. Lo cual indica que el que se de un tipo de cuidado parental es por que con ello cada sexo intenta maximizar su éxito reproductivo, ya sea a costa de los intereses reproductivos del otro sexo, desarrollando un conflicto entre estos (Watson *et al.*, 1998;Gomedio, 1994). En nuestro caso, el que las hembras sean el único sexo que invierte en el cuidado parental indica

que es la manera más adecuada para que tanto machos como hembras de *Naupactus* sp., no vean afectado su éxito reproductivo y para que se incremente la eficacia de la descendencia (Peláez- Del Hierro, 2002).

Los registros de cópula tomados a las 19 parejas indican que estas solo cópula una vez, no indicando así que los insectos estuvieran enfermos, puesto que sus movimientos eran energicos y durante las observaciones no se presenciaron esporas del hongo. Sin embargo, como se había explicado anteriormente, los comportamientos pudieron estar influenciados por las condiciones en las que se mantuvieron los individuos y probablemente no sean iguales en su hábitat natural. Por esta razón los comportamientos poscópula podrían no concordar con los ya establecidos, de acuerdo con el número de parejas que una hembra o macho posean. Según Gomedio (1994), el tipo de cuidado de las crías depende de si el macho cópula con más de una hembra (cuidado de la hembra con ayuda parcial del macho), cópula con una sola hembra (cuidado totalmente biparental) o si la hembras copulan con mas de un macho (Cuidado de la hembra y cuidado total de los machos). En el caso de *Naupactus* sp., no hubo cuidado biparental, a pesar de que la hembra copuló con un solo macho. No obstante, el hecho de que las parejas estuvieran aisladas pudo evitar observar otro tipo de comportamiento. Claro que las tres parejas que permanecieron en el mismo lugar (acuario grande) se comportaron de la misma manera que las que estuvieron aisladas. De tal forma que se mantiene la hipótesis en donde las condiciones del medio influyeron de manera importante en el tipo de comportamiento que se dio.

Todos los comportamientos sexuales registrados a las parejas de esta especie, muestran que existe un comportamiento repetido. Además, el tiempo empleado para el estudio manifiesta que fue suficiente para alcanzar a registrar todos los comportamientos sexuales de la plaga. Esto se complementa con los datos de la tabla 1, donde se observa que la cobertura de la muestra esta completa y que existen pocos actos comportamentales raros.

8.2. Análisis de los registros del comportamiento sexual tomados a las parejas de *Naupactus* sp.

El tiempo empleado para cada subunidad comportamental por las parejas fue diferente, tal es el caso del cuidado de posturas (Cp) que fue la subunidad con mayor tiempo empleado por las hembras, seguido de la subunidad Búsqueda del lugar de oviposición (Blo), mientras que la subunidad Toque con el abdomen del macho al abdomen de la hembra (Tab), presentó el menor tiempo. Es posible que el cuidado de las posturas y la búsqueda del lugar de oviposición sean muy importantes para asegurar la sobrevivencia de la progenie y por ello la hembra emplea mucho de su tiempo, comparado con las demás actividades realizadas por ella, en evitar que otras hembras o machos diferentes al que le donó esperma traten de destruir los huevos. Por ello trata de realizar posturas en sustratos que proporcionen refugio a los huevos, como raíces de pasturas o terrones y permanece en estos lugares por algún tiempo (Valenzuela & Castillo, 1984). Gomedio (1994) y Peláez-Del Hierro (2002) indican que el que una hembra permanezca cuidando a sus crías es por que esta se verá beneficiada, a pesar de que el costo de tal acto sea alto, es decir que para las hembras de *Naupactus* sp. la mejor estrategia para asegurar su descendencia es cuidar sus huevos, debido a que los machos desertan y no se involucran en ninguna actividad del cuidado parental.

El poco tiempo empleado por los machos de esta plaga en el comportamiento Toque con el abdomen del macho al abdomen de la hembra (Tab), se debe a que fue una actividad observada en muy pocas parejas y posiblemente a que no es un comportamiento que requiera de mucho tiempo para que se genere una respuesta en la hembra. Además, puede no ser fundamental para que se desencadene la cópula, puesto que en las parejas donde no se presentó este comportamiento, si se observaron cópulas. Es posible que esta actividad y todas aquellas que presentaron tiempos muy bajos, estén afectadas por las condiciones del ambiente en que se realizaron las observaciones, puesto que las naturales de *Naupactus* sp. indican otras temperaturas y condiciones alimenticias (Canchala, 1991). Al no conocer estos comportamientos en condiciones naturales, no es posible aceptar que los datos aquí registrados sean los más comunes y exactos ni

tampoco que sean datos erróneos, por lo cual deben registrarse estos datos para hacer las respectivas comparaciones.

En cuanto a los registros de tiempo para los diferentes comportamientos observados en las parejas del insecto, se puede observar que existe una variación de pareja en pareja para algunos de ellos, especialmente en el caso del Movimiento antenal (Ma). Esto puede relacionarse con el hecho que no hay un patrón establecido de tiempo para realizar esta actividad y que posteriormente se produzca cópula, por que como en el caso anterior, siempre que se realizó este comportamiento se presentó una cópula.

A pesar de que los insectos se encontraban en condiciones de temperatura y humedad controladas, las diferencias en el tiempo utilizadas para todos los comportamientos sexuales son notables, lo cual podría indicar que en condiciones más heterogéneas como el hábitat normal del insecto, estas diferencias podrían ser mayores y no afectarían el proceso de cópula, como ocurrió en el experimento. Esto significa que el tiempo empleado para cualquier actividad sexual no esta dentro de un límite y su aumento o disminución no afectaría las demás actividades sexuales.

Las frecuencias de ocurrencia de los comportamientos entre si son diferentes, lo cual indica que esta plaga realiza una actividad un número de veces diferente al de otra actividad y que la división de los comportamientos observados en las subunidades respectivas fue clave para observar las diferencias entre ellas. Además las frecuencias de ocurrencia de los comportamientos Ma, Tan, Tcp, Mab y Tea en las 19 parejas de *Naupactus* sp. son diferentes con solo observar la tabla 3.

Los datos de frecuencia muestran que la subunidad Ma presentó los valores más altos en todas las parejas, lo cual puede estar relacionado con la gran importancia que denota este comportamiento con relación al cortejo y posterior respuesta de la hembra, conllevando a la cópula. Para Valenzuela & Castillo (1984), existen comportamientos o actos que se presentan siempre y que indican ser importantes para que se den otros, como ocurre con el Movimiento antenal en *Naupactus* sp., puesto que se observó en todas las parejas a pesar de que las frecuencias entre estas fueran diferentes.

La diferencia de las frecuencias de este comportamiento en las parejas, puede estar relacionada con que en la naturaleza este comportamiento no sea muy estable (por la heterogeneidad de las condiciones y la fluctuación del ambiente) y que a pesar de su variación, permanece en la población puesto que las hembras reciben esta señal y responden a ella aceptando cópular con los machos; es decir que no se presenta de manera constante en los individuos de la población, debido a que en condiciones más homogéneas como las presentes en el laboratorio este comportamiento no fue constante como otros (Ama, M, Ee, C, Blo, Rm, Ov y Cp), los cuales podrían serlo en condiciones naturales. No obstante y como se ha dicho a lo largo de este estudio, sería importante efectuar estudios en condiciones más similares a las naturales para realizar comparaciones de los datos aquí obtenidos.

La pareja 10 presentó las diferencias más notorias frente a las demás, debido a que su valor de frecuencia (645) fue el más bajo, posiblemente por que los individuos de la pareja podrían estar siendo afectados por acciones del hongo entomopatógeno que apareció sobre sus cuerpos días después de terminar las observaciones. Además se puede observar en la tabla 2 que las frecuencias para las demás subunidades comportamentales son igualmente bajas para esta pareja. Worden *et al.* (2000), explica que los patógenos que afectan a un organismo, repercuten en su apariencia física, en su bienestar y en las actividades que este realice, sustentando lo anteriormente señalado.

Las diferencias de frecuencia para los comportamientos Tan, Tcp, Mab y Tea en las parejas del insecto, pueden también estar explicadas por lo poco constantes que podrían ser en condiciones naturales. Para la subunidad Tan se observaron diferencias notorias entre la pareja 17 y el resto, por que su frecuencia fue la más alta (81), al igual que la de la pareja 1 (81). Para la subunidad Tcp la diferencia de frecuencia mas notoria se observó entre la pareja 9 y las demás, puesto que su valor fue el más alto (100) comparada con el resto de parejas que tenia valores inferiores a 54.

La subunidad Mab no presentó grandes diferencias entre las frecuencias de las parejas, , debido a que hay un numero determinado de parejas (3,4,6,15,18) cuyo valor oscila entre 1 y 3. No obstante en las parejas 11 y 12 la diferencia es notoria y puede deberse a

la acción del hongo o a las condiciones ambientales a las que estuvieron sometidas las parejas, generando cambios a nivel fisiológico de los individuos y produciendo una respuesta diferente a la de las demás parejas. También pudo estar relacionado con el periodo de madurez de estos organismos, pues cuanto más adultos están, menor es el tiempo de vida y más pocas son las energías disponibles para ciertas actividades (Klinger, 2003).

Al igual que para la subunidad comportamental anterior, Tea no presentó diferencias notables entre los valores de frecuencia para la mayoría de parejas, pero la pareja 7 presentó una frecuencia de 12, siendo este valor muy alto comparado con los de otras parejas. Las demás presentaron valores entre 1 y 3. La diferencia de la frecuencia de la pareja 7 puede explicarse también por las condiciones ambientales a las que estuvieron sometidos los miembros de esta pareja.

Los valores de frecuencia para la cópula (C), Retirada del macho (Rm), Oviposición (Ov) y Cuidado de posturas (Cp) fue 1 en todas las parejas del insecto (Tabla 3), lo cual indica que los miembros de cada pareja solo presentaron un evento de cópula y las hembras ovipositaron una vez. Este comportamiento no concuerda con lo observado en parejas de poblaciones de *Naupactus* sp de Nariño, puesto que estas realizan varias copulas por pareja (observación personal) y de acuerdo con Canchala (1991) las hembras ovipositan varias veces. El que ellas ovipositen más de una vez, puede estar relacionado con efectos de almacenamiento de esperma, obtenido de cópulas anteriores y no solo de efectos de múltiples cópulas. Sin embargo las hembras observadas en este estudio posiblemente no habían copulado con ningún otro macho antes del elegido como pareja y por ello las posturas solo fueron las de su pareja (Eberhard, 1996).

Así que las parejas de este estudio no presentaron comportamientos similares a los de las poblaciones de Nariño, lo cual podría ser motivo además de las diferencias morfológicas para pensar en especies diferentes cuyos comportamientos se diferencian notoriamente.

Los datos de la frecuencia relativa de cada subunidad comportamental, muestran que sus valores corresponden a los segmentos conductuales que han sido clasificados dentro de la misma, así que la subunidad Ma es la que mayor número de segmentos conductuales presenta. Sin embargo estos datos permitieron determinar la frecuencia relativa acumulada para cada subunidad comportamental y con esto realizar la gráfica de entropía del comportamiento sexual de *Naupactus* sp.. Esta gráfica (Figura 15) muestra la estereotopía o redundancia del catalogo conductual observado en las parejas, es decir el grado de rigidez de este o en otras palabras la diferencia entre la máxima información posible y la información real que presenta el catalogo (Quera-Jordana, 1997).

Como se observa en la figura 15, la gráfica presenta un crecimiento negativamente acelerado y debido a que nuestro catalogo conductual presenta mucha diversidad (número de subunidades comportamentales observadas) la curva tiende a ser una recta. Para Quera-Jordana (1997) el hecho de que la gráfica tienda a ser una recta, es por que el catalogo conductual presenta casi la información máxima que un catalogo podría contener, así que nuestro catalogo es lo suficientemente robusto y muestra los comportamientos sexuales posibles en *Naupactus* sp.. Esto puede estar relacionado con el tiempo empleado para la observación de las parejas, lo cual es fundamental para cumplir con el objetivo de determinar los comportamientos presentes en un grupo de animales (Quera-Jordana, 1997).

Las tablas 5 y 6 muestran las frecuencias de transición y las frecuencias relativas de transición entre subunidades comportamentales. Se observa que Ma fue la subunidad que siempre se presentó antes y después de cualquiera de las restantes subunidades. De acuerdo con esto se confirma que el Movimiento antenal es un comportamiento de cortejo importante para que se efectúen los demás comportamientos que conllevan a la cópula, es decir que es como un tipo de señal que genera una respuesta en el otro miembro de la pareja y podría pensarse que entre mayor son los movimientos antenales, mayor podría ser el tiempo de cópula de la pareja (Valenzuela & Castillo, 1984). Esto concuerda con lo observado en la pareja 4, por que el tiempo de cópula fue el mayor al igual que el tiempo empleado para el movimiento antenal.

Los valores de transición bajos, es decir de 1, se pueden explicar por que posiblemente no es común encontrar en condiciones naturales esta relación y mucho menos en lugares donde las condiciones están mas controladas como el laboratorio, además estas transiciones pueden no ser significativas o muy importantes para el comportamiento sexual de la plaga. Esto quiere decir, en este caso, que no necesariamente para que se efectúe un comportamiento se debe presentar antes uno en particular, como ocurre con las transiciones Ma-Tcp, M-Tca, Tcp-Tab, Tca-Ma y Tca-Ee.

Con los datos sobre las frecuencias de transición se elaboró el etograma del comportamiento sexual de *Naupactus* sp. De acuerdo con Quera-Jordana (1997) un etograma corresponde al conjunto de todas las subunidades de conducta posibles en un organismo en su entorno natural. Sin embargo este estudio se efectúo bajo condiciones controladas (laboratorio) y las conductas observadas solo podrían hablar de lo que realmente ocurre bajo estas condiciones, pudiendo explicar tal vez lo que pasa en la naturaleza. No obstante este estudio contó con algunos problemas como el daño que ocasionó el hongo *Beuveria bassiana* a los individuos y las diferencias en las condiciones de temperatura manejadas, comparadas con la temperatura del hábitat natural del insecto, pudiendo generar datos erróneos o simplemente datos muy diferentes a los que podría contener un etograma realizado en el medio natural de la plaga.

El etograma muestra que las transiciones con mayor porcentaje (70-100%) son Blo-Ov y Ov-Cp es decir que la frecuencia en la que primero se presenta la subunidad Blo y luego Ov es alta (100%), ocurriendo lo mismo con la transición Ov-Cp. Mientras que las transiciones con menor porcentaje (0-1%) son Ma-Tca, lo cual indica que la frecuencia en la que primero ocurre Ma y luego Tca es baja (0,568%). La mayoría de transiciones entre las subunidades comportamentales oscilan en la categoría 40-50%, indicando que existe una proporción media que relaciona en cuanto a frecuencia a casi todas las subunidades del comportamiento sexual del insecto. En otras palabras existe una mediana interacción entre subunidades.

El etograma demuestra una vez mas que el comportamiento Movimiento antenal (Ma) ocurre antes y después de casi todas las demás subunidades registradas. Además, que el comportamiento cuidado de posturas (Cp) esta precedido de pocas subunidades y no antecede a ninguna relacionada con el comportamiento sexual, es decir que es el final del catalogo conductual del comportamiento sexual de *Naupactus* sp. También muestra que la frecuencia de transición mas alta esta en Ov-Cp, indicando que siempre luego de ovipositar los huevos, la hembra cuida sus posturas y no realiza ninguna otra actividad sexual diferente de Cp.

8.3. Muerte de inmaduros y adultos de *Naupactus* sp.

Los individuos de *Naupactus* sp. colectados en estado inmaduro no completaron su ciclo de vida y los pocos adultos obtenidos a partir de estos fueron generalmente débiles, se alimentaron poco y su proceso de melanización no terminó. Debido a que antes de que esto ocurriera los individuos murieron.

La debilidad y muerte en todos los estados del insecto puede estar asociada a factores como las condiciones presentes en los terrarios y recipientes plásticos donde fueron ubicados, puesto que la temperatura manejada al interior del laboratorio (18-20 °C) es mayor que la presente en el hábitat de estos individuos (9-12 °C), lo cual podría haber generado problemas en su proceso de desarrollo impidiendo que se dieran las condiciones optimas para ello (observación personal). Es común observar ambientes sujetos a muchos cambios y a sus organismos entrar en una etapa de estrés, ya sea por el cambio climático o por influencia de otros animales. Lo mismo ocurre cuando los organismos son sometidos a estudios experimentales donde se producen cambios bruscos como bajas o muy altas temperaturas, falta de alimento, entre otros; generando variaciones en la tasa metabólica del sistema de cada organismo y por lo tanto en las respuestas fisiológicas y comportamentales del mismo (Djawdan *et al.*, 1997).

Algunos autores como Matthiesen & Shackleton (2000) indican que temperaturas iguales o superiores a los 26°C disminuyen la sobrevivencia de las larvas de *Naupactus leucoloma*, especialmente cuando varia de manera constante. Lo cual podría explicar

por que muchas de las larvas de *Naupactus* sp. colectadas en este estudio no completaron su estadio, pues a pesar de que la temperatura promedio fue de 20°C hubo ocasiones donde esta se elevó hasta casi 28°C por factores ambientales y no fue posible disminuirla.

Además de la temperatura, el suelo utilizado fue colectado de los propios cultivos donde se obtuvieron los inmaduros, solo que este hacía parte de la capa superficial (20-30 cm de profundidad) y no de las profundidades (mas de 1 m), por que resultaba dispendioso. Cada semana las plantas eran fumigadas con un insecticida piretroide, cuyo componente activo es la Ciflutrina, por lo que el suelo permanecía impregnado de tales sustancias quedando aquí por un tiempo y pudiendo afectar la asimilación de nutrientes a los inmaduros de esta plaga y generar su muerte.

De acuerdo con la FAO (1996), La formula química de la Ciflutrina es (RS)-I-ciano-4-fluoro-3-fenoxibenzil(1RS)-cis-trans-3-(2,2-diclorovinil)-2dimetilciclopropanocarboxilasa y como se puede observar, contiene sustancias metanólicas que se caracterizan por no degradarse fácilmente en el suelo y por ser muy tóxicos para las larvas de *Naupactus leucoloma*, impidiendo el crecimiento de los microorganismos del suelo los cuales hacen parte del hábitat del insecto (Matthiessen *et al*, 2004).

Es importante mencionar que los compuestos piretroides como la Ciflutrina, con la que fue tratado el cultivo, son sustancias químicas manufacturadas generalmente mucho más tóxicas que las piretrinas por lo que se emplean comúnmente en la elaboración de los insecticidas. Sin embargo, son sustancias que permanecen por largo rato en el ambiente y pueden causar problemas a la fauna que se encuentre en él y muchas enfermedades al hombre, cuando este consume alimentos tratados con este tipo de insecticida (ATSDR, 2003; FAO, 1996). De acuerdo con lo dicho anteriormente, el efecto de este compuesto sobre las larvas y pupas de *Naupactus* sp. pudo ser uno de los factores desencadenantes de las muertes de los inmaduros del experimento, junto con los factores ambientales mencionados, debido a que su acción conjunta pudo generar mucho estrés a los insectos, además de la toxicidad producida por el insecticida aplicado en un principio por los dueños del cultivo donde se colectaron estos.

La muerte del 80% de los adultos colectados la noche del 19 de mayo de 2005 se presentó paulatinamente 30 días después de esta y fue ocasionada por la presencia de un hongo entomopatógeno (*Beuveria bassiana*), que invadió el cuerpo de los individuos e impidió que estos completaran su ciclo de vida. Este hongo se caracteriza por causar la enfermedad de la muscardina blanca, debido a que exhibe una apariencia de polvo blanco (hifas) sobre el hospedero luego de que este haya muerto y crece bajo condiciones de temperatura entre los 23 y 25°C y a una humedad del 92%. Es por esto y por su amplio rango que es empleado en la agricultura como controlador biológico de plagas (Klingler, 2003; Throne and Lord, 2001; Lynch & Thomas, 2000).

Por información directa de algunos productores de papa de la zona de estudio, se conoce del manejo de *Beuveria bassiana* como controlador de plagas y es por ello que se explica la presencia del hongo en el suelo de la finca el Jazmín. Debido a que sus conidios pueden viajar con facilidad a otros lugares diferentes a los de su aplicación, con ayuda del viento y otros elementos es posible que en muchos lugares de la vereda su presencia esté afectando a muchos insectos. Sin embargo por las condiciones de estrés a las que estuvieron sometidos los individuos del laboratorio, es posible que aumentara su sensibilidad al patógeno, el cual debió haber viajado en el suelo colectado para el experimento.

Una de las condiciones de estrés pudo ser la calidad del alimento que se les proporcionaba, pues no era exactamente igual a la que presentan las plantas en su ambiente natural. Por que para alimentar a los adultos era necesario retirar las plantas del campo y llevarlas al laboratorio para refrigerarlas y así asegurar su mayor duración, puesto que los viajes hasta el lugar de colecta del alimento solo podían hacerse una vez cada semana o a veces una vez cada dos semanas. Otro factor de estrés como ya se indicó anteriormente, fue la temperatura del área de experimentación, la cual no fue la misma que la del cultivo de papa, pudiendo aumentar la susceptibilidad de *Naupactus* sp. al ataque por el hongo.

Según Klinger (2003), el control y debido manejo de estos dos factores es importante para que el hongo afecte al insecto y genere mortalidad en él. Es por esto que la temperatura y humedad utilizadas para el experimento generaron condiciones adecuadas para que el hongo pudiera desarrollarse y afectara a los insectos, pues se encontraba en los rangos óptimos para que crezcan los conidios de *Beuveria bassiana* y así se produjera un efecto letal.

9. CONCLUSIONES

- Las actividades Ama, Ma, M, Ee, C, Blo, Ov son las subunidades del comportamiento sexual de *Naupactus* sp. más sobresalientes durante la época reproductiva, bajo condiciones controladas.
- Las actividades Tca, Mab y Tab son subunidades del comportamiento sexual de *Naupactus* sp. menos importantes y sobresalientes durante la época reproductiva, bajo condiciones controladas.
- Las observaciones del comportamiento sexual de *Naupactus* sp. realizadas a las 19 parejas indican que la subunidad Movimiento antenal es el principal comportamiento de cortejo.
- Las observaciones del comportamiento sexual de *Naupactus* sp. realizadas a las parejas del insecto, muestran que la subunidad Cuidado de Posturas, es un comportamiento Post cópula importante para asegurar la descendencia.
- Las variaciones en el tiempo y frecuencia observados en las parejas de *Naupactus* sp. para los comportamientos sexuales, evidencian que no son necesarios tiempos ni frecuencias establecidas de estos comportamientos, para que ocurran cópulas.
- Las variaciones en tiempo y frecuencia del comportamiento sexual de la plaga, pueden indicar variaciones en otros comportamientos que podrían explicar su resistencia a los insecticidas, por lo que en la actualidad no se conoce un método de control eficiente.

- El etograma que muestra el catálogo de la conducta sexual de *Naupactus* sp. es una herramienta útil para identificar fácilmente cual es la transición entre comportamientos observados en las parejas del insecto y cuales son los más y menos frecuentes.

10. RECOMENDACIONES

- Realizar otras observaciones, a nivel experimental, con poblaciones de *Naupactus* sp. diferentes a las de Sibaté (Cundinamarca), para comparar los datos del comportamiento sexual de la plaga con los obtenidos en este estudio.
- Realizar estudios de comportamiento sexual de las poblaciones de *Naupactus* sp. ubicadas en Sibaté (Cundinamarca) en condiciones naturales para comparar estos datos con los obtenidos en este estudio.
- Realizar estudios del comportamiento sexual de las poblaciones de *Naupactus* sp. ubicadas en Sibaté (Cundinamarca), aplicando pruebas de paternidad para verificar que la hembra utilice el esperma del macho seleccionado como pareja, para fertilizar sus huevos y no esperma almacenado de copulas anteriores.
- Comparar los resultados obtenidos en el presente experimento con otras morfoespecies (potenciales complejos de especies, reportadas en el país).
- Evaluar potenciales feromonas producidas por las hembras, para atraer a los machos.
- Evaluar si las hembras requieren cópulas para obtener huevos fertilizados, esto con el fin de emplear la técnica del macho estéril, en caso de ser positivo.

11. LITERATURA CITADA

Aditi, P. & Guiyun, Y. 2003. Rapid female multiple mating in red flour beetles *Tribolium castaneum*. Canadian Journal of Zoology 81 (5): 888-896.

Aguilar-Cordoba, A. 2002. Sensory trap as the mechanism of sexual selection in a damselfly genitalic trit (Insecta: Calopterygidae). the American Naturalist. 160 (5): 594-601.

Alcock, J. & Gwynne, D. 1991. Evolution of insect mating systems: the impact of individual selectionist thinking. En: Reproductive behavior of insects. Individual and population (W. J. Bayley & J. Ridsdill-Smith, Eds.). Chapman & Hall, Inglaterra. Pp

Arnquist, G. & Danielsson, I. 1998. Postmating sexual selection: the effects of male body size and recovery period on paternity and egg production rate in a *Water strider*. Behavioral Ecology 10 (4): 358-365

ATSDR. Pyrethrins and Pyrethroids (2003). <http://www.atsdr.ede.gov/es/pyrethrins> and pyrethroids. html. (Consulta: 12 oct.2005).

Bailey, Winston. & Smith, J. 1991. Individual perspectives on insect reproductive behaviour. En: Reproductive behaviour of insects. Individuals and populations. (Ridsdill-Smith Eds.) Chapman and Hall. Inglaterra. Pp 1-9

Barrows, E. M. & Gordh, G. 1978. Sexual behavior in the Japanese beetle, *Popillia japonica*, and comparative notes on sexual behavior of other Scarabs (Coleoptera: Scarabaeidae). Behavioral Biology. Vol 23: 341-354.

Boake, C.R.B, T., Shelly & Kaneshiere, K. 1996. Sexual selection in relation to pest-management strategies. Annual Review of Entomology. 41: 211-229

Boggs, C. L. 1990. A general model of the role of male-donated nutrients in female insects reproduction. *The American Naturalist* 136 (5): 598-617

Borror, T.J. 1989. An introduction to the study of insects. Sixth Edition. Saunders College Publishing. Pp 464-476

Brown, W.D. 1999. Mate choice in tree crickets and their kin. *Annual Review of Entomology* 44: 371-397

Campbell, V. & Fairbairn, D. J. 2001. Prolonged copulation and internal dynamics of sperm transfer in the water strider *Acuarius remigis*. *Canadian Journal Of Zoology* 79 (10): 1801-1812

Canchala, M.B. 1992. Estudios biológicos de *Naupactus* sp (Coleoptera: Curculionidae) nueva plaga en Nariño. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Agrícolas. Universidad de Nariño- Pasto.

Carranza, J. 1994. El ámbito de estudio de la etología. En: *Etología Introducción a la ciencia del comportamiento* (Carranza, J. Ed). Universidad de Extremadura. Madrid, España. 20-24 pp

Carranza, J. 1994. *Introducción a la ciencia del comportamiento*. Universidad de Extremadura. Madrid, España. 20-24 pp

Cordero, A., André, J. A., Cordoba, A. & Utzeri, C. 2004. Postmating sexual selection: allopatric evolution of sperm competition mechanisms and genital morphology in calopterygid damselflies (Insecta: Odonata). *Evolution* 58 (2): 49-359

Cordoba, A. 2002. Sensory trap as mechanism of sexual selection in a damselfly genitalic trait (Insecta: Odonata). *The American Naturalist* 160 (5): 594-601

Daly, H., J. T. Doyen & A. H. Purcell III. 1998. Introduction to insect biology and diversity. Oxford University Press. Nueva York. Estados Unidos. Pg. 132.

Damselfly genitalic trait (Insecta: Odonata). The American Naturalist 160 (5): 594-601

Depickère, S., Fresneau, D. & Deneubourg, J.L. 2004. The influence of red light on the aggregation of two castes of the ant *Lasius niger*. Journal of Insect Physiology 50: 629-635

Djawdan, M., Rose, M. R. & Bradley, T. J. 1997. Does selection for stress resistance lower metabolic rate. Ecology. Vol 78 (3): 828-837

Drnevich, J. 2003. Number of mating males and mating interval affect last-male sperm precedence in *Tenebrio molitor* L. Animal Behavior. Vol 66:349-357

Eberhard, W. G. 1991. Copulatory courtship in insects. Biology Review 66: 1-31

Eberhard, W. G. 1996. Female Control: Sexual selection by cryptic Female choice. Princeton University Press. Nj. Eu. Pp 3- 43

Eberhard, W. G. 1998. Animal genitalia and female choice. Exploring Animal Behavior. Readings from American Scientist. Second Edition. Sherman, P and Alcock, J (Ed). Sinauer Associates, Inc. Sunderland Massachusetts (Eu).

Falach, L. & Shani, A. 2002. Sexual behavior of the *Maladera matrida* male beetle as affected by female cuticular components. IOBC wprs Bulletin Vol. 25: 2629-2624

Fao. 1996. Specifications for plant protection products Cyfluthrin (AGP:CP/337). Food and agriculture organization of the United Nations. Roma. Pp 19.

Gavrilets, S., Arnquist, G. & Friberg, U. 2001. The evolution of female mate choice by sexual conflict. Proc. Royal Society London. Vol 268:531-539.

- Ginzel, M. D & Hanks, L. M. 2003. Contact pheromones as mate recognition cues of four species of longhorned beetles (Coleoptera: Cerambycidae). *Journal of Insect Behavior* 16 (2): 181-187
- Gomendio, M. 2003. Competición espermática. En: *Evolución. La base de la biología.* (M. Soler, Ed.). Proyecto Sur de Ediciones, S.L. España, pp. 261-270
- Gough, N and Brown, J.D. 1991. Development of larvae of the white-fringed weevil, *Graphognathus leucoloma*, in northern Queensland. *Bulletin of Entomological Research* 81: 385-393.
- Hardwick, S & Prestidge, R. 1996. Effects of whiterfringed weevil larval feeding on ryegrass and white clover in the laboratory. 49th Conference proceedings of the New Zealand plant protection Society incorporated. Pg. 244-248
- Jonsson, M., Kindwall, O., Jonsell, M. & Nordlander, G. 2003. Modelling mating success of saproxylic beetles in relation to search behavior, population density and substrate abundance. *Animal behavior*. Vol 65: 1069-1076.
- Kawano, K. 2004. Developmental stability and adaptive variability of male genitalia in sexually dimorphic beetles. *The American Naturalist* 163 (1): 1-15
- King, L. 2003. The evolution of insect mating structures through sexual selection. *Florida Entomologist* 86 (2): 124-133
- Klinger, E. 2003. Susceptibility of adult Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata*) to the fungal entomopathogen *Beuveria bassiana*. Thesis of magister of Science. University of Maine. Pp 109.
- Kotiaho, J. S. 2002. Sexual selection and condition dependence of courtship display in three species of horned dung beetles. *Behavior Ecology* 13: 791-799

Lanteri A.A & Marvaldi A.E.1995. *Graphognathus* Buchanan: a new synonym of *Naupactus* Dejaen and systematics of the *N. leucoloma* species group. Coleopterists Bulletin 49, 206-228

Liewlaksaneeyanawin, C., Ritland, K., Ritland, C. & El-Kassaby, Y. 2002. Experimental analysis of the mating system of the white pine weevil, *Pissodes strobi* (peck) (Coleoptera: Curculionidae). Canadian Journal Zoology. Vol 81: 424-429

Lorch, P. D. 2002. Understanding reversals in the relative strength of sexual Selection on males and females: a role for sperm competition. The American Naturalist 159 (6): 645-657

Lynch, L. D. & Thomas, M. B. 2000. Nontarget effects in the biocontrol of insects whit insects, nematodes and microbial agents: The evidence. Biocontrol News and information. Vol 21 (4): 117-130

Martín- Vivaldí, M. & J. Cabrero. 2003. Selección sexual. En: Evolución. La base de la biología. (M. Soler, Ed.). Proyecto Sur de Ediciones, S.L. España, pp 235-259

Matthiessen, J. N. & Shackleton, M. A. 2000. Advantageous attributes of larval whitefringed weevil, *Naupactus leucoloma* (Coleoptera: Curculionidae) for bioassaying soil fumigants, and responses to pure and plant-derives isothiocyanates. Bulletin of Entomological Research. Vol 90: 349-355.

Matthiessen, J. N., Warton, B. & Shackleton, M. 2004. Enhanced biodegradation reduces the capacity of methan sodium to control soil pest. Australian Journal Of Entomology. Vol 43: 72-76.

Pape, A. 1993. Sexual selection in the Barn Swallow *Hirundo rustica* female tail Ornaments. Evolution 47 (2): 417- 431

Peláez- Del Hierro, F., Sánchez, S. & Gil, C. 1997. Comportamiento sexual y reproductor: Modelos evolutivos y conductuales. En: *Etología: Bases biológicas de la conducta animal y humana*. (Peláez del hierro & Veá, Ed). Ediciones pirámide. Madrid. España. Pp 221-258.

Peláez- Del Hierro, F., Sánchez, S. & Gil, C. 2002. Comportamiento sexual y Reproductor. En: *Introducción a la etología. El estudio comparado del comportamiento animal*. Editorial Biblioteca nueva. Madrid (España). Pp 202-205

Peschke, K. 1977. The female sex pheromone of the staphylinid beetle, *Aleochara curtula*. *Journal Insect Physiology*. Vol 24: 197-200.

Polis, G., Barnes, J. D., Seely, M. K., Henschel, J. R. & Enders, M. 1998. Predation as a major cost of reproduction in Namib desert tenebrionid beetles. *Ecology*. Vol 79 (7): 2560-2566

Porras, P. D. 1999. La papa en Colombia. Desarrollo de una cadena agroalimentaria estratégica. *Revista Papa*. Pp 21

Quera-Jordana, V. 1997. Los métodos observacionales en la etología. En: *Etología. Las bases biológicas de la conducta animal y humana*. Ediciones Pirámide S.A. Madrid, España. Pp 43-83

Rosas, M. 2004. Exportar, ruta de salvación para la producción de papa. *Periódico Agricultura y Ganadería*. Abril 15 de 2004. pp. 1-3

Ryan, M. J. 1998. Sexual selection, receiver biases, and the evolution of sex differences. *Science* 281: 1999-2002

Santolomazza, S. & Cordero, A. 1998. Sperm competition, cryptic female choice and prolonged mating in the *Eucalptus* Snout-Beetle, *Gonipterus scutellatus* (Coleoptera: Curculionidae). *Etología* 6: 33-40

Savalli, U. M. & Fox, C. W. 1998. Sexual selection and the fitness consequences of male body size in the seed beetle *Stator limbatus*. *Animal behavior* 55: 473-483.

Schoroeder, W. J & Beavers, J. B. 1985. Semiochemical and *Diaprepes abbreviatus* (Coleoptera: Curculionidae) Behavior: Implications for survey. *Florida Entomologist* 68 (3): 399-402

Sites RW & Thorvilson HG. 1988. The first records of the whitefringed beetle, *Graphognathus leucoloma*, in New Mexico and Texas. *Florida Entomologist* 71, 657-659.

Tallamy, D. W. 2001. Evolution of exclusive parental care in arthropods. *Annual review of Entomology* 46: 139- 166

Taylor, P.D. & Smith, S. M.1989. Activities and physiological states of male and female *Tabanus sackeni*. *Med. Vet. Entomol.* Vol 3: 203-212

Thornhill, R & Gwynne, D. T. 1998. The Evolution of sexual differences in insects in exploring animal behavior. *Readings for American Scientist*. Second Edition. Sherman, P and Alcock, J (Ed). Sinauer Associates, Inc. Sunderland Massachusetts (EUA). Pg. 184-191

Throne, J. E & Lord, J. C. 2001. Control of Sawtoothed grain beetles (Coleoptera: Silvanidae) in stored oats by using an entomopathogenic fungus in conjunction with seed resistance. *Journal of Economic Entomologist*. Vol 97 (5): 1765-1771

Valenzuela, J. & Castillo, M. L. 1984. El comportamiento de cortejo y cópula en *Heliscus tropicus* (Coleoptera: Passalidae). *Folia entomológica Mexicana* 61:73- 92.

Velez, R. 1985. Plagas agrícolas de impacto económico en Colombia: bionomía y manejo integrado. Editorial Universidad de Antioquia. Pp. 481.

Voss, S. & Poly, W. 2002. First record of a white fringed beetle, *Naupactus leucolema* Boheman, 1980 (Coleoptera: Curculionidae), in Illinois. *Transactions of the Illinois State Academy of Science*. 95 (2):141-142

Watson, P. J., Arnquist, G. & Stallmann, R. R. 1998. Sexual conflict and the energetic costs of mating and mate choice in Water Striders. *The American Naturalist* 151 (1): 46-58

Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology. The new synthesis*. Sixth printing. Harvard College. EUA. Pg 314- 334

Woodruff, R. E. 1985. Citrus weevils in Florida and the West Indies: Preliminary report on systematics, biology and distribution (Coleoptera: Curculionidae). *Florida Entomologist* 68 (3): 370-379

Worden, B. D., Parker, P. G. & Pappas, P. W. 2000. Parasites reduce attractiveness and reproductive success in male grain beetles. *Animal Behavior*. Vol 59: 543-550

Yasui, Y. 1997. A good sperm model can explain the evolution of costly multiple mating by females. *The American Naturalist* 149 (3): 573-584

Zaviezo, T., Grez, A., Donoso, D. 2004. Dinámica temporal de coleópteros asociados a Alfafa. *Ciencia e investigación Agraria* 31 (1):29-38

Zehnder, G.W. 1997. Population dynamics of whiterfringed beetle (Coleoptera: Curculionidae) on sweet potato in Alabama. *Environmental Entomology* 26 (4): 727-735.

Zerda, E.O. 2004. *Comportamiento animal: introducción, métodos y prácticas*. Primera edición. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Sede Bogotá. Pp 398

ANEXOS

Anexo 1. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados a la pareja 1 de Naupactus sp bajo condiciones de laboratorio

M	D	Hora inicio	Hora final	Unidad comportamental	Subunidad comportamental	Observaciones
5	23	19:10:09	19:11:35	Cortejo	Acercamiento de los insectos	Los individuos están a casi 1 cm de distancia realizando movimientos antenales muy repetitivos y evidentes. Este movimiento va de arriba hacia abajo con respecto al suelo. Por minuto el mov antenal es de 55 movimientos.
5	23	19:11:40	19:13:00	Cortejo	Toque a la ♀ con antenas	El ♂ se acerca a ella y la toca con sus antenas, estando los dos frente a frente. La ♀ permanece quieta pero mueve sus antenas. Los toques son 80 en total y los movimientos antenales son
5	23	19:13:22	19:14:01	Cortejo	♂ monta a la ♀	El ♂ se acerca por detrás de la ♀, la toca con sus patas delanteras y luego con las demás montándose sobre ella. El ♂ realiza constantes movimientos antenales(40).
5	23	19:14:02	19:31:08	Cópula	Evaginación del edeago y cópula	El ♂ extrae su edeago y toca el final del abdomen de ella(3 seg), hasta que lo introduce en el orificio genital. Al final retira el edeago y el macho se baja del dorso de la ♀. Bajándose del dorso, gasta 12 segundos. Realiza durante este tiempo 935 mov antenales
5	23	19:31:20	04:04:13	Post cópula	Busqueda de lugar de oviposición	La ♀ se separa del ♂ y camina por hojas de papa durante varias horas hasta que encuentra una hoja enrollada y se queda en su interior hasta el día siguiente. La hoja se encontraba libre de otras posturas
5	24	18:47:56	18:48:10	Post cópula	Oviposición	La ♀ oviposita sobre las raíces de una planta de papa que le ha servido para su alimentación. La cantidad de huevos es de 6 y su color es marfil, son alargados

Anexo 2. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados a la pareja 2 de Naupactus sp bajo condiciones de laboratorio

M	D	Hora inicio	Hora final	Unidad comportamental	Subunidad comportamental	Observaciones
5	24	23:20:11	23:21:43	Cortejo	Acercamiento de los insectos	La ♀ se encuentra sobre la malla del acuario a casi 16mm de distancia y el macho se acerca y realiza movimientos antenales(en total 55mov) que duran todo el tiempo registrado.
5	24	23:21:44	23:21:47	Cortejo	♂ monta a la ♀	El ♂ rodea a la ♀ y sube en su dorso realizando movimientos antenales que duran todo el tiempo (5mov)La ♀ permanece quieta realizando mov antenales y el ♂ golpea con sus patas delanteras los elitros de ella. Realiza 9 golpes o toques
5	24	23:21:48	23:21:55	Cortejo	Evaginación del edeago	El ♂ montado sobre ella evagina 3 veces su edeago, tratando de tocar la punta del abdomen de la ♀(2 toques).Realiza 6 mov antenals en este tiempo
5	24	23:21:56	23:49:05	cópula	Copulación	El ♂ encuentra el orificio genital de la ♀ e introduce su edeago en este, mientras realiza constantes movimientos antenales(1045 mov).El ♂ se retira 4 seg después de la cópula
5	24	23:49:09	02:10:19	Post Cópula	Busqueda de lugar de oviposición	La ♀ se separa del macho y recorre por varias horas el acuario hasta que se ubica sobre unas raíces de falsa poa donde estan ubicadas otras ♀
5	24	02:10:19	02:10:29	Post Cópula	Oviposición	y ya han realizado posturas. Aquí esta ♀ realiza su oviposición extrayendo su ovipositor (10 seg). La postura fue de 5 huevos alargados. Ella permaneció aquí durante 3 días, saliendo hacia los lugares de alimentación.

Anexo 3. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados a la pareja 3 de *Naupactus* sp bajo condiciones de laboratorio.

M	D	Hora inicio	Hora final	Unidad comportamental	Subunidad comportamental	Observaciones
6	1	00:29:52	00:31:11	Cortejo	Acercamiento de los individuos	La ♀ se encuentra sobre las ramas de una planta de papa y el macho sube por entre ellas, acercándose a ella y realizando un movimiento antenal de arriba hacia abajo (alternando la antena derecha y la izquierda)(66mov)
6	1	00:31:14	00:32:01	cortejo	♂ monta a la ♀	El ♂ se dirige hacia la parte lateral del cuerpo de la ♀ y sube en ella realizando toques al dorso con sus patas (20 seg)realiza 18 toques y 59 movimientos antenales que van de arriba abajo
6	1	00:32:02	00:32:15	Cortejo	Movimientos abdominales de el ♂	El ♂ mientras se encuentra sobre la ♀ realiza mov de su abdomen de derecha a izquierda con respecto al abdomen de la ♀. Son 3 movimientos
6	2	00:32:16	00:58:43	Cópula	Evaginación del edeago y cópula	El ♂ evagina su adeago y con este toca el abdomen de la ♀ para encontrar el orificio genital (3 seg)).Cuando lo encuentra introduce el edeago en este y se efectúa la cópula. Realizó durante este tiempo realizó 1430 mov antenales
6	2	00:58:45	03:34:27	Post cópula	Busqueda de lugar de oviposición	La ♀ se separa del ♂ y recorre varias ramas de la planta de papa, palpándolas con sus antenas y patas, se alimenta u poco y al final se ubica sobre un conjunto de raíces de falsa poa donde hay otras ♀. Aquí se queda hasta la noche del mismo día que continúa su actividad alimenticia
6	2	20:35:55	20:36.02	Post Cópula	Oviposición	La hembra se dirige a las raíces de falsa poa y sobre estas deposita un conjunto de huevos amarillentos.

Anexo 4. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados a la pareja 4 de *Naupactus* sp bajo condiciones de laboratorio.

M	D	Hora inicio	Hora final	Unidad comportamental	Subunidad comportamental	Observaciones
6	3	21:35:49	21:36:08	Cortejo	Acercamiento de los insectos	El ♂ se acerca a la ♀ muy despacio, realizando mov antenales y se tocan con sus antenas (8 seg) realizando movimientos repetitivos de arriba hacia abajo con ellas (59 mov). La duración es todo el tiempo de registro del acercamiento. La distancia inicial a la que se encuentran es de 20mm aprox
6	3	21:36:11	21:36:16	Cortejo	♂ monta a la ♀	El ♂ se monta sobre el abdomen de la ♀ y realiza movimientos antenales mientras lo hace (6 mov). Estando aquí mueve hacia abajo y a los lados su abdomen 2 veces, por 1 segundo c/u .
6	3	21:36:16	22:04:44	Cópula	Evaginación del edeago y cópula	El ♂ extrae su edeago y con este palpa 2 veces el final del abdomen de la ♀ (4 seg). Cuando encuentra el orificio genital introduce el edeago y se efectúa la cópula. Durante este evento realiza 1484 mov antenales
6	3	22:04:46	22:04:48	Post cópula	Retirada del ♂	Cuando finaliza la cópula, el ♂ baja del dorso de la ♀ y continúa caminando en busca de alimento. Mientras que la ♀ permanece quieta pero realizando movimientos antenales
6	3	22:04:48	04:45:19	Post cópula	Oviposición	La ♀ luego se mueve y recorre por varias horas el acuario pero no se alimenta. Se ubica sobre un terrón y aquí da varias vueltas, hasta que ubica su abdomen en la parte más basal del terrón para extraer su ovipositor y dejar allí una cantidad de huevos. La oviposición dura 9 segundos

Anexo 5. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados a la pareja 5 de *Naupactus* sp bajo condiciones de laboratorio.

M	D	Hora inicio	Hora final	Unidad comportamental	Subunidad comportamental	Observaciones
6	6	19:49:44	19:51:02	Cortejo	Acercamiento de los insectos	El ♂ se acerca a la ♀ realizando mov antenales y tocándola con sus antenas (6 toques). El total de movimientos antenales es 99
6	6	19:51:04	19:53:00	Cortejo	♂ monta a la ♀	Este se acerca cada vez más y sube a ella por encima de su cabeza y se ubica en el mismo sentido en el que esta se encuentra Además realiza movimientos antenales constantes (163)
6	6	19:53:01	20:08:14	Cópula	Evaginación del edeago y cópula	El ♂ extrae su edeago (4seg) y toca con este el orificio genital de la ♀ Aquí ocurre la cópula y dura algunos minutos. Realiza durante todo el tiempo movimientos antenales, para un total de 896
6	6	20:08:16	02:49:33	Post Cópula	Busqueda de lugar de Oviposición	La ♀ luego de copular y permanecer algunas horas sobre una rama de papa se dirige a una hoja y se queda aquí en su interior hasta el día siguiente
6	7	18:22:58	18:23:09	Post Cópula	Oviposición	La ♀ ya ha salido de la hoja en la que se encontraba refugiada (lugar para descanso) y recorre algunas otras hojas en busca de un lugar donde depositar sus huevos, puesto que no se alimenta a pesar de que las hojas están frescas. Llega a una raíz de pasto, pero al encontrar gran cantidad de posturas aquí, busca otro lugar donde hacerlo. Finalmente llega a una hoja algo marchita y aquí deposita sus 6 huevecillos (11seg).
6	7	18:22:11	12:29:07	Post Cópula	Cuidado de posturas	La ♀ luego de depositar sus huevos, se queda en esta hoja hasta el día siguiente, algo así como vigilando los huevos de otros insectos posteriormente abandona la hoja.

Anexo 6. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados a la pareja 6 de *Naupactus* sp bajo condiciones de laboratorio

M	D	Hora inicio	Hora final	Unidad comportamental	Subunidad comportamental	Observaciones
6	7	22:08:03	22:09:31	Cortejo	Acercamiento de los insectos	La ♀ se encuentra explorando una rama de la planta de papa y moviendo sus antenas. El ♂ la detecta y realiza movimientos antenales constantes que a la vez realiza la hembra (56 mov).
6	7	22:09:32	22:10:00	Cortejo	Toque a la ♀ con antenas	El ♂ al acercarse mas a la ♀ la toca con sus antenas (28 toques).
6	7	22:10:02	22:10:41	Cortejo	♂ monta a la ♀	El ♂ sigue con movimientos antenales (40 mov) y se ubica en la parte trasera de ella, tocando con las antenas y las patas delanteras los elitros de esta. La monta y estando aquí permanece realizando todo el tiempo toques al dorso de ella con sus patas y antenas (38Toques).
6	7	22:10:42	22:10:43	Cópula	Movimientos abdominales de el ♂	El ♂ realiza un movimiento lateral de su abdomen, lo baja hasta encontrarse con el abdomen de la ♀.
6	7	22:10:44	22:30:38	Cópula	Evaginación del eedeago y cópula	El ♂ extrae su eedeago para iniciar la cópula (7seg). Durante este evento la hembra permanece quieta solo realizando cortos movimientos antenales mientras que los del macho son mucho mas prolongados (1100). El ♂ mientras copula con ella continua con los toques al dorso de la hembra con sus patas, especialmente las delanteras (16 toques).
6	7	22:30:39	22:30:43	Post Cópula	Retirada del ♂	Cuando finaliza la cópula, el ♂ baja del dorso de la ♀ y continúa caminando al igual que la ♀. La retirada dura 4 seg.
6	7	22:30:45	02:12:12	Post Cópula	Busqueda de lugar de Oviposición	La ♀ luego de recorrer el acuario por varias horas se ubica sobre un conjunto de raíces de una planta de papa, explorando este lugar para allí depositar sus huevos.
6	8	02:12:13	02:12:22	Post Cópula	Oviposición	La ♀ extrae su ovipositor y coloca sobre las raíces los huevos. Ella permanece en este lugar durante una hora mas(cuidado).

Anexo 7. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados a la pareja 7 de *Naupactus* sp bajo condiciones de laboratorio.

M	D	Hora inicio	Hora final	Unidad comportamental	Subunidad comportamental	Observaciones
6	10	19:25:50	19:27:03	Cortejo	Acercamiento de los insectos	Los dos están a casi 3 cm de distancia realizando movimientos nateales que en total son 100 mov. Se acercan cada vez mas.
6	10	19:27:04	19:28:00	Cortejo	Toque a la ♀ con antenas	En este caso el ♂ toca a la hembra con sus antenas (53) y la♀ lo permite, igualmente realizando movimientos antenales (140).
6	10	19:28:02	19:29:07	Cortejo	♂ monta a la ♀	El ♂ se monta sobre el abdomen de la ♀ desde su parte trasera y realiza movimientos antenales (56). Estando aquí permanece explorando el dorso de la hembra con sus patas y dando vueltas sobre el hasta intentando tocar con su abdomen la cabeza de la♀(28 seg)
6	10	19:29:09	19:49:17	Cópula	Evaginación del edeago y cópula	El ♂ extrae su edeago (7 seg) y con este toca varias veces la última parte abdominal de la ♀, buscando el orificio genital(15 seg).Los toques son 12. Al encontrarlo, introduce el edeago y se efectúa la cópula. Registra 1155 movimientos antenales
6	10	19:49:19	01:05:31	Post Cópula	Busqueda de lugar de oviposición	Al separarse, la♀recorre la parte el suelo del terrario explorando varias raíces de pasto (Falsa poa). Hasta que llega a una de las mas grandes y se queda en esta explorándola pero sin ovipositar.
5	11	01:05:32	01:05:40	Post Cópula	Oviposición	Ella ubica su ovipositor al interior de las raíces y oviposita los huevos esta ♀ al contrario de las demás observadas permanece solo unos cuantos minutos (10) y deja el terrón que solo presentaba 3 hembras.

Anexo 8. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados a la pareja 8 de *Naupactus* sp bajo condiciones de laboratorio.

Pareja 8

M	D	Hora inicio	Hora final	Unidad comportamental	Subunidad comportamental	Observaciones
6	13	18:45:11	18:47:23	Cortejo	Acercamiento de los insectos	La ♀ se encuentra sobre la malla del acuario y el macho se acerca despacio. Los dos realizando siempre movimientos antenales (103), pero sin tocarse la cabeza.
6	13	18:47:27	18:48:00	Cortejo	♂ monta a la ♀	El ♂ se acerca por detrás de la ♀, la toca con sus patas delanteras y luego con las demás montándose sobre ella. El ♂ realiza movimientos antenales todo el tiempo (67).
6	13	18:48:01	19:13:06	Cópula	Evaginación del edeago y cópula	El ♂ extrae su edeago y toca 1 vez el final del abdomen de ella, hasta que lo introduce en el orificio genital (6 seg). Este evagina el edeago 2 veces. Al final retira el edeago y el macho baja del dorso (6 seg). Los movimientos Antenales son constantes (1375)
6	13	19:13:12	23:02:37	Post cópula	Busqueda de lugar de oviposición	La ♀ se separa del ♂ y camina por hojas de papa durante varias horas hasta que encuentra un terrón y se queda sobre este hasta que encuentra el extremo adecuado para dejar sobre el sus huevos
6	13	23:02:39	23:02:44	Post cópula	Oviposición	La ♀ oviposita sobre el terrón y se queda aquí hasta el día siguiente en la mañana (9am aprox)

Anexo 9. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados a la pareja 9 de *Naupactus* sp bajo condiciones de laboratorio.

M	D	Hora inicio	Hora final	Unidad comportamental	Subunidad comportamental	Observaciones
6	23	20:29:52	20:31:10	Cortejo	Acercamiento de los insectos	La ♀ se encuentra moviendo sus antenas, al igual que el ♂, a una distancia entre sí de casi 10 mm. El ♂ se acerca mientras realiza movimientos antenales que en Total fueron 59mov durante todo el tiempo registrado.
6	23	20:31:14	20:31:58	Cortejo	♂ monta a la ♀	El ♂ rodea a la ♀ que trata de moverse hacia adelante pero sube en su dorso realizando movimientos antenales todo el tiempo (48). La ♀ permanece quieta pero igualmente con repetitivos movimientos antenales.
6	23	20:31:59	20:56:41	Cópula	Evaginación del edeago y cópula	El ♂ evagina su edeago 2 veces (9seg) y toca 1 vez el final de abdomen de la ♀ tocando con sus patas anteriores el dorso de ♀ por casi 2 min y 30 seg, los toques son casi 100 en total. Al final retira el edeago y el macho se baja. Los movimientos antenales en total son 1370.
6	23	20:56:48	23:40:47	Post cópula	Busqueda de lugar de oviposición	La ♀ se separa del ♂ y camina por hojas y ramas de papa durante algunas horas hasta llegar a una hoja algo seca, muy grande y se queda sobre esta hasta el siguiente día en la madrugada.
6	23	23:41:00	02:05:00	Post cópula	Oviposición	Al revisar la hoja se observa una postura fresca que debe pertenecer e esta hembra, ya que se encontraba aquí sola. La postura es de 7 huevos

Anexo 10. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados a la pareja 10 de *Naupactus* sp bajo condiciones de laboratorio.

M	D	Hora inicio	Hora final	Unidad comportamental	Subunidad comportamental	Observaciones
6	24	01:49:25	01:51:04	Cortejo	Acercamiento de los insectos	La ♀ se encuentra ubicada sobre una hoja de papa moviendo sus antenas de arriba hacia abajo. Mientras que el ♂ se acerca a ella y al en frente, realiza movimientos antenales mas constantes (78).
6	24	01:51:08	01:51:35	Cortejo	♂ monta a la ♀	El ♂ sube a la ♀ luego de ubicarse en su parte posterior y realiza toques con la punta de su abdomen al abdomen de ella (6 Toques). Todo el tiempo realizan movimientos antenales (30)
6	24	01:51:36	02:09:11	Cópula	Evaginación del edeago y cópula	El ♂ coloca su abdomen sobre el de la ♀ y extrae su edeago para introducirlo en el orificio genital de ella (9seg). La ♀ permanece quieta con muy pocos movimientos antenales, al igual que el macho(537).
6	24	02:09:15	05:13:40	Post Cópula	Busqueda de lugar de oviposición	Al retirarse la ♀ del lugar de la cópula, esta recorre la planta de papa realizando algunas pausas para explorar el lugar, durante casi tres horas. Se baja de la planta y se dirige hacia el suelo del terrario, explorando este con sus antenas y patas, encontrando un terrón donde deposita sus huevos
6	24	05:00:00	05:00:10	Post Cópula	Oviposición	La ♀ ubica su ovipositor sobre la parte superior del terron y se dispone a ovipositar (10 seg). El terrón es grande y la hembra permanece aquí hasta la noche del mismo día en este lugar(8 pm). Sale, se alimenta en este lugar y vuelve a explorar el mismo.

Anexo 11. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados a la pareja 11 de *Naupactus* sp bajo condiciones de laboratorio

M	D	Hora inicio	Hora final	Unidad comportamental	Subunidad comportamental	Observaciones
6	27	21:40:22	21:41:16	Cortejo	Acercamiento de los insectos	Aquí la pareja ya esta cerca y lo que se presenta es un constante movimiento antenal en el cual ocurren 6 toques con las antenas a la cabeza de la ♀ (7 seg). El total de movimientos antenales es de 60
6	27	21:42:00	21:42:56	Cortejo	♂ monta a la ♀	El ♂ deja el toque de la cabeza de la ♀ y se acerca hacia el abdomen de esta para tocar con sus patas delanteras la parte final de los elitros de ella y con ellos lograr subir sobre esta, la cual presenta un tamaño mucho mayor al de él. Hay Movimientos antenales todo el tiempo(55mov).
6	27	21:42:57	22:02:39	Cópula	Evaginación del edeago y cópula	El ♂ mueve suavemente hacia los lados y hacia abajo su abdomen durante casi 30 seg, realizando 25 mov. Luego extrae su edeago (12seg) intentando tocar el orificio genital de la ♀, hasta que lo introduce en este y se efectúa la cópula Durante este proceso el ♂ siempre permanece con su cabeza algo levantada al igual que sus antenas que realizan un movimiento muy repetitivo (1150 mov) La ♀ en algún momento trata de moverse y el macho saca su edeago del orificio genital de la hembra, dejándolo un poco al descubierto (amarillo crema) por 4 Segundos. Sin embargo el ♂ se reacomoda y la cópula continúa. La cópula dura 11 min y 10 seg
6	27	22:02:56	01:50:48	Post Cópula	Busqueda de lugar de oviposición	Al finalizar la cópula la pareja se separa y la ♀ se dirige hacia otra parte de la planta donde recorre varias de las hojas y se ubica en una de ellas. Luego baja al suelo hasta llegar a un conjunto de raíces de una pastura y aquí junto con otras hembras se ubica.
7	28	02:05:08	02:05:17	Post Cópula	Oviposición	La ♀ coloca sus huevos en la parte superior de las raíces (9 seg). Ella permanece aquí durante todo el día sin moverse. En esa noche no sale para otros lugares tan solo la siguiente noche (7 pm) se observa alimentándose de la planta

Anexo 12. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados a la pareja 12 de *Naupactus* sp bajo condiciones de laboratorio.

M	D	Hora inicio	Hora final	Unidad comportamental	Subunidad comportamental	Observaciones
6	30	18:20:34	18:21:10	Cortejo	Acercamiento de los insectos	La pareja se encuentra sobre una hoja de papa y los dos mueven constantemente sus antenas, acercándose mutuamente y logrando tocar las antenas del otro (6) El total de movimientos es 57.
6	30	18:21:20	18:22:00	Cortejo	♂ monta a la ♀	El ♂ se dirige muy despacio hacia la parte lateral del cuerpo de la ♀ y sube en ella realizando toques (10 toques) con sus patas y movimientos antenales. El ♂ mientras se encuentra sobre la ♀ realiza 30mov de su abdomen hacia abajo con respecto a la superficie de apoyo.El total de movimientos antenales es 38
6	30	18:22:01	18:36:21	Cópula	Evaginación del edeago y cópula	El ♂ evagina su adeago y con este 1 vez toca el abdomen de la ♀ para encontrar el orificio genital (10seg).Cuando lo encuentra introduce el edeago en este y se efectúa la cópula.El♂ lo extrae e introduce inmediatamente en algún momento de la cópula. Se realizan 785 mov antenales en total
6	30	18:36:53	00:03:20	Post Cópula	Busqueda de lugar de oviposición	La♀ se separa del ♂ y recorre varias ramas de la planta de papa, palpándolas con sus antenas y patas y se ubica sobre una hoja. Aquí se queda, ya que la hoja esta algo seca y enrollada, pudiéndose refugiar y es un lugar propicio para ubicar posturas.
6	1	00:03:21	00:03:31	Post Cópula	Oviposición	La ♀ ubica su abdomen sobre la parte media de la hoja y deposita aquí sus huevos (10 seg). Ella permanece aquí durante todo el día, pero en la noche (7:30) sale

Anexo 13. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados a la pareja 13 de *Naupactus* sp bajo condiciones de laboratorio

M	D	Hora inicio	Hora final	Unidad comportamental	Subunidad comportamental	Observaciones
7	4	23:53:15	23:54:56	Cortejo	Acercamiento de los insectos	La ♀ se encuentra explorando una rama de la planta de papa y el ♂ la detecta, mientras que los dos realizan movimientos antenales muy repetitivos y se acercan. En total fueron 57 movimientos antenales
7	4	23:55:02	23:55:30	Cortejo	♂ monta a la ♀	El ♂ se sube por encima de la cabeza de la ♀ y ubica su abdomen junto al de ella. Este siempre realiza el movimiento antenal que desde el principio efectúa. En total fueron 5 movimientos.
7	4	23:55:31	00:11:30	Cópula	Evaginación del edeago y cópula	El ♂ ya sobre la ♀ ubica el final de su abdomen con el final del abdomen de ella y evagina el edeago durante 8 segundos, el cual dispone a introducir inmediatamente en el orificio genital de la ♀. Ocurre la cópula sin que la hembra realice muchos movimientos en su cuerpo, pero sí antenales que son en total 1135.
7	4	00:11:35	05:02:24	Post Cópula	Busqueda de lugar de oviposición	La pareja se separa y la hembra luego de caminar por un tiempo en cuenta en el suelo el lugar mas adecuado para dejar allí sus huevos. Sin embargo escoge una de las esquinas del acuario, donde hay pocos individuos para realizar las posturas.
7	5	05:02:25	05:02:33	Post Cópula	Oviposición	La ♀ evagina su ovipositor, el cual ubica en el suelo y coloca allí sus huevecillos.

Anexo 14. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados a la pareja 14 de *Naupactus* sp bajo condiciones de laboratorio

M	D	Hora inicio	Hora final	Unidad comportamental	Subunidad comportamental	Observaciones
7	7	20:20:58	20:22:17	Cortejo	Acercamiento de los insectos	La ♀ se encuentra sobre una hoja moviendo sus antenas y el macho se acerca a ella, también moviendo sus antenas. El acercamiento es algo lento, pero los mov antenales son muy constantes (total 56 mov)
7	7	20:22:22	20:22:33	Cortejo	♂ monta a la ♀	El ♂ mucho mas pequeño que la ♀ se sube en el dorso de esta muy despacio, y estando aquí la toca con sus patas por casi toda la superficie de esta estructura y una parte de la cabeza de ella. Realiza 5 toques y la ♀ solo mueve sus antenas. Total movimientos antenales es 8.
7	7	20:22:34	20:51:23	Cópula	Evaginación del edeago y cópula	El ♂ por su menor tamaño se sujeta con sus patas de la parte final del abdomen de la ♀ e intenta bajar a tocar la punta del abdomen de ella con la suya. Cuando ocurre esto, realiza 4 toques a esta parte del cuerpo de la ♀ y luego de un momento evagina el edeago durante 7 seg. introduciendolo en el orificio genital de ella. La ♀ trata de moverse hacia adelante cuando el ♂ trata de ubicar su abdomen con el de ella; pero él permanece sujeto a esta y se efectúa la cópula. Durante este evento la pareja realiza movimientos antenales repetitivos (1595).
7	7	20:51:30	01:20:15	Post Cópula	Busqueda de lugar de oviposición	La ♀ al separarse del macho recorre las paredes del acuario, algunas ramas de la planta de papa y explora 3 conjuntos de raíces de pasto pero llega a uno muy pequeño y en el se queda recorriéndolo hasta ubicarse en la parte mas basal de este (la parte que da contra el suelo y se refugia aquí. La observación de la oviposición es difícil.
7	8	19:05:43	19:05:57	Post Cópula	Oviposición	Se levantó la raíz y la ♀ aún continuaba en ese lugar pero no se observaron posturas. La ♀ al ser trasladada junto con el ♂ a un acuario de menor tamaño deposita esa noche sus huevos; dejando dos conjuntos de huevos sobre una raíz de pasto similar a la del acuario grande. La postura tarda 11 seg.

Anexo 15. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados a la pareja 15 de *Naupactus* sp bajo condiciones de laboratorio

Pareja 15

M	D	Hora inicio	Hora final	Unidad comportamental	Subunidad comportamental	Observaciones
7	9	21:57:33	21:59:16	Cortejo	Acercamiento de los individuos	La ♀ se encuentra ubicada sobre un terron moviendo sus antenas al igual que el ♂, de arriba hacia abajo. Mientras que el ♂ se acerca, los movimientos antenales son mas fuertes (total 101).
7	9	22:00:00	22:01:02	Cortejo	♂ monta a la ♀	El ♂ rodea a la ♀ que permanece quieta moviendo las antenas, sube en su dorso realizando movimientos antenales (56) y se queda aquí por casi 1 minuto quieto, solo moviendo sus antenas. Después de esto el macho realiza 1 movimiento abdominal que toca los elitros de la hembra. Luego la sujeta con sus patas y coloca su abdomen muy junto al de ella. La diferencia de tamaño entre ellos es poca, sin embargo el macho es un poco mas pequeño.
7	9	22:01:03	22:11:44	Cópula	Evaginación del edeago y cópula	El ♂ extrae su edeago hasta que logra introducirlo en el orificio genital de la ♀ (10 seg), mientras que realiza toques (15) con sus patas al dorso de la ♀. Retira el edeago y el ♂ se aleja del lugar de la cópula; mientras que ella permanece por unos minutos dando vueltas en el lugar y moviendo sus antenas que al igual que el macho realizó durante todo el acto (total 580 mov).
7	9	22:11:52	01:15:36	Post Cópula	Busqueda de lugar de oviposición	La ♀ empieza a caminar por hojas y ramas de papa durante hasta llegar a una hoja muy seca de color café y de tamaño mediano. Se queda sobre esta hasta el siguiente día en la mañana.
7	10	11:24:03		Post Cópula	Oviposición	Al realizar la revisión diaria del alimento para las parejas, se observa a la ♀ en el interior de la hoja y ha depositado sobre esta un conjunto de huevos alargados y amarillentos (7 huevos).

Anexo 16. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados a la pareja 16 de *Naupactus* sp bajo condiciones de laboratorio.

M	D	Hora inicio	Hora final	Unidad comportamental	Subunidad comportamental	Observaciones
7	12	23:32:51	23:33:47	Cortejo	Acercamiento de los insectos	La ♀ y el ♂ se encuentran sobre las ramas de una planta de papa. El ♂ sube a la rama donde se encuentra la hembra y se acerca, estando aquí realiza movimientos antenales (alternando la antena derecha y la izquierda) para un total de 54mov
7	12	23:34:12	23:34:22	Cortejo	♂ monta a la ♀	El ♂ se dirige hacia la parte lateral del cuerpo de la ♀ y sube a su cuerpo realizando 10 toques al dorso con sus patas. Los movimientos antenales son constantes para ambos y se dan antes y después de los toques (8 mov).
7	12	23:34:23	23:58:15	Cópula	Evaginación del edeago y cópula	El ♂ mientras se encuentra sobre la ♀ realiza 10 movimientos de su abdomen en dirección al final del abdomen de la ♀ (40 seg). Estos movimientos son muy evidentes, indicando que el macho no alcanza fácilmente el orificio genital de la ♀ El ♂ evagina su adeago (13 seg) y con este toca 1 vez el abdomen de la ♀ para encontrar el orificio genital. Cuando lo encuentra introduce el edeago y se efectúa la cópula. Hay movimientos antenales, en total 1540.
7	12	23:58:24	04:21:10	Post Cópula	Busqueda de lugar de oviposición	La ♀ se separa del ♂ y recorre varias ramas de la planta de papa tocando las con sus antenas y patas, se alimenta pero finalmente se establece sobre las raíces de un pasto (Falsa poa) donde encuentra otras ♀.
7	12	19:05:00	19:07:00	Post Cópula	Oviposición	Ya sobre las raíces de Phalsapoa deposita dos conjuntos de huevos de cinco cada uno, los cuales presentan coloración amarillenta. La postura dura 18 segundos

Anexo 17. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados a la pareja 17 de *Naupactus* sp bajo condiciones de laboratorio.

M	D	Hora inicio	Hora final	Unidad comportamental	Subunidad comportamental	Observaciones
7	15	20:21:12	20:22:05	Cortejo	Acercamiento de los insectos	Los dos se encuentran realizando movimientos antenales que duran todo el acercamiento y el tiempo que permanecen frente a frente. Los dos se Encuentran ubicados sobre una hoja de papa. Total mov es de 57
7	15	20:22:06	20:23:28	Cortejo	Toque a la ♀ con antenas	El ♂ toca a la hembra con sus antenas y la ♀ permanece quieta solo moviendo sus antenas. Total mov antenal 81.
7	15	20:23:40	20:23:52	Cortejo	♂ monta a la ♀	El ♂ se monta sobre el abdomen de la ♀ desde su parte posterior, al estar arriba permanece moviendo las antenas y dando golpes al dorso de esta con la ayuda de sus patas(4 golpes)durante 1 seg c/u. Los movimientos antenales por parte de los dos es constante (10 mov).
7	15	20:23:53	20:44:31	Cópula	Evaginación del edeago y cópula	El ♂ extrae su edeago (11 seg) y con este toca la última parte abdominal de la ♀, para encontrar el orificio genital . Cuando lo encuentra introduce el edeago, dejando ver su parte mas basal y ocurre la cópula. Los movimientos antenales igualmente son constantes (605)
7	15	20:44:52	22:58:03	Post Cópula	Busqueda de lugar de oviposición	Al separarse, la ♀recorre la parte el suelo del terrario explorando varias raíces de pasto y hojas de papa que están en el lugar. Llega a un aglomera un aglomerado de raíces y se queda aquí explorandola.
7	15	22:58:04	23:58:16	Post Cópula	Oviposición	Ubica su ovipositor al interior de las raíces y oviposita los huevos(12 seg) Esta ♀ al igual que otras ya mencionadas permanece en este lugar hasta El día siguiente en la noche (18:30). Pero es día vuelve a pasar la mayor parte de su actividad caminando sobre estas raíces.

Anexo 18. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados a la pareja 18 de *Naupactus* sp bajo condiciones de laboratorio.

M	D	Hora inicio	Hora final	Unidad comportamental	Subunidad comportamental	Observaciones
7	18	20:12:37	20:13:02	Cortejo	Acercamiento de los individuos y movimiento antenal	El ♂ se acerca a la ♀ y se tocan con sus antenas, realizando movimientos repetitivos de arriba hacia abajo con estas. Esta actividad permanece todo el tiempo, a pesar de que el ♂ se mueva poco. El total de mov antenales es de 24 y el tiempo de toque con sus antenas es de 12 segundos.
7	18	20:13:09	20:13:23	Cortejo	♂ monta a la ♀	El ♂ se dirige a la parte posterior de la ♀ y sube en su dorso realizando movimientos antenales. Allí arriba él mueve 2 veces su abdomen para tocar el de ella y ubicar su posición para la cópula (5seg). El total de mov antenales es de 12.
7	18	20:13:24	20:29:43	Cópula	Evaginación del edeago y cópula	El ♂ extrae su edeago (15 seg) y lo introduce en el orificio genital de esta. Aquí ocurre el evento de cópula. Hay mov antenales repetitivos (total 880)
7	18	20:29:52	00:12:09	Post cópula	Busqueda de lugar de oviposición	Cuando finaliza la cópula y el ♂ baja del dorso de la ♀, esta realiza un recorrido que dura una hora donde llega a raíces de pasto. En este lugar la exploración de ella con sus antenas y patas es minuciosa, pues dura casi otra hora recorriéndola y moviendo sus antenas. La ♂ extrae su ovipositor y
7	18	00:12:10	00:12:23	Post cópula	Oviposición	sobre las raíces deposita sus huevos (10 seg).

Anexo 19. Tabla de registro para los comportamientos sexuales observados a la pareja 19 de *Naupactus* sp bajo condiciones de laboratorio.

M	D	Hora inicio	Hora final	Unidad comportamental	Subunidad comportamental	Observaciones
7	21	21:18:45	21:19:40	Cortejo	Acercamiento de los insectos	La ♀ se encuentra ubicada sobre un tallo de papa moviendo sus antenas mientras que el ♂ se acerca a ella realizando movimientos antenales muy evidentes. En total se realizan 57 movimientos.
7	21	21:19:53	21:20:14	Cortejo	♂ monta a la ♀	El ♂ sube a la ♀ luego de ubicarse en su parte posterior y realiza toques con la punta de su abdomen al abdomen de ella (4). Realizan constantes movimientos antenales durante esta actividad (18).
7	21	21:20:15	21:40:18	Cópula	Evaginación del edeago y cópula	El ♂ coloca su abdomen sobre el de la ♀ y extrae su edeago (50seg) 5 veces para introducirlo en el orificio genital de ella. La ♀ permanece quieta con muy pocos movimientos antenales. Aunque ella en un momento intenta caminar hacia delante, pero se detiene y continua la cópula. El total de movimientos antenales es 810
7	21	21:40:33	00:14:43	Post Cópula	Busqueda de lugar de oviposición	Al retirarse la ♀ del lugar de la cópula, esta recorre la planta de papa explorando el lugar. Finalmente se dirige hacia el suelo del acuario y aquí encuentra un terrón. Lugar donde se queda.
7	21	00:14:44	00:15:01	Post Cópula	Oviposición	La ♀ ubica su ovipositor sobre la superficie del terrón y se dispone a ovipositar. El terrón es grande y la hembra permanece aquí todo el día. En la noche sale, recorre el suelo del acuario y vuelve a este mismo lugar a descansar. El tiempo de cuidado de posturas es aprox 15hr)