Anales de Biología 29: 61-73, 2007

Estudio comparado del comportamiento en cautividad de dos bioformas de *Calliptamus barbarus* Costa, 1836 (Orthoptera, Acrididae)

Esther Larrosa, Mª Dolores García, Mª Eulalia Clemente & Juan José Presa
Área de Zoología, Departamento de Zoología y Antropología Física. Universidad de Murcia. 30100 Murcia.

Correspondencia
M. D. García.
E-mail: mdgarcia@um.es
Teléfono: +34 968364207
Fax: +34 968363963
Recibido: 27 septiembre 2007
Aceptado: 30 octubre 2007

Resumen

Se estudiaron las relaciones inter e intrasexuales de la bioforma de una mancha de *Calliptamus barbarus* Costa, 1836 en condiciones de cautiverio. Quedaron establecidas 11 unidades de comportamiento. Los datos apuntan a un comportamiento activo de los machos y pasivo de las hembras en las relaciones intersexuales. En las relaciones intrasexuales ambos sexos actúan de un modo semejante, con tendencia hacia el espaciamiento. Se compararon los resultados obtenidos con los existentes en la bibliografía de la bioforma de tres manchas de la misma especie. Aunque entre las dos bioformas existen ciertas diferencias en el comportamiento o algunos de sus elementos, tales como el sonido producido, ambas utilizan de un modo semejante las mismas unidades de comportamiento.

Palabras clave. Orthoptera, *Calliptamus barbarus,* comportamiento, relaciones inter e intra sexuales, comparación

Abstract

Comparative study of behaviour in captivity of two bioforms of Calliptamus barbarus *Costa, 1836 (Orthoptera, Acrididae)*

The inter and intrasexual relationships of the one spot bioform of *Calliptamus barbarus* Costa, 1836 were studied in captivity. Eleven behavioural units were established. Data point to an active male and a passive female behaviour during intersexual relationships. During intrasexual relationships both sexes act similarly, having tendency to space out. The results obtained were compared with those existing in the literature on three spots bioform of the same species. Although between the two bioforms there are some differences in the behaviour or in some of its elements, such as the sound produced, both use the same behavioural units in the same way.

Key words. Orthoptera, *Calliptamus barbarus,* behaviour, inter and intrasexual relationships, comparison

Introducción

La especie *Calliptamus barbarus* Costa, 1836 (Orthoptera: Acrididae: Catantopinae) se encuentra ampliamente distribuida por toda la zona meridional paleártica. En esta especie aparece un polimorfismo, tanto biométrico como cromático, muy acentuado.

Este polimorfismo se encuentra estrechamente relacionado con la distribución geográfica. Según Jago (1963), este polimorfismo puede no estar fijado

genéticamente de un modo rígido, pudiendo estar estrechamente relacionado con diferentes variables ambientales. Según Jago (1963), en España y Portugal aparecían dos formas, una más pequeña, con la cara interna del fémur posterior de color rojo y con tres manchas negras separadas, que vive en Portugal, en el centro y norte de España; la otra de tamaño mayor, con la cara interna del fémur naranja pálido y una mancha negra, que vive en el sur y este de España.

Hugueny & Louveaux (1986) establecen que las diferencias de tamaño entre poblaciones de Francia y Norte de África de *Calliptamus barbarus* son una respuesta estratégica evolutiva de los animales a las diferencias de aridez y de la duración del periodo reproductivo de los medios muestreados, debidas a la distinta latitud en que aparecen las poblaciones.

En la Península Ibérica, podemos encontrar ambas bioformas, por lo general no en los mismos lugares. La bioforma pequeña y con tres manchas (3M) está ampliamente distribuida, mientras que la bioforma más grande y con una mancha (1M) aparece exclusivamente en zonas de baja altitud, soleadas y áridas, no obstante se han encontrado zonas en las que ambas bioformas aparecen juntas, como en Sierra Espuña (Murcia) a 700 m de altitud (Clemente et al. 1987).

Un estudio comparativo entre poblaciones de estas dos bioformas (Clemente et al. 1987) puso de manifiesto, entre otras cuestiones, que no se podía descartar la hipótesis de considerar dos grupos de tallas en relación con la coloración interna del fémur posterior y que las diferencias entre los dos grupos eran significativas. Además, el color de la cara interna de los fémures posteriores tendría significación sexual, con lo que nos podríamos encontrar con dos bioformas que se encontraran en un proceso de aislamiento reproductivo.

Larrosa et al. (2004) describen el comportamiento en cautividad de la bioforma 3M, tanto en sus relaciones inter como intrasexuales. En este estudio se pone de manifiesto, entre otras circunstancias, la utilización que realizan del sonido producido por las mandíbulas en sus interrelaciones, la presencia de dos secuencias de comportamiento alternativas en el cortejo por parte de los machos, aclarando las dudas planteadas por Faber (1953) y la nula colaboración de la hembra en la aproximación del macho.

A la vista de la importancia que tiene el sonido en sus relaciones, Larrosa et al. (en prensa) hacen un estudio comparado de las manifestaciones acústicas asociadas al comportamiento de ambas bioformas. En él establecen diferencias significativas en distintos parámetros de los cantos de ambas bioformas. Estas diferencias reforzarían la idea de que se asiste a un proceso de especiación por aislamiento reproductivo.

Con objeto de comprobar si las diferencias apreciadas a escala de comportamiento acústico se mantienen a escala de unidades comportamentales, planteamos el siguiente estudio donde, en primer lugar, describimos el comportamiento de la bioforma 1M y, a continuación, la comparamos con el de la bioforma 3M descrito por Larrosa et al. (2004).

Material y métodos

Los ejemplares utilizados en el estudio fueron capturados en: Sierra de la Muela, Murcia 520 m ; 2♂♂ y 3 ♀♀ 9/09/1998 y 5♂♂ y 8 ♀♀ 26/09/1999

Una vez capturados los ejemplares se trasladaban vivos al laboratorio, donde se separaban según el sexo. Se mantenían en insectarios de madera de dimensiones 40 X 34 X 40 cm, con la parte anterior de cristal y el techo o parte superior de una rejilla metálica para la ventilación. La fuente de luz y calor consistía en una bombilla incandescente de 25 vatios que se mantenía encendida durante 12 horas diarias. Se les proporcionaba alimento diverso y agua, diariamente.

Para el estudio del comportamiento los ejemplares, identificados con una mancha de esmalte en el pronoto, se colocaban en una jaula de dimensiones 32 X 42 X 32. Esta jaula presentaba la parte anterior de cristal para poder realizar las grabaciones videográficas y una pequeña rejilla en la parte superior. Como fuente de luz se utilizaban dos flexos situados fuera de la jaula, cada uno con una bombilla de 60 vatios. La temperatura se medía con un termómetro situado en el interior de la jaula de forma continua y se mantenía estable entre 34º y 36º C.

Las experiencias fueron realizadas en los siguientes periodos de tiempo: 21/09/1998- 30/09/1998 y 27/07/1999 – 15/10/1999, siguiendo idéntica metodología a la descrita en Larrosa et. al. (2004).

Cada experiencia duraba aproximadamente 2 horas, durante las cuales la actividad era recogida por un observador, el cual tomaba notas, y por una cámara JVC GR-ax70. Se registraron y analizaron 675 minutos de grabaciones videográficas

Todos los registros obtenidos fueron estudiados ralentizando la imagen 1/10 con un reproductor de vídeo JVC HR-S7851EU y un monitor SONY Kx-14CPl. En una primera visualización se registraba la actividad de un individuo. En una segunda se analizaba la del otro individuo en relación con el primero. Para el registro de esta doble actividad se creó una plantilla especial de registro.

El número de unidades establecidas inicialmente fue 13 pero, de acuerdo con Wood et al. (1980), se eliminaron aquellas unidades consideradas raras por presentar una frecuencia inferior al 5% respecto al

resto de unidades en todas las experiencias realizadas, excepto la unidad salto que, aunque fue observada en pocas ocasiones, no fue suprimida por ser la culminación de un comportamiento. Con el mismo fin, todas las unidades que implican la limpieza de alguna estructura se agruparon en una única unidad, que se denominó Aseo.

Para comprobar que, durante el desarrollo del comportamiento, las unidades no eran realizadas al azar se calculó, para cada sexo, la aparición de cada unidad de comportamiento en las tres relaciones estudiadas y se realizó una prueba X^2 con un nivel de significación del 95% y 7 grados de libertad.

Después se calculó con qué frecuencia, cuando un individuo realizaba una unidad de comportamiento dada, provocaba una respuesta en otro individuo, entendiendo como respuesta que el individuo realizara inmediatamente una unidad si estaba quieto o cambiara por otra la que en ese momento estaba realizando. Se representó gráficamente, con un diagrama de cuadros, aquellas unidades que recibían una respuesta no azarosa, lo que se comprobó mediante una prueba X^2. Al realizar este análisis se eliminó la unidad Aseo porque los comportamientos de limpieza, en principio, no son realizados como una respuesta al congénere.

Para establecer las secuencias del comportamiento se realizaron tablas de doble entrada para cada encuentro entre dos individuos, posteriormente, se sumaban las tablas pertenecientes a los individuos del mismo sexo que habían sido sometidos a la misma experiencia.

Las transiciones fueron representadas gráficamente mediante diagramas cinemáticos, en los que se establece una relación entre el tamaño de los cuadros (machos) y los círculos (hembras) que representan las unidades de comportamiento y su frecuencia de aparición, así como entre el grosor de las flechas y la frecuencia de las transiciones. En estos diagramas únicamente fueron representadas las transiciones entre las unidades que aparecían en un mayor porcentaje que si ocurriera al azar, lo que se determinó con una prueba X^2 con un nivel de significación del 95% y 6 grados de libertad.

No se pueden analizar transiciones solamente contando el número de pasos de una unidad a otra, porque los datos no resultarían independientes, para corregir este problema se utilizó la metodología planteada por Leonard & Ringo (1978).

Para comparar los comportamientos se utilizaron las frecuencias de aparición de las unidades de comportamiento en cada una de las experiencias. Las frecuencias se calcularon contando el número de veces que aparecía una unidad de comportamiento en cada experiencia a partir de las tablas de registro de las interacciones. Posteriormente se compararon utilizándose la prueba de Comparación de Proporciones, con un nivel de significación del 95%.

Resultados

UNIDADES DE COMPORTAMIENTO (u.d.c)

Las unidades de comportamiento establecidas para la bioforma 1M son las mismas que se establecieron para la bioforma 3M (Larrosa et al. 2004).

1.- Movimiento convulsivo de fémures posteriores (MCP)

2.- Movimiento alternativo de fémures posteriores (MAP)

3.- Subir y bajar uno de los fémures posteriores (S1P)

4.- Subir y bajar ambos fémures posteriores (S2P)

5.- Patada tibia (PTI). El animal eleva uno de los fémures posteriores y extiende la tibia, recogiéndola de inmediato

6.- Avance (AV)

7.- Aseo (AS)

8.- Quietud (Q)

9.-Chas (CH). Despliegue muy rápido de las tegminas y alas.

10.- Pataleo con las patas delanteras y medias (PPD)

11.- Salto (SAL)

Las unidades PPD y CH, por su baja frecuencia, no se tuvieron en cuenta a la hora de realizar los análisis.

INTERACCIONES ENTRE MACHOS DE 1 MANCHA

El número de veces que se ha producido cada u. d. c. durante las interacciones entre individuos macho (1M), aparece reflejado en la tabla 1. Estas unidades de comportamiento no aparecen al azar $X^2 > X^2_{(0,05,7)}$. Y de todas ellas, la que realizan con más frecuencia es MCP. Esta u.d.c también es la que más provoca una respuesta en el otro individuo y de forma no azarosa, $X^2 > X^2_{(0,05,6)}$. (Tabla 1).

Cuando un macho de una mancha realiza movimientos convulsivos con los fémures posteriores, normalmente acompañados de producción de sonido y de un movimiento rápido de las antenas, provoca que el macho con el que interacciona realice también este movimiento o que eleve uno de sus fémures posteriores (Tabla 2)

	1.MCP	2.MAP	3.S1P	4.S2P	5.PTI	6.AV	7.As	8.Q
Aparición	32	6	30	22	11	26	5	17
%Respuesta	56,25	16,67	20	13,63	9,09	46,15	0	17,65
X^2	**27,899**	6	10,333	4	6	11,33	-	8,67

Tabla 1.- Interacciones entre machos (1M). **Aparición**: número de observaciones de las distintas u.d.c.. - -**% Respuesta**: Porcentaje de respuesta que desencadena cada u.d.c.- $\mathbf{X^2}$. Valores obtenidos en la Prueba Chi-cuadrado de bondad de ajuste al modelo uniforme para comprobar si la respuesta provocada por cada u.d.c. es al azar o no. En negrita aparecen los valores en los que $\mathbf{X^2 > X^2_{(0,05,6)}}$. **MCP**: movimiento convulsivo de las patas posteriores, **MAP:** movimiento alternativo de las patas posteriores, **S1P:** subir y bajar una de las patas posteriores, **S2P:** subir y bajar ambas patas posteriores, **PTI:** patada tibia, **AV:** avanzar, **AS:** aseo, **Q:** quietud.
Table 1.- Interactions between males (1M). **Aparición**: number of remarks of every behavioural units (u.d.c.). **% Respuesta**: answer promoted by every behavioural unit expressed as percentage. $\mathbf{X^2}$ values obtained in chi-square goodness-of-fit test to verify if the answer provoked by every behavioural unit is at random or not. In bold the values $\mathbf{X^2 > X^2_{(0,05,6)}}$. **MCP**: quick and sudden movement of hind femora, **MAP:** hind femora going up and down alternately, **S1P:** one of the hind femora goes up and down, **S2P:** both hind femora going up and down at the same time, **PTI:** kicking out with hind tibia, **AV:** walking, **AS:** cleaning, **Q:** quietude.

Reacción / Acción	MCP	MAP	S1P	S2P	PTI	AV	Q
MCP	O	X		X			X

100%-80% 79%-60% O 59%-40%

39%-20% 19%-1% X 0%

Tabla 2.- Diagrama de cuadros de las interaciones entre machos (1M). **Acción:** U.d.c que desencadenan una respuesta no azarosa (**Reacción**). **MCP**: movimiento convulsivo de las patas posteriores, **MAP:** movimiento alternativo de las patas posteriores, **S1P:** subir y bajar una de las patas posteriores, **S2P:** subir y bajar ambas patas posteriores, **PTI:** patada tibia, **AV:** avanzar, **AS:** aseo, **Q:** quietud.
Table 2.- Answer diagram of interactions between males (1M). **Acción:** Behavioural units which provoke a non random answer (**Reacción**). **MCP:** quick and sudden movement of hind femora. **MAP:** hind femora going up and down alternately. **S1P:** one of the hind femora goes up and down. **S2P:** both hind femora going up and down at the same time. **PTI:** kicking out with hind tibia. **AV:** walking. **Q:** quietude.

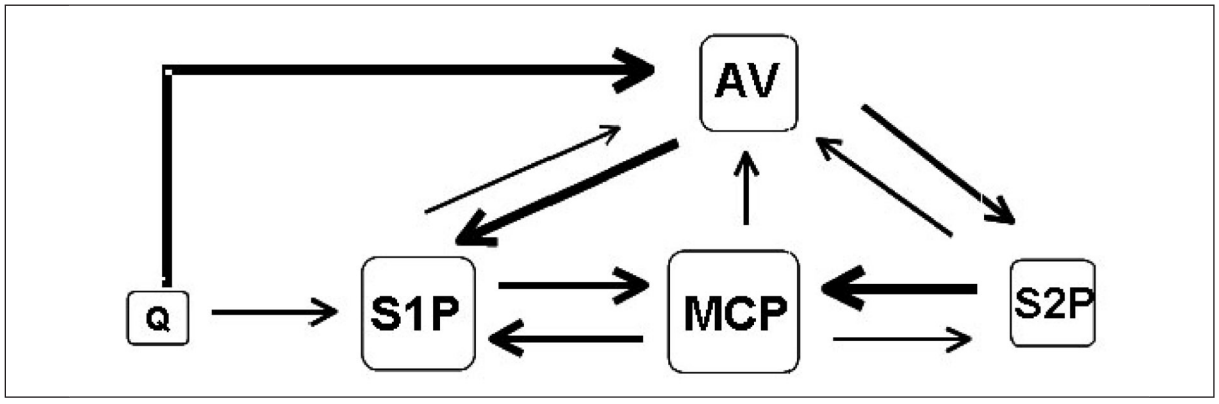

Figura 1.-Diagrama cinemático que representa las u.d.c realizadas por cada individuo macho (1M) cuando interacciona con otro macho (1M). Sólo se representan las transiciones entre unidades que ocurren de forma no azarosa. **MCP**: movimiento convulsivo de las patas posteriores, **S1P:** subir y bajar una de las patas posteriores, **S2P:** subir y bajar ambas patas posteriores, **AV:** avanzar, **Q:** quietud.
Figure 1.-Cinematic diagram of interaction between males(1M). Only transitions between not random units are expressed. **MCP**: quick and sudden movement of hind femora, **S1P:** one of the hind femora goes up and down, **S2P:** both hind femora going un and down at the same time, **AV:** walking, **Q:** quietude.

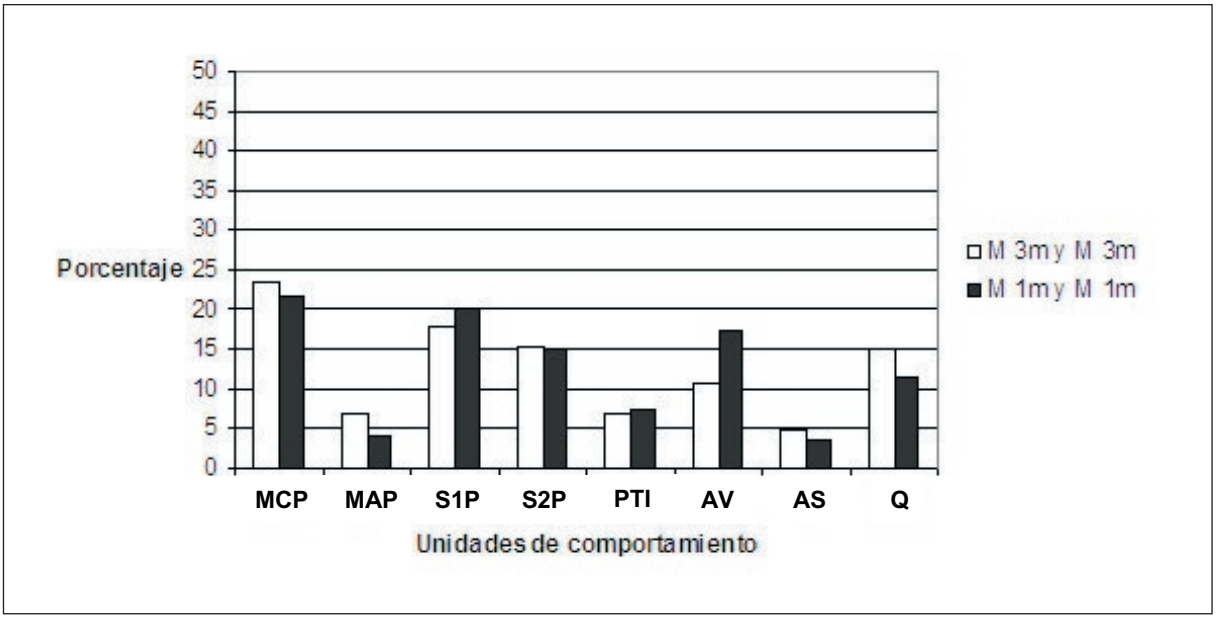

Figura 2. Histograma de frecuencias. Se compara el porcentaje de aparición de las distintas u.d.c. realizadas durante las interacciones entre machos (1M) y las realizadas con interacciones entre machos (3M). **MCP**: movimiento convulsivo de las patas posteriores, **MAP:** movimiento alternativo de las patas posteriores, **S1P:** subir y bajar una de las patas posteriores, **S2P:** subir y bajar ambas patas posteriores, **PTI:** patada tibia, **AV:** avanzar, **AS:** aseo, **Q:** quietud.
Figure 2.- Frequency histogram comparing percentages of behavioural units performed during interactions between males (1M) and during interactions between males (3M). **MCP**: quick and sudden movement of hind femora, **MAP:** hind femora going up and down alternately, **S1P:** one of the hind femora goes up and down, **S2P:** both hind femora going up and down at the same time, **PTI:** kicking out with hind tibia, **AV:** walking, **AS:** cleaning, **Q:** quietude.

U.d.c.	1.MCP	2.MAP	3.S1P	4.S2P	5.PTI	6.AV	7. As	8.Q
Z	0,46	1,14	0,62	0,17	0,27	**2**	0,66	0,96

Tabla 3.- Resultados de la prueba de Comparación de las Proporciones en las que aparecen las distintas u.d.c. cuando interaccionan machos (1M) y cuando interaccionan machos (3M). En negrita aparecen aquellos valores en los que $\mathbf{Z} > Z_{\alpha,0.05}$. **MCP**: movimiento convulsivo de las patas posteriores, **MAP:** movimiento alternativo de las patas posteriores, **S1P:** subir y bajar una de las patas posteriores, **S2P:** subir y bajar ambas patas posteriores, **PTI:** patada tibia, **AV:** avanzar, **AS:** aseo, **Q:** quietud.
Table 3.- Results of the Comparison of proportions test of the different behavioural units in the interactions of males (1M) and in the interactions of males (3M). In bold are values in which $\mathbf{Z} > Z_{\alpha,0.05}$. **MCP:** quick and sudden movement of hind femora. **MAP:** hind femora going up and down alternately. **S1P:** one of the hind femora goes up and down. **S2P:** both hind femora going up and down at the same time. **PTI:** kicking out with hind tibia. **AV:** walking. **Q:** quietude.

De analizar el comportamiento realizado por cada individuo al interaccionar con otro del mismo sexo y la misma bioforma se obtiene el diagrama cinemático de la Fig. 1. Si un macho (1M) se encuentra quieto y se le acerca otro, lo más probable es que inicie también un acercamiento hacia el individuo que se dirige hacia él, o que comience a realizar movimientos de subir y bajar los fémures posteriores. Si la interacción se prolonga, comenzaría a realizar movimientos convulsivos con los fémures posteriores, los cuales intercalaría con movimientos de subir y bajar un solo fémur.

Aunque, en general, la interacción se produce cuando los machos se encuentran entre 2 y 4 cm de distancia, se han dado situaciones en la que dos individuos próximos se ignoraban hasta el momento en el que alguno de ellos realizaba movimientos con las patas posteriores desencadenando de esta forma la interacción.

COMPARACIÓN DE LAS INTERACCIONES ENTRE MACHOS DE 1 MANCHA CON LAS INTERACCIONES ENTRE MACHOS DE 3 MANCHAS

Si comparamos el diagrama cinemático obtenido de la interacción de los machos (3M) (Larrosa et al. 2004) con el obtenido de la interacción de los machos 1 mancha (Fig. 1) se puede observar que son muy similares.

La única unidad de comportamiento que presenta diferencias significativas en el porcentaje de aparición en el comportamiento de los machos (1M) respecto al de los (3M), es avanzar (Fig. 2, Tabla 3).

	1.MCP	2.MAP	3.S1P	4.S2P	5.PTI	6.AV	7.As	8.Q
Aparición	7	6	10	6	0	4	2	12
% Respuesta	42,86	0	10	16,67	0	75	0	16,67
X^2	8,667	-	6	6	-	4	-	12

Tabla 4.- Interacciones entre hembras (1M). **Aparición**: número de observaciones de las distintas u.d.c. -**% Respuesta**: Porcentaje de respuesta que desencadena cada u.c.d. $\mathbf{X^2}$. Valores obtenidos en la Prueba Chi-cuadrado de bondad de ajuste al modelo uniforme para comprobar si la respuesta provocada por cada u.d.c. es al azar o no. En negrita aparecen los valores en los que $\mathbf{X^2 > X^2_{(0,05,6)}}$. **MCP**: movimiento convulsivo de las patas posteriores, **MAP:** Movimiento alternativo de las patas posteriores, **S1P:** subir y bajar una de las patas posteriores, **S2P:** subir y bajar ambas patas posteriores, **PTI:** Patada tibia, **AV:** avanzar, **AS:** aseo, **Q:** quietud.

Table 4.- Interactions between females (1M). **Aparición**: number of remarks of every behavioural unit (u.d.c.). **% Respuesta**: answer promoted by every behavioural unit expressed as percentages. $\mathbf{X^2}$ values obtained in chi-square goodness-of-fit test to verify if the answer provoked by every behavioural unit is at random or not. In bold are values in which $\mathbf{X^2 > X^2_{(0,05,6)}}$. **MCP:** Quick and sudden movement of hind femora. **MAP:** Hind femora going up and down alternately. **S1P:** One of the hind femora goes up and down. **S2P:** Both hind femora going up and down at the same time. **PTI:** Kicking out with hind tibia. **AV:** Walking. **AS:** Cleaning. **Q:** Quietude.

U.d.c.	1.MCP	2.MAP	3.S1P	4.S2P	5.PTI	6.AV	7. As	8.Q
Z	**3,52**	1,2	1,15	**2,09**	**2,28**	1,56	0,29	1,86

Tabla 5.- Resultados de la prueba de Comparación de las Proporciones en las que aparecen las distintas u.d.c. cuando interaccionan hembras (1M) y cuando interaccionan hembras (3M). En negrita aparecen aquellos valores en los que $\mathbf{Z > Z_{\alpha,0,05}}$. **MCP**: movimiento convulsivo de las patas posteriores, **MAP:** movimiento alternativo de las patas posteriores, **S1P:** subir y bajar una de las patas posteriores, **S2P:** subir y bajar ambas patas posteriores, **PTI:** patada tibia, **AV:** avanzar, **AS:** aseo, **Q:** quietud.

Table 5.- Results of the Comparison of proportions test of the different behavioural units during interactions of females (1M) and during interactions of females (3M). In bold are values in which $\mathbf{Z > Z_{\alpha,0,05}}$. **MCP:** quick and sudden movement of hind femora. **MAP:** hind femora going up and down alternately. **S1P:** one of the hind femora goes up and down. **S2P:** both hind femora going up and down at the same time. **PTI:** kicking out with hind tibia. **AV:** walking. **AS:** cleaning. **Q:** quietude.

Teniendo en cuenta estos resultados no parecen existir diferencias importantes entre el comportamiento realizado por los machos (1M) en sus relaciones intrasexuales respecto al realizado por los machos de tres manchas.

INTERACCIONES ENTRE HEMBRAS DE 1 MANCHA

Las interacciones entre hembras (1M) fueron muy escasas; durante la mayor parte del tiempo que se dedicó a su observación no se registraron unidades de comportamiento activas. De todas las unidades de comportamiento la que más realizaron fue quietud (Tabla 4), y las respuestas que provocaron en el individuo con el que interaccionaban según las pruebas de Chi-cuadrado fueron todas al azar, lo que puede ser debido al poco número de interacciones realizadas.

No se puede obtener un diagrama cinemático debido a que la mayoría de transiciones entre las unidades según la prueba Chi-cuadrado ocurren al azar.

COMPARACIÓN DE LAS INTERACCIONES ENTRE HEMBRAS DE 1 MANCHA CON LAS INTERACCIONES ENTRE HEMBRAS DE 3 MANCHAS

Las diferencias en las proporciones son significativas en las unidades PTI y MCP (Tabla 5 y Fig. 3). En relación con la unidad patada tibia aparecen diferencias significativas porque durante las interacciones entre hembras 1 mancha no fue observada esta unidad, aunque no se descarta que la realicen

Las hembras (1M) realizan la unidad MCP con más frecuencia que las hembras (3M). Como esta unidad está acompañada de señales acústicas, el número de cantos registrados de las hembras (1M) fue superior al obtenido de las hembras (3M), a pesar de que el número de interacciones entre las hembras de la bioforma 1 mancha fue inferior.

INTERACCIONES ENTRE MACHOS DE 1 MANCHA Y HEMBRAS DE 1 MANCHA

Las unidades de comportamiento observadas durante la interacción entre los machos y hembras (Tablas 6 y 7) en los individuos de ambos sexos se produjeron de forma no azarosa $X^2 > X^2_{(0,05,7)}$.

La unidad salto fue realizada en dos ocasiones. Esta unidad, como ya se ha indicado, se incluye en todo el análisis, aunque su aparición sea inferior al 5%, debido a que es considerada la culminación de la persecución de la hembra por parte del macho cuando trata de copular con ella.

Si un macho avanza hacia la hembra, ella se aleja de él o realiza movimientos convulsivos con los fémures que acompaña de emisiones acústicas,

	1.MCP	2.MAP	3.S1P	4.S2P	5.PTI	6.AV	7.As	8.Q	9. SAL
Aparición	20	11	26	9	20	34	0	25	2
%Respuesta	30	0	19,23	33,33	30	35,29	0	4	
X^2	**17,33**	-	**13,2**	8,67	**15**	**31,167**	-	6	

Tabla 6.- Interacciones entre machos y hembras (1M). **Aparición**: número de observaciones de las distintas u.d.c en los machos (1M). **% Respuesta**: Porcentaje de respuesta que desencadena cada u.c.d realizada por un macho de 1 mancha en la hembra (1M).- $\mathbf{X^2}$: Valores obtenidos en la Prueba Chi-cuadrado de bondad de ajuste al modelo uniforme para comprobar si la respuesta provocada por cada u.d.c. es al azar o no. En negrita aparecen los valores en los que $\mathbf{X^2 > X^2_{(0,05,6)}}$: **MCP**: movimiento convulsivo de las patas posteriores, **MAP:** Movimiento alternativo de las patas posteriores, **S1P:** subir y bajar una de las patas posteriores, **S2P:** subir y bajar ambas patas posteriores, **PTI:** Patada tibia, **AV:** avanzar, **AS:** aseo, **Q:** quietud, **SAL:** salto.

Table 6.- Interactions between males and females (1M). **Aparición**: number of observations of the different behavioural units. **% Respuesta**: answer that every behavioural unit of a male (1M) provoked in a female (1M), expressed in percentages. $\mathbf{X^2}$: values obtained in chi-square goodness-of-fit test to verify if the answer provoked by every behavioural unit is at random or not. In bold are values in which $\mathbf{X^2 > X^2_{(0,05,6)}}$. **MCP:** Quick and sudden movement of hind femora. **MAP:** Hind femora going up and down alternately. **S1P:** One of the hind femora goes up and down. **S2P:** Both hind femora going up and down at the same time. **PTI:** Kicking out with hind tibia. **AV:** Walking. **AS:** Cleaning. **Q:** Quietude, **SAL:** assault.

	1.MCP	2.MAP	3.S1P	4.S2P	5.PTI	6.AV	7.As	8.Q
Aparición	16	1	5	0	0	28	1	21
%Respuesta	100	0	0	0	0	64,29	0	19,05
X^2	10,25	-	-	-	-	**52,778**	-	**24**

Tabla 7.- Interacciones entre hembras y machos (1M). **Aparición**: número de observaciones de las distintas u.d.c realizadas por las hembras (1M). -**% Respuesta**: Porcentaje de respuesta que desencadena cada u.c.d realizada por una hembra (1M) en un macho (1M).- $\mathbf{X^2}$: Valores obtenidos en la Prueba Chi-cuadrado de bondad de ajuste al modelo uniforme para comprobar si la respuesta provocada por cada u.d.c. es al azar o no. En negrita aparecen los valores en los que $\mathbf{X^2 > X^2_{(0,05,6)}}$. **MCP**: movimiento convulsivo de las patas posteriores, **MAP:** movimiento alternativo de las patas posteriores, **S1P:** subir y bajar una de las patas posteriores, **S2P:** subir y bajar ambas patas posteriores, **PTI:** patada tibia, **AV:** avanzar, **AS:** aseo, **Q:** quietud.

Table 7.- Interactions between females and males (1M). **Aparición**: number of observations of the different behavioural units. **% Respuesta**: answer that every behavioural unit of a 1M female provoked in a 1M male, expressed in percentages. $\mathbf{X^2}$: values obtained in chi-square goodness-of-fit test to verify if the answer provoked by every behavioural unit is at random or not. In bold are values in which $\mathbf{X^2 > X^2_{(0,05,6)}}$. **MCP:** quick and sudden movement of hind femora. **MAP:** hind femora going up and down alternately. **S1P:** one of the hind femora goes up and down. **S2P:** both hind femora going up and down at the same time. **PTI:** kicking out with hind tibia. **AV:** walking. **AS:** cleaning. **Q:** quietude.

lo que podría se una manifestación de rechazo al macho (Tabla 8).

Los machos realizan la unidad patada tibia de forma diferente cuando se encuentran con una hembra que cuando se encuentran con un macho. En el primer caso durante su desarrollo el movimiento de la pata es más lento, en particular el de la tibia que, además, dejan extendida más tiempo. La respuesta provocada por esta unidad en la hembra es la realización de movimientos bruscos y convulsivos con los fémures posteriores acompañados de emisiones acústicas o, en un menor número de ocasiones, se aleja del macho o sube y baja uno de sus fémures posteriores. La respuesta que realiza cuando el macho sube y baja una de sus patas posteriores es similar (AVANZAR y MCP) (Tabla 8).

Si el macho realiza movimientos convulsivos de fémures posteriores acompañados de señales acústicas la hembra suele responder con el mismo movimiento o alejándose (Tabla 8).

El avance o la quietud de la hembra es lo que va a condicionar el comportamiento del macho que probablemente intenta colocarse tras ella para saltar y comenzar la cópula, por lo tanto cuando la hembra avanza el macho, normalmente, la sigue (Tabla 9). Cuando la hembra se enfrenta al macho el comportamiento de éste cambia y comienza a realizar las unidades MCP y PTI.

La alta frecuencia de las transiciones entre las unidades quietud y avanzar que se observan en la Fig. 4, son debidas a que cuando un macho detecta a una hembra se orienta hacia ella e intenta situarse detrás. Si la hembra avanza, el macho avanzará tras ella y si se detiene, se detendrá, apareciendo así transiciones entre las unidades quietud y avanzar (Fig. 4).

Cuando el individuo se encuentra cerca y detrás de la hembra (alrededor de 3-4 centímetros), curva lateralmente su abdomen, avanza más hacia ella (AV) y da un salto para atraparla con los cercos (SAL), (Fig. 4). Esta secuencia se corresponde con la que ha

Reacción / Acción	MCP	MAP	S1P	S2P	PTI	AV	Q
MCP		**X**	**X**	**X**	**X**		**X**
S1P	**O**	**X**	**X**	**X**	**X**		**X**
PTI		**X**		**X**	**X**		**X**
AV	**O**	**X**	**X**	**X**	**X**	**O**	**X**

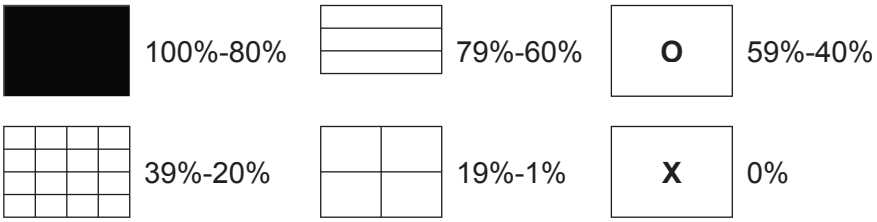

Tabla 8.- **Acción:** U.d.c realizadas por los machos (1M) que desencadenan una respuesta no azarosa en las hembras (1M) (**Reacción**). **MCP**: movimiento convulsivo de las patas posteriores, **MAP:** movimiento alternativo de las patas posteriores, **S1P:** subir y bajar una de las patas posteriores, **S2P:** subir y bajar ambas patas posteriores, **PTI:** patada tibia, **AV:** avanzar, **AS:** aseo, **Q:** quietud.
Table 8.- **Acción:** behavioural units of males (1M) which provoke a not random answer in females (1M) (**Reacción**). **MAP:** hind femora going up and down alternately. **S1P:** one of the hind femora goes up and down. **S2P:** both hind femora going up and down at the same time. **PTI:** kicking out with hind tibia. **AV:** walking. **AS:** cleaning. **Q:** quietude.

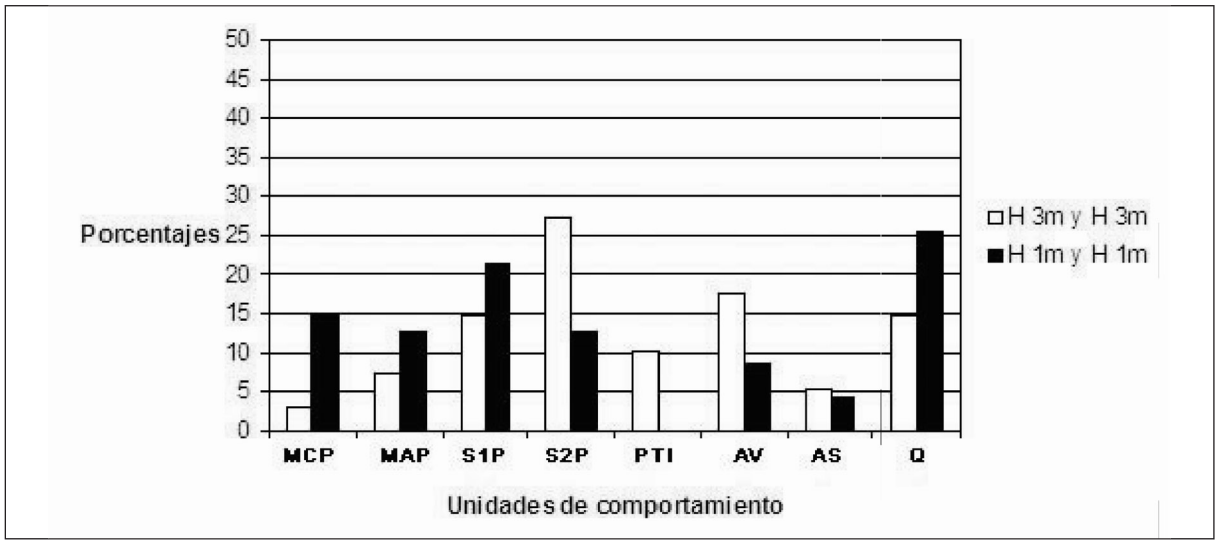

Figura 3. Histograma de frecuencias. Se compara el porcentaje de aparición de las distintas u.d.c. realizadas durante las interacciones entre hembras (1M) y las realizadas con interacciones entre hembras (3M). **MCP**: movimiento convulsivo de las patas posteriores, **MAP:** movimiento alternativo de las patas posteriores, **S1P:** subir y bajar una de las patas posteriores, **S2P:** subir y bajar ambas patas posteriores, **PTI:** patada tibia, **AV:** avanzar, **AS:** aseo, **Q:** quietud.
Figure 3.- Frequency histogram comparing percentages of behavioural units performed during interactions between females (1M) and during interactions between females (3M). **MCP**: quick and sudden movement of hind femora, **MAP:** hind femora going up and down alternately, **S1P:** one of the hind femora goes up and down, **S2P:** both hind femora going up and down at the same time, **PTI:** kicking out with hind tibia, **AV:** walking, **AS:** cleaning, **Q:** quietude.

Reacción / Acción	MCP	MAP	S1P	S2P	PTI	AV	Q
AV		X	X	X			X
Q	X	X	X	X	X	X	

100%-80% 79%-60% O 59%-40%

39%-20% 19%-1% X 0%

Tabla 9.- **Acción:** U.d.c realizadas por las hembras (1M) que desencadenan una respuesta no azarosa en los machos (1M) (**Reacción**). **MCP**: movimiento convulsivo de las patas posteriores, **MAP:** movimiento alternativo de las patas posteriores, **S1P:** subir y bajar una de las patas posteriores, **S2P:** subir y bajar ambas patas posteriores, **PTI:** patada tibia, **AV:** avanzar, **AS:** aseo, **Q:** quietud.
Table 9.- **Acción:** behavioural units of females (1M) which provoke a not random answer in males (1M). (**Reacción**). **MCP:** quick and sudden movement of hind femora. **MAP:** hind femora going up and down alternately. **S1P:** one of the hind femora goes up and down. **S2P:** both hind femora going up and down at the same time. **PTI:** kicking out with hind tibia. **AV:** walking. **AS:** cleaning. **Q:** quietude.

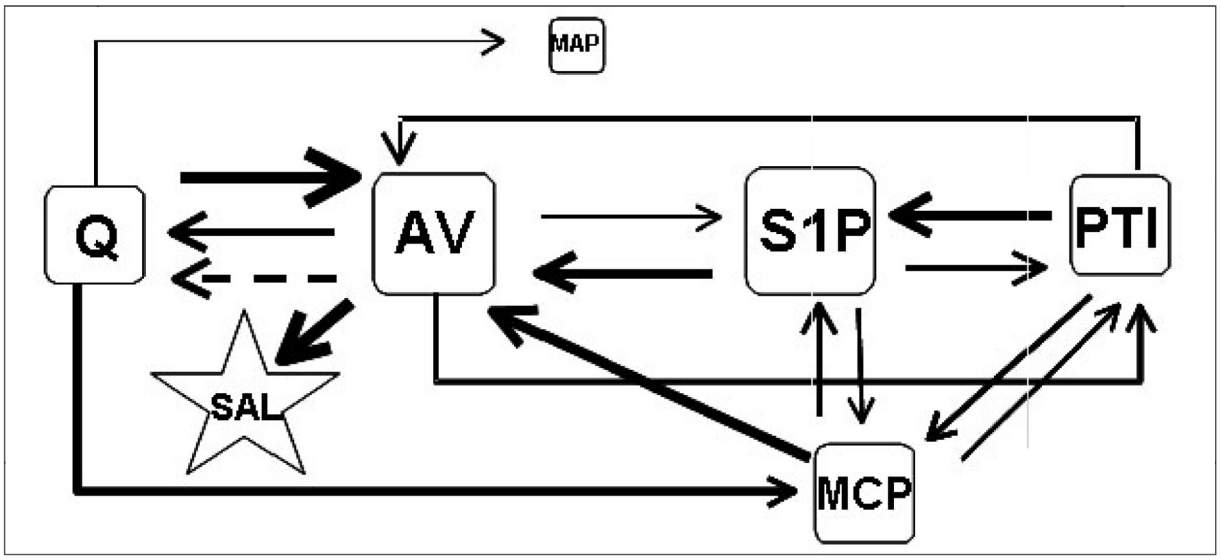

Figura 4. Diagrama cinemático que representa las u.d.c realizadas por cada individuo macho (1M) cuando interacciona con una hembra (1M). Sólo se representan las transiciones entre unidades que ocurren de forma no azarosa. **MCP**: movimiento convulsivo de las patas posteriores, **MAP:** movimiento alternativo de las patas posteriores, **S1P:** subir y bajar una de las patas posteriores, **S2P:** subir y bajar ambas patas posteriores, **PTI:** patada tibia, **AV:** avanzar, **AS:** aseo, **Q:** quietud, **SAL:** salto.
Figure 4.- Cinematic diagram of interactions between male (1M) and female (1M). Only transitions between not random units are expressed. **MCP**: quick and sudden movement of hind femora, **MAP:** hind femora going up and down alternately, **S1P:** one of the hind femora goes up and down., **S2P:** both hind femora going up and down at the same time, **PTI:** kicking out with hind tibia, **AV:** walking, **AS:** cleaning, **Q:** quietude, **SAL:** assault.

U.d.c.	1.MCP	2.MAP	3.S1P	4.S2P	5.PTI	6.AV	7. As	8.Q
Z	1,48	1,71	0,32	1,38	0,95	0,11	**2,1**	1,48

Tabla 10.- Resultados de la prueba de Comparación de las Proporciones en las que aparecen las distintas u.d.c. cuando interaccionan machos (1M) con hembras (1M) y cuando interaccionan machos (3M) con hembras (3M). En negrita aparecen aquellos valores en los que $\mathbf{Z} > Z_{\alpha,0,05}$. **MCP**: movimiento convulsivo de las patas posteriores, **MAP:** movimiento alternativo de las patas posteriores, **S1P:** subir y bajar una de las patas posteriores, **S2P:** subir y bajar ambas patas posteriores, **PTI:** patada tibia, **AV:** avanzar, **AS:** aseo, **Q:** quietud.
Table 10.- Results of the Comparison of proportions test of the different behavioural units during interactions of males and females (1M) and during interactions of males and females (3M). In bold are values in which $\mathbf{Z} > Z_{\alpha,0,05}$. **MCP:** quick and sudden movement of hind femora. **MAP:** hind femora going up and down alternately. **S1P:** one of the hind femora goes up and down. **S2P:** both hind femora going up and down at the same time. **PTI:** kicking out with hind tibia. **AV:** walking. **AS:** cleaning. **Q:** quietude.

U.d.c.	1.MCP	2.MAP	3.S1P	4.S2P	5.PTI	6.AV	7. As	8.Q
Z	**2,1**	1,72	0,81	**4,6**	1,74	**2,93**	1,26	**2,65**

Tabla 11.- Resultados de la prueba de Comparación de las Proporciones en las que aparecen las distintas u.d.c. cuando interaccionan hembras (1M) con machos (1M) y cuando interaccionan hembras (3M) con machos (3M). En negrita aparecen aquellos valores en los que $\mathbf{Z} > Z_{\alpha,0,05}$. **MCP**: movimiento convulsivo de las patas posteriores, **MAP:** movimiento alternativo de las patas posteriores, **S1P:** subir y bajar una de las patas posteriores, **S2P:** subir y bajar ambas patas posteriores, **PTI:** patada tibia, **AV:** avanzar, **AS:** aseo, **Q:** quietud
Table 11.- Results of the Comparison of proportions test of the different behavioural units during interactions of females and males (1M) and during interactions of females and males (3M). In bold are values in which $\mathbf{Z} > Z_{\alpha,0,05}$. **MCP:** quick and sudden movement of hind femora. **MAP:** Hind femora going up and down alternately. **S1P:** one of the hind femora goes up and down. **S2P:** both hind femora going up and down at the same time. **PTI:** kicking out with hind tibia. **AV:** walking. **AS:** cleaning. **Q:** quietude.

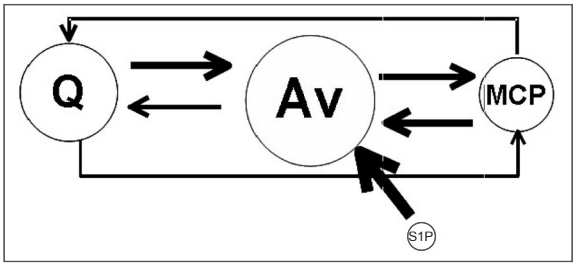

Figura 5. Diagrama cinemático que representa las u.d.c realizadas por cada individuo hembra de (1M) cuando interacciona con un macho (1M). Sólo se representan las transiciones entre unidades que ocurren de forma no azarosa. **MCP**: movimiento convulsivo de las patas posteriores, **S1P:** subir y bajar una de las patas posteriores, **AV:** avanzar, **Q:** quietud.
Figure 5.- Cinematic diagram showing the behavioural units of every female (1M) when interacting with male (1M). Only transitions between not random units are expressed. **MCP**: quick and sudden movement of hind femora, **S1P:** one of the hind femora goes up and down., **AV:** walking, **Q:** quietude.

sido denominada Persecución Activa de la hembra (Larrosa et al. 2004).

Si la hembra detecta al macho, comenzará a realizar movimientos con los fémures posteriores, desarrollando el macho el denominado comportamiento Satélite (S1P, PTI, MCP) (Larrosa et al. 2004).

El comportamiento observado en la hembra es el siguiente (Fig. 5): si la hembra está quieta y detecta que se le acerca el macho se alejará de él, cuando se detiene el macho vuelve a acercarse. Si el macho está muy cerca la hembra puede girarse y realizar MCP, S1P, estos movimientos pueden interpretarse como una forma de rechazar al macho.

COMPARACIÓN DE LAS INTERACCIONES ENTRE MACHOS DE 1 MANCHA EN PRESENCIA DE HEMBRAS DE 1 MANCHA Y LAS INTERACCIONES ENTRE MACHOS DE 3 MANCHAS EN PRESENCIA DE HEMBRAS DE 3 MANCHAS

En el comportamiento realizado por los machos de ambas bioformas con sus respectivas hembras sólo existen diferencias significativas en la unidad de comportamiento Aseo. Esta unidad es realizada, en principio, sin ninguna motivación especial, por lo tanto, los comportamientos de los machos de distinta bioforma en sus relaciones intersexuales son similares (Tabla 10, Fig. 6)

COMPARACIÓN DE LAS INTERACCIONES ENTRE HEMBRAS DE 1 MANCHA EN PRESENCIA DE MACHOS DE 1 MANCHA Y LAS INTERACCIONES ENTRE HEMBRAS DE 3 MANCHAS EN PRESENCIA MACHOS DE 3 MANCHAS

Existen diferencias significativas al comparar las unidades de comportamiento realizas por las hembras de una y otra bioforma en presencia de sus machos (Tabla 11, Fig. 7), en las unidades MCP, S2P y Q.

Las unidades que realizan con más frecuencia las hembras (1M) son MCP, AV y Q. La unidad S2P no fue observada en las hembras (1M) pero si en la de las de tres manchas.

Discusión

La interacción entre machos 1M, con individuos de su mismo sexo y bioforma se desencadena cuando

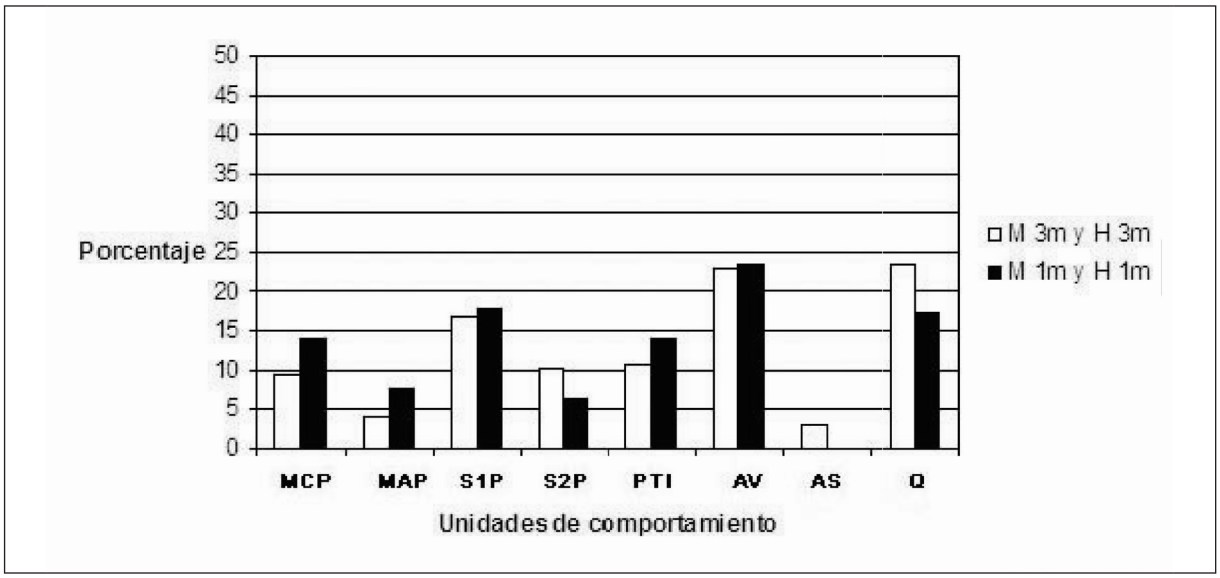

Figura 6. Histograma de frecuencias. Se compara el porcentaje de aparición de las distintas u.d.c. realizadas durante las interacciones entre machos (1M) en presencia de hembras (1M) y las realizadas por los machos (3M) en presencia de hembras (3M). **MCP**: movimiento convulsivo de las patas posteriores, **MAP:** movimiento alternativo de las patas posteriores, **S1P:** subir y bajar una de las patas posteriores, **S2P:** subir y bajar ambas patas posteriores, **PTI:** patada tibia, **AV:** avanzar, **AS:** aseo, **Q:** quietud.
Figure 6.- Frequency histogram comparing percentages of behavioural units performed during interactions between males (1M) when in presence of females (1M) and during interactions between males (3M) when in presence or females (3M). **MCP**: quick and sudden movement of hind femora, **MAP:** hind femora going up and down alternately, **S1P:** one of the hind femora goes up and down., **S2P:** both hind femora going up and down at the same time, **PTI:** kicking out with hind tibia, **AV:** walking, **AS:** cleaning, **Q:** quietude.

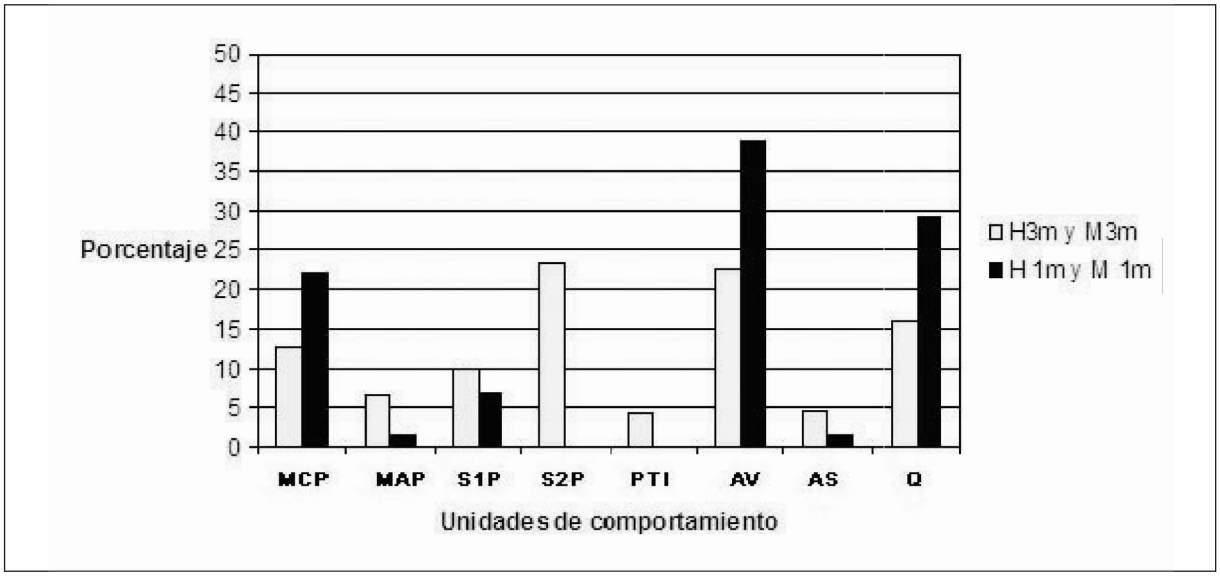

Figura 7. Histograma de frecuencias. Se compara el porcentaje de aparición de las distintas u.d.c. realizadas durante las interacciones entre hembras (1M) en presencia de machos (1M) y las realizadas por las hembras (3M) en presencia de machos (3M). **MCP**: movimiento convulsivo de las patas posteriores, **MAP:** movimiento alternativo de las patas posteriores, **S1P:** subir y bajar una de las patas posteriores, **S2P:** subir y bajar ambas patas posteriores, **PTI:** patada tibia, **AV:** avanzar, **AS:** aseo, **Q:** quietud.
Figure 7.- Frequency histogram comparing percentages of behavioural units performed during interactions between females (1M) when in presence of males (1M) and during interactions between females (3M) when in presence of males (3M). **MCP**: quick and sudden movement of hind femora, **MAP:** hind femora going up and down alternately, **S1P:** one of the hind femora goes up and down., **S2P:** both hind femora going up and down at the same time, **PTI:** kicking out with hind tibia, **AV:** walking, **AS:** cleaning, **Q:** quietude.

se encuentra a alrededor de 2 a 4 cm de distancia; el comportamiento que desarrollan se puede interpretar como una defensa del territorio o espacio individual y, por lo tanto, como una interacción de carácter agonístico en la que unidades como MCP, S1P, S2P sirven para intimidar o tratar de alejar al otro individuo (Otte 1970).

Al comparar el comportamiento realizado por los machos 1M con el llevado a cabo por los machos 3M cuando interaccionan con individuos de su mismo sexo y bioforma, se observan que son muy similares y se puede concluir que no existen diferencias en los comportamientos desarrollados por individuos de una y otra bioforma.

Las hembras 1M, cuando se encontraban con hembras de su misma bioforma, no realizaron mucha actividad, permanecían quietas y se ignoraban, por lo que se considera que las hembras son menos territoriales y agresivas entre ellas que los machos.

Comparando los comportamientos realizados por las hembras de una y otra bioforma, únicamente llama la atención la mayor frecuencia relativa de aparición en las hembras 1M de la unidad movimiento convulsivo de fémures posteriores acompañado de emisiones acústicas. Por ello, consideramos que posiblemente la comunicación acústica es más utilizada por parte de las hembras (1M).

En las interacciones entre machos y hembras 1M, los machos son más activos y tratan de copular con las hembras saltando encima de ellas, sin desarrollar cortejo alguno. Cuando son descubiertos por las hembras desarrollan algunas unidades frente a ellas. Estas unidades (S1P, PTI, MCP) podrían ser una forma de identificación como individuos de la misma bioforma, puesto que, durante el movimiento, se ponen de manifiesto algunos caracteres específicos como, los colores de la cara interna de las patas posteriores (Otte, 1984); además van acompañadas de emisiones acústicas.

En las interacciones observadas, las hembras se alejaban siempre del macho e incluso intentaban librarse de ellos una vez que las atrapaban con los cercos, por lo que las unidades realizadas por las hembras en este caso (MCP y AV) podrían considerarse como un rechazo hacia el macho.

Respecto al comportamiento realizado por hembras de una y otra bioforma con sus respectivos machos es muy similar. Aunque existen diferencias en las unidades avanzar y quietud, debido a las características que presentan y a que aparecen en la misma situación en las dos bioformas, no parecen tener relevancia. El hecho de que la unidad MCP sea más frecuente en las hembras de la bioforma 1M (1,74 veces más) apoya la hipótesis de que la comunicación acústica es más utilizada por las hembras 1M.

En general las u.d.c que tanto los machos como las hembras de ambas bioformas utilizan en sus relaciones inter e intrasexuales son similares, por lo que en principio se podría pensar que no actuarían como barrera entre ellas. Esto, sin embargo no implica, necesariamente, que el cortejo no actúe como barrera reproductiva. Hay que tener en cuenta que ya ha sido puesto de manifiesto en otros ortópteros que las estructuras o coloraciones que se ponen de manifiesto con los movimientos que realiza el animal en el cortejo, así como los sonidos acompañantes, actúan como barrera reproductiva, siendo característicos de las especies (Riede 1987).

Las diferencias existentes en el sonido producido por ambas bioformas (Larrosa et al. 2008) y las de tamaño y coloración (Clemente et al. 1987), apuntan en la dirección anteriormente señalada. Por ello es recomendable realizar estudios donde se comparen los comportamientos de ambas bioformas enfrentadas, así como estudios genéticos.

Referencias

Clemente ME, García MD & Presa JJ. 1987. Morphometric and pigmentary variation in Calliptamus barbarus Costa, 1836 in relationship with the environment, and its taxonomic value. In Evolutionary Biology of Orthopteroid Insects. (Baccetti B, ed.). Ellis Horwood Ltd.. Chichester, England: 184-189.

Faber A. 1953. Laut- und Gebärdensprache bei Insekten. Orthoptera (Geradflügler). Teil 1. Mitteilung aus dem Staatl Museum für Naturkunde in Stuttgart. Nr. 287. 198 pp.

Hugueny B & Louveaux A.1986. Gradient d'aridité et variation latitudinale de la taille dans des populations de Calliptamus barbarus Costa, 1836. (Insectes, Orthoptères, Acrididae). Acta Oecologica Generalis, 7,4: 317-333.

Jago ND. 1963. A revision of the genus Calliptamus, Serville 1831, (Orthoptera: Acrididae) Bulletin of British Museum.(Natural History).Entomology 13(9): 289-350.

Larrosa E, García MD, Clemente ME & Presa JJ. 2004. El comportamiento en cautividad de Calliptamus barbarus (Orthoptera, Acrididae). Memorie della Societá entomologica italiana. 82 (2): 615-630.

Larrosa, E, García, MD, Clemente ME & Presa JJ. (en prensa) Sound production in Calliptamus barbarus Costa, 1836 (orthoptera: Acrididae: Catantopinae). Annales de la Société. Entomologique de. France. (n.s)

Leonard SH & Ringo JM. 1978. Analysis of male courtship patterns and mating behaviour of Brachymeria

intermedia. Annals of the. Entomological Society of America. 71: 817-826.

Otte D. 1970. A Comparative Study of Communicative Behavior in Grasshoppers. Miscellaneous Publications. Museum of Zoology, University of Michigan, no. 141.

Otte D. 1984. The North American Grasshoppers. Volume II. Harvard University Press. Cambridge, MA.

Riede K. 1987. A comparative study of mating behaviour in some neotropical grasshopper (Acridoidea) . Ethology. 76:265-296.

Wood D, Ringo JM & Lawrence LJ., 1980. Analysis of Courtship sequences of the hybrids between Drosophila melanogaster and Drosophila simulans. Behaviour Genetics, 10: 459-466.