

**COMPORTAMIENTO COPULATORIO Y DEL SISTEMA
COPULATORIO DE *Oncideres gutturator* (FABRICIUS 1775)
(COLEOPTERA: CERAMBYCIDAE, LAMIINAE) EN LOS
LLANOS OCCIDENTALES DE VENEZUELA.**

Críspulo Marrero

*Museo de Zoología, Programa de Recursos Naturales Renovables
UNELLEZ Guanare Edo. Portuguesa Venezuela 3310*

RESUMEN

Se presenta detalladamente las pautas etológicas involucradas en el sistema de apareamiento de *Oncideres gutturator* (Fabricius). Las hembras son mas grandes que los machos y se aparean en sitios de agregación donde se constituyen grupos reproductivos. A diferencia de lo que ocurre en otras especies de Cerambycidae, en ésta, es la hembra la que escoge y prepara el sitio de apareamiento. Los grupos reproductivos están dominados numéricamente por las hembras, a veces hasta en proporciones de tres hembras por cada macho. Tanto machos como hembras pueden aparearse múltiples veces con más de un individuo del sexo opuesto.

SUMMARY

The detailed ethology of the mating process of *Oncideres gutturator* (Fabricius), is described in this study. *O. gutturator* species shows a marked sexual dimorphism characterized by a larger female. As in many other members of the Family Cerambycidae, *Oncideres gutturator* mates in aggregation with reproductive groups. *O. gutturator* however, differs from other species because the female chooses and prepares the mating site. The mating system is dominated numerically by females sometimes in a proportion of three females per male. Since males and females show multiple matings with more than one individual of the opposite sex.

PALABRAS CLAVE: Cerambycidae, Coleoptera, Poligamia, Poliandria, Apareamiento.

INTRODUCCION

El ciclo vital de algunas especies del género *Oncideres*, ha sido relativamente bien estudiado (Fonseca 1931, Bondar 1953, Da Solange-Napp 1977, Contin-Marínoni 1979 y Marrero 1993); sin embargo, algunos autores han descrito etapas aisladas del comportamiento reproductivo del género, sin unir con exactitud todo el conjunto de pautas que conforman la estructura etológica completa (Butovitsch 1939 y Boulard 1981). Los diferentes trabajos publicados más bien hacen énfasis en el comportamiento inusual que exhiben los individuos adultos debido a que éstos, con sus mandíbulas, cortan ramas de árboles para depositar

en ellas sus huevos; de esta forma garantizan que las larvas, quienes son xilófagas, puedan disponer de un sustento adecuado para su desarrollo completo. Este comportamiento también lo exhiben otros géneros de la familia Cerambycidae.

La subfamilia Lamiinae, a la cual pertenece el género *Oncideres*, tiene asignadas 7665 especies; esta cifra representa casi el doble de todas las especies de las otras siete subfamilias de la familia (Linsley 1959). Dentro del género *Oncideres* se han descrito poco menos de 70 especies. En su mayoría éstas tienen una gran importancia sobre la economía agrícola porque producen severos daños a cultivos tanto de frutas como de árboles maderables (Bondar 1953). Geográficamente, las especies del género *Oncideres* están restringidas al continente americano y su distribución se extiende desde Norteamérica hasta Argentina (Bondar 1953).

Algunos autores, entre ellos Bondar (1953), afirman que las especies de este género han evolucionado en una relación estrecha con ciertas familias botánicas, especialmente con las leguminosas. No obstante, bajo ciertas condiciones especiales o bajo inducción, pueden atacar otras familias de plantas.

Area de estudio

El estudio se realizó entre junio y agosto de 1990, 1991 y parte de 1992. Se tomó como área de estudio piloto una plantación de *Pithecelobium samanea*, *Pithecelobium dulce* y *Albizzia lebeck* (Mimosaceae), la cual forma parte de los jardines del campus de la Universidad de los Llanos "Ezequiel Zamora" (UNELLEZ), ubicada en Mesa de Cavacas Estado Portuguesa (Venezuela).

Geográficamente, el área de estudio pertenece a los llanos occidentales de Venezuela y la misma es adyacente al piedemonte andino. El clima de la zona es marcadamente estacional y está caracterizado por un período lluvioso entre los meses de mayo y noviembre y un período de sequía entre diciembre y abril. La precipitación anual es 2.000 mm en promedio y la temperatura promedio anual es de 30 °C. La vegetación natural, puede clasificar como de bosque tropófito semideciduo o deciduo tropical.

METODOS

Se trabajó a nivel de agrupaciones de individuos denominados grupos reproductivos. Estos fueron definidos como una congregación de machos y hembras, que se aparean localizadamente durante un lapso.

Se hicieron observaciones directas en el campo con luz diurna, sobre un total de 181 individuos que conformaron 11 grupos reproductivos. Se totalizaron aproximadamente 10 horas de observación por cada grupo. En dos grupos reproductivos (los números 1 y 5), mientras se realizaban las observaciones, se marcaron todos los individuos con colores de acuarela, haciendo uso de un pincel de punta fina; de esta manera se pudo hacer un seguimiento preciso de la actividad de cada individuo durante los lapsos de observación. Sobre los individuos del grupo reproductivo No 10, se hizo un seguimiento post-copulatorio. Se tomaron diapositivas y con base en éstas se elaboraron dibujos a tinta.

Al final del período de observación, sobre cada grupo reproductivo a excepción de los individuos del grupo No 10, todos los individuos estudiados, fueron colectados y fijados en una solución de formol al 5% y alcohol al 74%. A estos individuos fijados se les hizo una determinación de sexo y se midieron, con un calibrador Helios de .005 mm de apreciación, 81 hembras y 45 machos. Las medidas que se tomaron fueron: a) largo total y b) largo de las antenas.

Para determinar si el apareamiento entre los individuos de cada grupo reproductivo era al azar, se utilizó una prueba de Chi-cuadrado, suponiendo que cada hembra tenía la misma probabilidad de ser copulada por un macho.

RESULTADOS Y DISCUSION

Dimorfismo sexual y relación de sexos

Las hembras de *O. gutturator* suelen ser más robustas y largas que los machos. El promedio del largo de éstas fue de 24.49 mm (el máximo tamaño alcanzado fue de 29.40 mm y el mínimo fue de 19.20 mm); mientras que los machos presentaron un largo promedio de 23.02 mm (un largo máximo de 27.50 mm y un largo mínimo de 17.35 mm). Las antenas de los machos son ligeramente más largas que las de las hembras. La proporción de sexos está desviada en favor de las hembras, habiendo aproximadamente 2 hembras por cada macho (Tabla 1).

Tabla 1. Proporción de machos y hembras en los diferentes grupos estudiados.

No. Grupo	Total Individuos por Grupo	Machos por Grupo	Hembras por Grupo	Hembras por Macho
1	17	07	10	1.42
2	17	05	12	2.40
3	06	02	04	2.00
4	07	02	05	2.50
5	36	17	19	1.11
6	04	02	02	2.00
7	48	20	28	1.40
8	07	02	05	2.50
9	20	05	15	3.00
10	15	05	10	2.00
11	18	07	11	1.57

Comportamiento reproductivo

Fase 1: Decorticación anular.

La actividad reproductiva de *O. gutturator* en los árboles estudiados, comienza cuando una hembra, la cual será denominada en el presente estudio hembra iniciadora (HI), localiza una rama. Luego de posarse la explora cuidadosamente y realiza una serie de estrias superficiales en la corteza de la misma, y a lo largo del fuste principal. Tras uno o dos días de ejecutar minuciosamente esta actividad, la HI, empleando sus mandíbulas, comienza a eliminar la corteza en una zona de la rama, cercana al tronco del árbol (Figura 1A). Esta primera etapa del comportamiento reproductivo culmina en uno o dos días, cuando la HI completa una incisión en forma de banda de aproximadamente 1 cm de ancho alrededor de la rama. En esa zona elimina completamente la corteza (Figura 1B), y allí el xilema queda completamente desnudo.

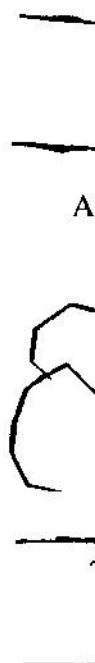


Figura 1. duran...
Deco...
mach...
hemb...
ovip...
ranu...
sobr...
estár...
no e...
Gilb...

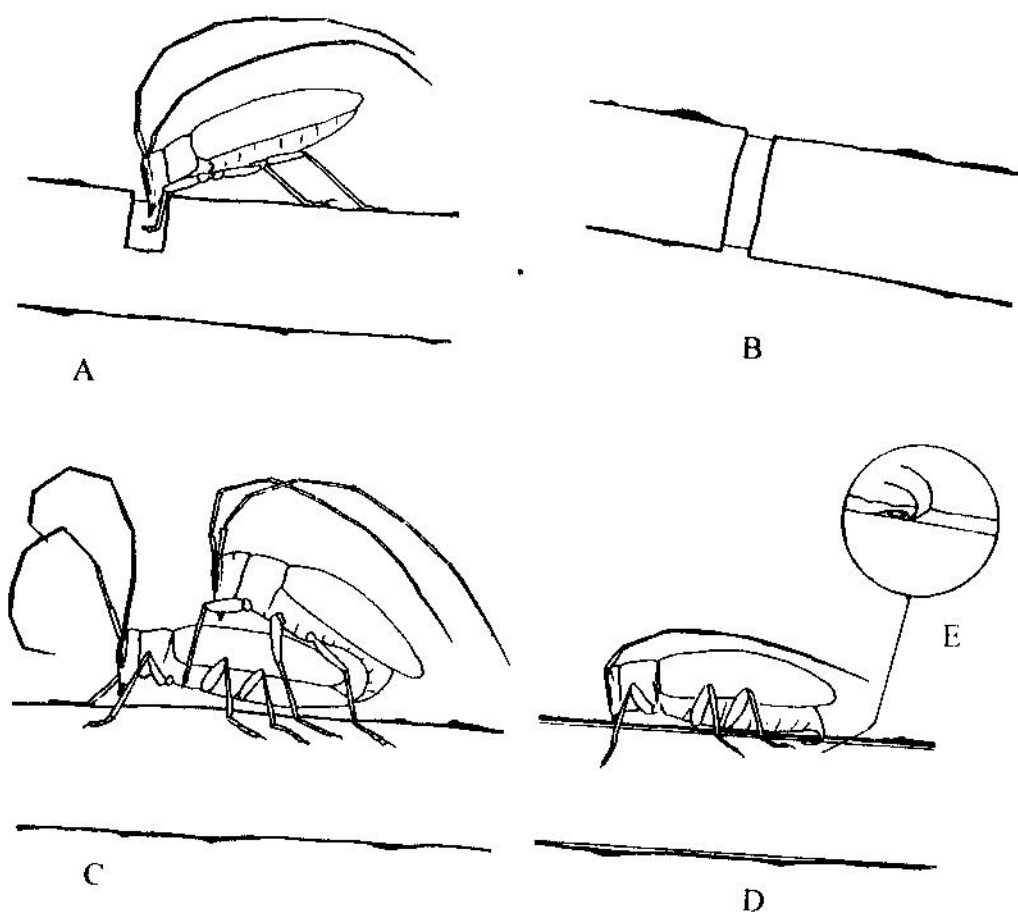


Figura 1. Principales eventos etológicos de *Oncideres gutturator* (Fab.) durante la reproducción. A. inicio de la Decorticación Anular. B. Decorticación Anular culminada (Fase I), C. Individuos copulando (el macho introduce su aedeago, Snodgrass, 1935) en el aparato genital de la hembra, D. Proceso de oviposición (Fase IV), E. detalle de la oviposición: la hembra introduce el aparato ovipositor por una pequeña ranura y coloca un huevo bajo la corteza (zona de puntos oscuros) y sobre el xilema (zona de puntos claros). Los dibujos desde A hasta D están hechos aproximadamente al doble del tamaño natural. El dibujo E, no está a escala. Los dibujos están basados en fotografías tomadas por Gilberto Ríos-Uzcátegui, Donald C. Taphorn y Williams (Junio 1991)

Durante la fase de decorticación anular se van congregando sobre la rama individuos de ambos sexos, quienes tienen fuertes interacciones entre ellos. Estas interacciones son principalmente: (a) cópulas heterosexuales eventuales y (b) combates entre los machos por la posesión de las hembras.

En algunas oportunidades estos combates culminan con el derrumbamiento de algunos machos hacia el suelo; en otras oportunidades, y como producto de esos combates, los machos sufren mutilaciones de las antenas o de las partes distales de las patas.

Fase 2: Post-decorticación.

Una vez concluida la decorticación anular, cesa por completo la actividad de corte sobre la rama durante aproximadamente siete días. En ese lapso la banda donde el xilema ha quedado desnudo se cubre con una película oscura de hongos.

Durante esta fase continúan las interacciones que se mencionaron anteriormente y también continúan llegando a la rama individuos de ambos sexos quienes finalmente conforman un grupo reproductivo (GR). El número de individuos en un grupo osciló entre 4 y 48 (Tabla 1).

Fase 3: Corte terminal.

Culminada la segunda fase, la HI procede con lo que se denominará: Corte terminal de la rama. Para ello, empleando sus fuertes mandíbulas mastica y desgasta periféricamente el xilema en la zona donde antes había realizado la decorticación anular. Esta fase culmina en aproximadamente dos días cuando la rama se escinde en el punto de desgaste y cae.

La hembra iniciadora es la que ejecuta casi en su totalidad el corte terminal, solo en casos muy eventuales, cuando ella se está alimentando en los extremos de la rama, otra hembra del grupo asume el trabajo de corte; en ningún caso los machos participan en esta actividad.

Fase 4: Oviposición.

Una vez que la rama está en el suelo, las hembras preparan con sus mandíbulas unos nichos entre la corteza y la capa superior del xilema, donde inmediatamente depositarán sus huevos. Este proceso ya había sido descrito por Butovitsch (1939), para varios géneros de la subfamilia Lamiinae (ej. *Oncideres*, *Plectrodera*, *Phryneta* y *Saperda*). Estos nichos son unas pequeñas ranuras transversales que atraviesan la corteza y llegan hasta la superficie del xilema.

Mientras las hembras preparan los nichos, los machos pueden estar cubriéndolas (Figura 1C). Una vez que la hembra concluye el nicho, inmediatamente gira 180 grados sobre sí misma, introduce el extremo de su aparato ovipositor y deposita un huevo (Figura 1D y 1E); seguidamente comienza la construcción de un nuevo nicho y repite el proceso completamente.

En algunas oportunidades se pudo observar a una hembra realizar las actividades de preparación del nicho y oviposición, aun sin estar siendo cubierta por un macho. No se observaron cópulas homosexuales entre las hembras, como en el caso de otros *Cerambycidae* descritos por Iwabuchi et al. 1987 e Iwabuchi 1988.

Cuando la hembra está en el proceso de depositar el huevo, el macho que la ha estado montando durante la preparación del nicho, puede mantenerse encima de ella y reiniciar la cópula cuando ésta termina de colocar el huevo; o por el contrario, puede dirigirse hacia otra hembra y cubrirla. Eventualmente se suscitan combates entre los machos por la posesión de una hembra; en estos casos el macho vencido simplemente huye y se dirige hacia otra hembra. En otras oportunidades, cuando los combates son más violentos, el macho vencido puede caer al suelo pero posteriormente sube de nuevo a la rama. En muchas oportunidades el combate entre los machos sólo se limita a un ligero contacto por parte de uno de los beligerantes, siendo suficiente para que el macho "atacado" abandone a la hembra.

Todos los individuos del grupo reproductivo alternan la actividad copulatoria con actividad alimentaria; para tales fines se dirigen hacia los extremos de las ramas y mastican las partes más tiernas de los ápices foliares.

El proceso de cópula y oviposición se extiende por tres o cuatro días, hasta que las hojas de la rama se marchitan completamente. De los individuos del grupo, a los cuales se hizo un seguimiento post-copulatorio, no se volvió a ver ninguno en otro grupo, y así no fue posible confirmar si los individuos que conforman un grupo reproductivo colonizan otra rama.

Sistema y patrón de apareamiento

Se tomaron datos sobre dos grupos reproductivos, en lo que respecta a los cruces entre los individuos. Sobre ambos grupos se hicieron observaciones en un lapso comprendido entre las 10:00 y las 17:00 horas. El grupo No. 5 estaba constituido por 25 individuos (14 hembras y 11 machos); durante el lapso de observación se verificaron un total de 38 cópulas. Los machos lograron aparearse como mínimo una vez y como máximo 6 veces (en promedio se aparearon 3.36 veces), con un promedio de 3.18 hembras distintas. Por su parte las hembras fueron copuladas como mínimo una vez y como máximo 5 veces (el promedio de copulas de las hembras fue de 2.35 veces) y el promedio de machos distintos con los que copuló cada hembra de este grupo fue de 2.28. Análogamente en el grupo No. 1 se pudieron compilar los siguientes datos: total de individuos 18 (10 hembras, 8 machos); total de cópulas verificadas 22; promedio de apareamientos de los machos 2.75; promedio de hembras distintas con las que copuló cada macho 2.12; promedio de recepciones por parte de las hembras 2.0; promedio de machos distintos con los que copuló cada hembra 1.7. Los resultados de la prueba de Chi cuadrado, teniendo como hipótesis nula (H_0) que todas las hembras tienen la misma probabilidad de ser copuladas por los machos, no son concluyentes: para el grupo No. 5 se rechaza la hipótesis nula, mientras que para el grupo 1 ésta se acepta (Tabla 2).

Tabla 3. Resultados de la prueba de Chi cuadrado, aplicada a los individuos de los grupos reproductivos 1 y 5. (Hipótesis nula, H_0 = Cada hembra tiene la misma oportunidad de ser copulada por un macho, dentro de su grupo reproductivo respectivo).

Grupo	X^2	F Esperada	F del Evento*	GL	V.C.	L. de C.	Decisión
1	4.66667	2.40000	20	9	2.09	0.99	Aceptación
5	0.66667	3.00000	38	13	4.11	0.99	Rechazo

* Total de cópulas de todas las hembras en el respectivo grupo.

Halliday (1982) y Thornhill & Alcock (1983), discuten ampliamente sobre los sistemas de apareamiento en distintos grupos animales, incluyendo a los insectos. Aplicando esos conceptos al presente estudio, tenemos que *O. gutturator* practica una poligamia del tipo Poliandria/Poliginia (Polygynous/Polyandrous), ya que una hembra puede copular hasta con cinco machos distintos y a su vez un macho puede copular hasta con seis hembras distintas.

A "grosso modo", el sistema de apareamiento de *O. gutturator* es similar al que exhiben la mayoría de los miembros de la familia Cerambycidae, esto es, la cópula tiene lugar en sitios de agregación sobre un hospedero vegetal específico (Linsley, 1959; Iwabuchi, 1988; Zeh et al., 1992). Pero, a diferencia de otros miembros de la familia, en el caso de *O. gutturator*, es la hembra fundadora la que inicia el proceso y atrae hacia el sitio de cópula y desove, tanto a los machos como a las otras hembras que eventualmente constituyen el grupo reproductivo.

Por otra parte, a diferencia de muchos insectos y en general de muchos animales, en *O. gutturator* la proporción de sexos está desviada en favor de las hembras (aproximadamente dos hembras por cada macho, Tabla 1), por lo que no se ajusta a la proporción más común de un macho por cada hembra.

En el proceso de atracción y de conformación del grupo reproductivo, puede ser que el olor que se expandiría cuando la hembra iniciadora realiza las estrías superficiales (no los nichos para depositar los huevos) atrae sobre la rama que posteriormente va a ser cortada. En este sentido el sistema sería similar al que exhibe la especie *Thanasimus dubius* (Coleoptera: Cleridae); la cual también forma grupos reproductivos que se cohesionan por completo, cuando el árbol hospedero desprende un fuerte olor al ser atacado masivamente por estos coleópteros.

Un caso similar fue descrito para el género *Monochamus* (Coleoptera: Cerambycidae) por Dyer & Seabrook (1978) e Ikeda et al. (1980). Estos autores comprobaron que los individuos del referido género conforman un grupo reproductivo sólo cuando son atraídos hacia los pinos por sustancias volátiles emitidas por la madera.

La decorticación anular que practica la hembra iniciadora de *O. gutturator*, puede tener el efecto de que durante los siete días que dura la fase 2 (Post-decorticación), la rama sólo recibe fluidos (principalmente agua y sales disueltas), por los vasos leñosos del xilema; pero los productos de la fotosíntesis (especialmente azúcares y aminoácidos), se acumulan parcialmente en la parte distal debido a que el corte anular impide su retorno hacia el tallo principal del árbol.

Esta situación permite que la hembra iniciadora, mediante la Decorticación Anular, esté en capacidad de ofrecer tanto a los machos, como al resto del grupo reproductivo y a su futura prole, una rama "bioquímicamente diferente" del resto del árbol. Se pudo constatar indirectamente que, en efecto, esta rama es bioquímicamente diferente del resto, porque de las estrias hechas por las hembras, brota un líquido azucarado que atrae masivamente a numerosas hormigas, y el cual es lamido profusamente por éstas. En una oportunidad pudo observarse a un coleóptero de la familia Scarabaeidae, al cual normalmente se lo encuentra sobre frutos en fermentación tales como bananos y mangos, consumiendo ese exudado. Estas congregaciones de hormigas, u otros insectos dedicados a lamer esos exudados, no se observan sobre las otras ramas del mismo árbol, que no han sido atacadas por los cerambícidos.

AGRADECIMIENTOS

A los Doctores. Kikuo Iwabuchi (Japón), Jerome Kukor (U.S.A.) Ubirijara R. Martin (Brasil), Pierre Boulard (Francia), Jimmie Tomerson (U.S.A.) y al Ingeniero Julio Gelves (Venezuela), quienes gentilmente me hicieron llegar un importante material bibliográfico. Al Dr. Trevor Walker (U.K.) por cuya mediación se identificaron hasta especie los ejemplares de *Oncideres gutturator* (Fab.). Al Dr. Donald C. Taphorn y la Dra. Angela Smith quienes transcribieron al inglés el resumen. Al Ingeniero Manuel González-Fernández quien colaboró con los bocetos de los dibujos a tinta. Los Ingenieros Gilberto Ríos-Uzcátegui y Williams Hidalgo, y el Dr. Donald C. Taphorn tomaron las fotografías. Parte de los fondos para la realización de este trabajo provienen del Proyecto de investigación 1231888 de la secretaría de investigación de la UNELLEZ.

LITE

Bonda
desBoular
un
FraButov
ErrConti
ataDa Fo
Th
EnDyer,
sel
CeHallie
CHIkeda
for
(CIwab
(CIwab
O
in
ALins
E

Mar

LITERATURA CITADA

- Bondar G. 1953. A biologia do género *Oncideres* (Col.: Cerambycidae) e descricao de nova espécie. *Agronomia*, Rio de Janeiro, 12 (2): 29-31.
- Boulard, M. 1981. Décortication annulaire et combat précopulatoire chez un Longicorne néotropical. *Bulletin de la Société Entomologique de France*. Tome 86.
- Butovitsch, H. von. 1939. Zur Kenntnis der Paarung, Eiablage und Ernährung der Cerambiciden. *Entomol Tidskr.* 60: 206-258.
- Contin-Marinoni, R. 1979. Sobre alguns Cerambycidae (Coleoptera) que atacam *Acacia decurrens* (Wild.). *Dusenla*, 12 (4): 209-217.
- Da Fonseca, J. 1931. Observacoes sobre a biologia do *Oncideres aegrota* Thoms, (Col.: Cerambycidae). Instituto Biologico Sao Paulo. *Rev. de Entomologia*, Vol. I Fase I.
- Dyer, L. J. & W. D. Seabrook. 1978. Some aspect of oviposition site selection in *Monochamus notatus* and *M. scutellus* (Coleoptera: Cerambycidae). *Journal Chemical Ecology*, 199-210.
- Halliday, T. 1982. Sexual strategy. The University of Chicago Press. Chicago.
- Ikeda, T.; N. Endo; A. Yamane; K. Oda & T. Toyoda. 1980. Attractants for the japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae). *Appl. Ent. Zool.* 15: 358-36.
- Iwabuchi, K. 1988. Mating behaviour of *Xylotrechus pyrrhoderus* Bates (Coleoptera: Cerambycidae). VI Mating System.
- Iwabuchi, K.; J. Takahashi & T. Sakai. 1987. Occurrence of 2,3-Octadienol and 2-Hydroxy 3-octanone, possible male sex pheromone in *Xylotrechus chinensis* Chevrolat (Coleoptera: Cerambycidae). *Appl. Ent. Zool.*, 22: 110-111.
- Linsley, G. E. 1959. Ecology of Cerambycidae. *Annual Review of Entomology*, 7:189-206.
- Marrero, C. 1993. Los coleopteros: Un grupo de insectos muy diverso.

Natura, No. 97. Venezuela.

Snodgrass, R. E. 1935. Principles of Insect Morphology. McGraw-Hill Book Company N.Y. and London.

Solange-Napp, D. 1977. Sobre a ontogenia de *Oncideres guttulata* Thomson, 1868 (Coleoptera: Cerambycidae, Lamiinae). *Rev. Bras. Ent.*, 21(1): 19-23.

Thornhill, R. & J. Alcock. 1983. The Evolution of insect mating systems. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts and London.

Zeh, D.; J. Zeh & G. Tavakilian. 1992. Sexual selection and sexual dimorphism in the harlequin beetle *Acrocinus longimanus*. *Biotropica*, 24 (1): 86-96.