

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Diferenciación y datos de la historia biológica de *Alchisme grossa*
(Auchenorrhyncha, Membracidae) en poblaciones al noreste y noroeste
de los Andes Ecuatorianos.**

**Disertación previa a la obtención del título de Licenciado en ciencias
Biológicas**

LUIS FELIPE CAMACHO CÁRDENAS

Quito, 2011

Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas del candidato Luis Felipe Camacho Cárdenas ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; Por tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Dr. Clifford Keil

Director de la Disertación

Quito, 1 de diciembre de 2011

A todos aquellos membrados que involuntariamente dieron su vida por este estudio.

AGRADECIMIENTOS

Al director de mi tesis de licenciatura Clifford Keil, y lectores Olivier Dangles y Álvaro Barragán por su veraz crítica. A mis profesores Juan Guayasamin, Julio Sánchez, Jaime Jaramillo, y Santiago Ron por su ayuda, apertura e invaluable enseñanzas. Al Dr. Rex Cocroft por colaborar e inspirar en mí el gusto por Membracidae. Una especial mención a Florencio Maza por su continuo apoyo y tutela en el laboratorio. A mi familia, mi madre Graciela Cárdenas, mi padre Luis Camacho, y mi hermano Alejandro Camacho por su soporte tanto moral, logístico y técnico. Con mucho amor, un agradecimiento especial a mi novia Gabriela Barragán por su ayuda e incondicional sustento moral. A mis amigos y colegas Lucía Fiallos, David Terán, Paula Terán, Mauricio Vega, Adriana Argoti, Sisimac Duchicela, Diego Páez, Paúl Chávez, y Andrés Monge por participarme de su camaradería, soporte moral y técnico.

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS.....	v
TABLA DE CONTENIDOS.....	vi
LISTA DE FIGURAS	ix
LISTA DE TABLAS	xii
LISTA DE ANEXOS	xv
1. RESUMEN.....	17
2. ABSTRACT	19
3. INTRODUCCIÓN.....	21
3.1 GENERALIDADES DE LA FAMILIA MEMBRACIDAE.....	21
3.2 EL MEMBRÁCIDO <i>ALCHISME GROSSA</i>	24
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	29
4.1 ÁREAS DE ESTUDIO.....	29
4.2 MORFOMETRÍA.....	30
4.3 FUERZA DE SALTO.....	32
4.4 MASA DE HUEVOS Y CUIDADO MATERNAL.....	34
4.5 USO DE PLANTA HOSPEDERA.....	36
4.6 PARASITISMO	37

4.7 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	37
4.7.1 MORFOMETRÍA	37
4.7.2 FUERZA DE SALTO	39
4.7.3 MASA DE HUEVOS Y CUIDADO MATERNAL	40
4.7.4 USO DE PLANTA HOSPEDERA	40
4.7.5 PARASITISMO	41
5. RESULTADOS	43
5.1 MORFOLOGIA.....	43
5.2 FUERZA DE SALTO.....	46
5.3 MASA DE HUEVOS Y CUIDADO MATERNAL.....	47
5.4 PLANTA HOSPEDERA	50
5.5 PARASITISMO	53
6. DISCUSIÓN.....	56
6.1 MORFOMETRÍA.....	56
6.2 FUERZA DE SALTO.....	60
6.3 MASA DE HUEVOS Y CUIDADO MATERNAL.....	63
6.4 PLANTA HOSPEDERA	66
6.5 PARASITISMO.....	72
6.6 MODELO INTEGRADO	74
6.7 RECOMENDACIONES.....	79

7. LITERATURA CITADA.....	82
8. FIGURAS.....	89
9. TABLAS.....	115
10. ANEXOS.....	142

LISTA DE FIGURAS

1. Mapa con las localidades del estudio.....	90
2. Medidas morfométricas tomadas en el plano frontal de <i>Alchisme grossa</i>	91
3. Medidas morfométricas tomadas en el plano sagital de <i>Alchisme grossa</i>	92
4. Mediciones morfométricas tomadas en las patas de <i>Alchisme grossa</i>	93
5. Medición de la superficie alar de las alas de <i>Alchisme grossa</i>	94
6. Funciones discriminantes canónicas del análisis discriminante sobre la morfología de las hembras de <i>Alchisme grossa</i> en Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....	95
7. Valores de F de cada medida morfométrica para el test de Lambda de Wilks del análisis discriminante sobre las medidas morfométricas de las hembras de <i>Alchisme grossa</i> en Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....	96
8. Distribuciones normales del tamaño de los especímenes machos y hembras de <i>Alchisme grossa</i> de Mindo, Tandayapa y Yanayacu expresado en la longitud del tamaño del tórax.....	97
9. Desviaciones del tamaño de cada estructura con respecto a lo esperado por el tamaño corporal de las hembras de <i>Alchisme grossa</i> de Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....	98
10. Funciones discriminantes canónicas del análisis discriminante sobre la morfología de los machos de <i>Alchisme grossa</i> en Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....	99
11. Valores de F de cada medida morfométrica para el test de Lambda de Wilks del análisis discriminante sobre las medidas morfométricas de los machos de <i>Alchisme grossa</i> en Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....	100

12. Desviaciones del tamaño de cada estructura con respecto a lo esperado por el tamaño corporal de los machos de <i>Alchisme grossa</i> de Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....	101
13. Desviaciones del tamaño de cada estructura con respecto a lo esperado por el tamaño corporal de hembras y machos de <i>Alchisme grossa</i> de Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....	102
14. Funciones discriminantes canónicas del análisis discriminante sobre el cuidado maternal y reproductivo de <i>Alchisme grossa</i> en Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....	103
15. Valores de F de cada medida morfométrica para el test de Lambda de Wilks del análisis discriminante sobre el cuidado maternal y reproductivo de <i>Alchisme grossa</i> en Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....	104
16. Medidas de ancho (mm), longitud (mm), y superficie (mm ²) de las masas de huevos de <i>Alchisme grossa</i> en Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....	105
17. Número de huevos de <i>Alchisme grossa</i> en Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....	106
18. Proporción de la superficie dorsal de las hembras de <i>Alchisme grossa</i> con respecto a la superficie de sus masas de huevos en Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....	107
19. Coeficientes de cuidado maternal para las hembras de <i>Alchisme grossa</i> de Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....	108
20. Medianas y rangos intercuartiles para la distancia a la planta hospedera más cercana y a la hembra con huevos más cercana en <i>Alchisme grossa</i> de Mindo y Tandayapa.....	109

21. Porcentajes de hembras de <i>Alchisme grossa</i> con masas de huevos solitarias y agregadas en Mindo y Tandayapa, y porcentajes de plantas ocupadas por una o más de una hembra con masas de huevos.....	110
22. Medianas y rangos intercuartiles para el porcentaje de huevos parasitados por masa de huevos de <i>Alchisme grossa</i> en Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....	111
23. Modelo de supervivencia en relación al número de hembras de <i>Alchisme grossa</i> con huevos en una planta, nivel de parasitismo y abundancia de plantas.....	112
24. Modelo de número de hembras con huevos de <i>Alchisme grossa</i> en una planta en relación a la abundancia de plantas, en ausencia de parasitismo.....	113
25. Modelo integrado del efecto de las variables ecológicas y morfológicas en la supervivencia de <i>Alchisme grossa</i>	114

LISTA DE TABLAS

1. Resultados de la clasificación del análisis discriminante de las medidas morfométricas de las hembras de *Alchisme grossa* de Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....116
2. Test de igualdad de las medias de los grupos del análisis discriminante de las medidas morfométricas de las hembras de *Alchisme grossa* de Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....117
3. Agrupación de las hembras de *Alchisme grossa* de cada población según las medias de las medidas morfométricas.....118
4. Estadísticos descriptivos para las medidas morfométricas de hembras de *Alchisme grossa* de Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....120
5. Resultados de la clasificación del análisis discriminante de las medidas morfométricas de los machos de *Alchisme grossa* de Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....121
6. Test de igualdad de las medias de los grupos del análisis discriminante de las medidas morfométricas de los machos de *Alchisme grossa* de Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....122
7. Agrupación de los machos de *Alchisme grossa* de cada población según las medias de las medidas morfométricas.....123
8. Estadísticos descriptivos para las medidas morfométricas de machos de *Alchisme grossa* de Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....125

9. Test de igualdad de las medias entre las medidas morfométricas de hembras y machos de <i>Alchisme grossa</i> de Mindo.....	126
10. Test de igualdad de las medias entre las medidas morfométricas de hembras y machos de <i>Alchisme grossa</i> de Tandayapa.....	127
11. Test de igualdad de las medias entre las medidas morfométricas de hembras y machos de <i>Alchisme grossa</i> de Yanayacu.....	128
12. Estadísticos descriptivos para los datos utilizados en el cálculo de la energía cinética del salto de <i>Alchisme grossa</i> de Tandayapa.....	129
13. Correlaciones simultáneas de Pearson para los datos de <i>Alchisme grossa</i> de Tandayapa de la energía cinética ejercida en el salto, longitud del proceso coxal mesotorácico, longitud del fémur metatorácico, y ancho y longitud de la tibia metatorácica.....	130
14. Resultados de la clasificación del análisis discriminante de las medidas del nido y cuidado maternal de <i>Alchisme grossa</i> de Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....	131
15. Test de igualdad de las medias de los grupos del análisis discriminante de las medidas del nido y cuidado maternal de <i>Alchisme grossa</i> de Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....	132
16. Agrupación de las poblaciones de <i>Alchisme grossa</i> según las medias de las medidas de masa de huevos y cuidado maternal.....	133
17. Estadísticos descriptivos para los datos de masa de huevos y cuidado maternal de <i>Alchisme grossa</i> de Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....	134
18. Presencia, uso y porcentaje de especímenes encontrados en plantas hospederas por <i>Alchisme grossa</i> en Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....	135

19. Estadísticos descriptivos para los datos de uso de planta hospedera de las hembras de *Alchisme grossa* en Mindo y Tandayapa.....136
20. Correlaciones simultáneas de Pearson para los datos de *Alchisme grossa* de Mindo del número de hembras con huevos en la planta, distancia a la planta hospedera más cercana, y distancia a la hembra con huevos más cercana.....137
21. Correlaciones simultáneas de Pearson para los datos de *Alchisme grossa* de Tandayapa del número de hembras con huevos en la planta, distancia a la planta hospedera más cercana, y distancia a la hembra con huevos más cercana.....138
22. Estadísticos descriptivos para los datos de uso de planta del porcentaje de huevos parasitados por masa de huevos de *Alchisme grossa* en Mindo, Tandayapa y Yanayacu.....139
23. Correlaciones simultáneas de Pearson para los datos de *Alchisme grossa* de Mindo del Porcentaje de huevos parasitados, coeficiente de cuidado maternal, porcentaje de cobertura de la hembra sobre el nido, número de hembras con huevos en la planta, distancia a la hembra con huevos más cercana y distancia a la planta hospedera más cercana.....140
24. Correlaciones simultáneas de Pearson para los datos de *Alchisme grossa* de Yanayacu del porcentaje de huevos parasitados, coeficiente de cuidado maternal y porcentaje de cobertura de la hembra sobre el nido.....141

LISTA DE ANEXOS

1. Mapa con localidades donde se hayan recolectado especímenes de <i>Alchisme grossa</i> depositados en el museo de invertebrados QCAZ de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador.....	143
2. Lista de localidades donde se hayan recolectado especímenes de <i>Alchisme grossa</i> depositados en el museo de invertebrados QCAZ de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador.....	144
3. Grabación de la onda de sonido generada por la vibración del salto de <i>Alchisme grossa</i>	146
4. Onda de sonido generada por el salto de <i>Alchisme grossa</i> en Tandayapa.....	147
5. Medición de la superficie dorsal de las hembras de <i>Alchisme grossa</i>	148
6. Medición de las masas de huevos de <i>Alchisme grossa</i>	149
7. Fotografías de huevos sanos y huevos sin parasitar de <i>Alchisme grossa</i> de Mindo y Yanayacu.....	150
8. Fotografías de avispas incubando dentro de los huevos de <i>Alchisme grossa</i> de Mindo y Yanayacu.....	151
9. <i>Cestrum</i> sp. de Mindo.....	152
10. <i>Solanum</i> sp1 de Mindo y Tandayapa.....	153
11. <i>Iochroma</i> sp. en Tandayapa.....	154
12. <i>Solanum</i> sp2. en Tandayapa.....	155
13. <i>Cuatresiasp.</i> en Yanayacu.....	156
14. Muestra seca de <i>Solanum</i> sp3. en Yanayacu.....	157

15. Muestra seca de <i>Solanum</i> sp4. en Yanayacu.....	158
16. Avispas parasitoideas de <i>Alchisme grossa</i> recolectadas en Mindo, y Yanayacu...	159
17. Hembra de <i>Alchisme grossa</i> sobre tallo de <i>Solanum</i> sp1 en Tandayapa.....	160
18. Hembra de <i>Alchisme grossa</i> con heridas cicatrizadas cuidando sus huevos en Yanayacu.....	161

1. RESUMEN

Alchisme grossa Fairmaire (Auchenorhyncha: Membracidae: Hoplophorionini) habita en bosques submontanos en el Ecuador y el Neotrópico. Poblaciones en Mindo y Tandayapa, al occidente de los Andes, y en Yanayacu, al oriente de los Andes, fueron comparadas en cuanto a su morfología, comportamiento, y uso de planta hospedera para evaluar una diferenciación potencial por aislamiento geográfico y por altitud. Se encontró un claro dimorfismo sexual principalmente en cuanto al tamaño en las poblaciones de Mindo y Tandayapa; esta diferencia fue menos marcada en la población de Yanayacu. Existieron diferencias entre las poblaciones con respecto a su pronoto, longitud de las patas, y área de las alas. En general, la población en Yanayacu fue más grande que los insectos en Mindo y Tandayapa, excepto por el ancho de su cabeza. El tamaño del proceso coxal mesotorácico y la tibia metatorácica clava fue positivamente correlacionada con el desempeño al saltar en la población de Tandayapa. El parasitismo de los huevos por avispas fue medido en cada población. Aquellas de Mindo y Yanayacu presentaron actividad parasítica en 17% y 45% de los huevos respectivamente. En Tandayapa no se observó parasitismo. Diferencias en las estrategias de cuidado maternal y la morfología fueron correlacionadas con la presencia y ausencia de parasitismo. Los índices de cuidado maternal fueron más altos en Mindo y Yanayacu, y los más bajos en Tandayapa. Las hembras cubren su masa de huevos con su pronoto. En Mindo el área del pronoto fue en promedio 1,15 veces más grande que el promedio del área de las masas de huevos. En Yanayacu fue igual que la masa de huevos, y en Tandayapa representó solo 0,68 el área de la masa de huevos. La media del número de huevos por masa de huevos fue más alta en Tandayapa (106), intermedia en Mindo (93) y

más baja en Yanayacu (88). En este estudio, *Alchisme grossa* usó plantas solanáceas de cinco géneros diferentes. Sin embargo, el patrón de uso de las plantas fue diferente en cada localidad. Tanto en Mindo como en Tandayapa, hembras de *A. grossa* se las encontró en *Solanum* sp1; pero, la población de Mindo también utilizó *Cestrum* sp y *Brugmansia arborea*, a pesa de que estas plantas también se las encontró en Tandayapa. La población de Tandayapa se encontró en *Iochroma* sp and *Solanum* sp2. En contraste, la población en Yanayacu fue encontrada en *Cuatresia* sp, *Solanum* sp3 y *Solanum* sp3 que no fueron encontradas en las dos localidades al occidente de los Andes. Estas diferencias en uso de planta hospedera, morfología, y comportamiento entre las poblaciones sugiere un proceso de divergencia entre las poblaciones de Mindo y Tandayapa al lado oeste de los Andes, y entre estas y aquella de Yanayacu al lado este de los Andes.

Palabras clave: *Alchisme grossa*, cuidado maternal, fuerza de salto, morfología, parasitismo, planta hospedera.

2. ABSTRACT

Alchisme grossa Fairmaire (Auchenorrhyncha: Membracidae: Hoplophorionini) inhabits submontane forests in Ecuador and the Neotropics. Populations from Mindo and Tandayapa on the western side of the Andes and Yanayacu on the eastern side of the Andes were compared using morphology, behavior, and host plants to examine potential divergence due to isolation by geography and altitude. There was clear sexual dimorphism in size in populations from Mindo and Tandayapa; this was less pronounced in the Yanayacu population. There were differences between populations in their pronota, length of legs and wing surface. Generally, the population at Yanayacu was larger than the insects at Mindo and Tandayapa except for measures of head width. The size of the mesothoracic coxal process and the clavate metathoracic tibia was correlated with jumping ability in the Tandayapa population. Egg parasitism by wasps was measured in each population. The Mindo and Yanayacu populations had significant parasitism, 17% and 45% respectively. In Tandayapa, no parasitism was observed. Differences in maternal care strategies and morphology were correlated with the presence or absence of parasitism. Indices of maternal care were highest at Mindo and Yanayacu and lowest at Tandayapa. Females guard their egg mass by covering it with their pronotum. In Mindo the mean area of the pronotum was 1,15 times larger than the mean area of the egg mass. At Yanayacu, it was equal to the egg mass while at Tandayapa it represented only 0,68 times the egg mass surface. The mean number of eggs per mass was highest at Tandayapa (106), intermediate at Mindo (93) and lowest at Yanayacu (88). In this study, *Alchisme grossa* used solanaceous host plants from five different genera. However, the pattern of host plant use at

each location was different. In both Tandayapa and Mindo, *A. grossa* females were found on *Solanum* sp1 however the Mindo population also used *Cestrum* sp and *Brugmansia arborea* although these plants were also found in Tandayapa. The population at Tandayapa were found on *Iochroma* sp and *Solanum* sp2. In contrast, the population at Yanayacu was found on *Cuatresia* sp, *Solanum* sp3 and *Solanum* sp3 that were not found at the two locations west of the Andes. These differences in host plant utilization, morphology and behavior between populations suggest a continuing divergence process between Mindo and Tandayapa populations on the western side of the Andes and between these populations and the population at Yanayacu on the eastern side of the Andes.

Keywords: *Alchisme grossa*, host plant, jump strength, maternal care, morphology, parasitism.

3. INTRODUCCIÓN

3.1 GENERALIDADES DE LA FAMILIA MEMBRACIDAE

La familia Membracidae es un grupo principalmente tropical. Cuenta con alrededor de 3300 especies descritas en el mundo y se cree existen muchas más especies nuevas en los bosques neotropicales (Godoy *et al.*, 2006). La principal y más llamativa característica de los membrácidos es su pronoto exageradamente desarrollado (Wood, 1993). El pronoto es el primer segmento frontal del insecto el cual se extiende dorsalmente y este muestra en la familia una increíble diversidad de formas (Wood, 1993). Los membrácidos son insectos exclusivamente fitófagos (Godoy *et al.*, 2006). Diferentes especies y grupos dentro de la familia tienen un diferente grado de especialización por su planta hospedera, en la cual no solo se alimentan sino también sobre la cual se reproducen y cumplen todo su ciclo de vida (Godoy *et al.*, 2006). La familia Membracidae muestra perfiles de comportamiento definidos en cuanto a su modo de vida. Existen especies solitarias, gregarias y subsociales (Godoy *et al.*, 2006; Lin, 2006). La subsocialidad es uno de los aspectos comportamentales más relevantes de la familia (Godoy *et al.*, 2006). Este modo de vida se define por la presencia de cuidado maternal (Godoy *et al.*, 2006). Este cuidado maternal varía en las especies que lo exhiben, desde hembras que cuidan pasivamente de sus huevos al colocarse encima de ellos, hasta hembras que exhiben un comportamiento activo de defensa de los huevos y las ninfas hasta su adultez (Lin, 2006). El modo de vida gregario se presenta con especies que viven en agrupaciones de individuos adultos y ninfas sin que exista cuidado parental alguno por parte de los adultos (Lin, 2006). Las especies solitarias viven sin

agregarse y sin presentar cuidado maternal alguno a lo largo de toda su vida (Lin, 2006). Adicionalmente, otro aspecto llamativo del comportamiento de la familia Membracidae es la existencia de una marcada relación mutualista con himenopteros, especialmente hormigas (Godoy *et al.*, 2006; Lin, 2006; Perotto *et al.*, 2002). Este mutualismo se fundamenta en la producción de melado por parte de los membrácidos, el cual es una sustancia azucarada producto de la digestión de la savia, y el cual es recolectado como alimento por las hormigas (Godoy *et al.*, 2006; Lin, 2006; Perotto *et al.*, 2002). A cambio, las hormigas protegen activamente a los membrácidos (Godoy *et al.*, 2006; Lin, 2006; Perotto *et al.*, 2002).

Por otro lado, estudios en la comunicación en la familia han demostrado una gran diversidad de señales acústicas por vibración del sustrato (Cocroft y McNett, 2006). Con respecto al cuidado maternal, muchos estudios en *Umbonia crassicornis* muestran que este tipo de comunicación es clave en la coordinación de una defensa efectiva de la progenie por parte de su madre (Cocroft y McNett, 2006). En presencia de un atacante las ninfas realizan llamados coordinados que viajan desde el punto de origen de la alarma hasta la madre (Cocroft, 1996). En respuesta la madre reacciona al llamado dirigiéndose al origen del peligro (Cocroft, 1996) y mostrando su conducta defensiva de abanicado de alas y movimientos bruscos del cuerpo (Lin, 2006). Adicionalmente, se han estudiado también este tipo de señales en la familia cumpliendo funciones reproductivas en rituales por parte del macho a la hembra (Cocroft y McNett, 2006).

Notablemente, la familia Membracidae muestra una clara interrelación entre su taxonomía, morfología, comportamiento y biogeografía (Wood, 1993). Morfológicamente, las especies

de membrácidos muestran diferentes configuraciones en su morfología según su modo de vida. Por ejemplo, especies subsociales muestran pronotos amplios, de gran superficie y en forma de escudo, se cree para facilitar la defensa de los huevos al poder cubrir toda la puesta (Lin, 2006; Wood, 1993). Por otro lado, especies que no exhiben cuidado maternal tienen pronotos de diversas formas cumpliendo funciones de camuflaje, aposematismo o que faciliten mutualismo con himenópteros (Wood, 1993). Además, se halla una clara tendencia por la existencia de especies con una marcada subsocialidad en bosques de altura, y especies gregarias o solitarias en bosques tropicales de baja altura (Wood, 1993). La subsocialidad en las especies va decreciendo en intensidad y frecuencia, conforme las especies van ocupando pisos altitudinales más bajos (Olmstead y Wood, 1990). Se cree que tal hecho está relacionado con el incremento en la actividad y diversidad de hormigas en ecosistemas de menor altura, dado que el cuidado maternal suele ser relegado a las hormigas (Wood, 1993). De tal forma, taxa definidos dentro de la familia tienen una mayor diversidad en determinados ecosistemas dado su modo de vida subsocial o no (Wood, 1993). Por ejemplo, la tribu Hoplophorionini, caracterizada por su subsocialidad y morfología correspondiente, concentra su diversidad principalmente en bosques tropicales de altura (Lin, 2007; McKamey & Deitz, 1996; Wood, 1993), cumpliendo con los patrones biogeográficos en cuanto a morfología y comportamiento.

Adicionalmente, Membracidae exponen un caso modelo de especiación simpátrica por cambios en el uso de planta hospedera (Lin y Wood, 2002). Estudios en *Enchenopa binotata* muestran que la especie es en realidad un complejo de al menos ocho especies (Pratt y Wood, 1993) aisladas reproductivamente la una de la otra alocrónicamente por uso diferenciado de planta hospedera (Wood y Guttman, 1985). Este complejo de especies vive

en Norteamérica y, cumple un ciclo de vida adaptado a las cuatro estaciones de la zona. Las madres colocan huevos enterrados en el tejido vegetal de su planta hospedera, los cuales sobrevivirán en dormancia durante el invierno (Wood, 1987). En primavera, cambios en la fisiología de la planta hospedera reaniman a los huevos y los hacen eclosionar (Wood, 1987). Cada especie del complejo utiliza una especie diferente de planta hospedera; y, a su vez, cada planta hospedera presenta los cambios fisiológicos gatillados por la primavera a tiempos diferentes. Esta asincronía entre las especies de planta hospedera promueven ventanas de reproducción desfasadas temporalmente entre las especies de *Enchenopa binotata* (Wood y Guttman, 1982). Además, el complejo muestra una fuerte preferencia de cada especie por copular y colocar los huevos en su planta hospedera (Wood y Guttman, 1983). También, un incremento en la mortalidad de los huevos se ha demostrado en caso de un uso forzado de planta hospedera diferente (Wood y Guttman, 1983).

3.2 EL MEMBRÁCIDO *ALCHISME GROSSA*

Alchisme grossa es un membrácido que cumple los patrones biogeográficos, comportamentales, morfológicos y taxonómicos propuestos para la familia Membracidae. Aunque no existe un estudio que defina la distribución de la especie, el género *Alchisme* se distribuye desde el norte de México hasta el sur de Chile (Godoy *et al.*, 2006), y existen reportes de *A. grossa* desde Guatemala hasta Perú (Ceballos, 1967). En Ecuador, *Alchisme grossa* se lo encuentra de norte a sur a ambos lados de la cordillera de los Andes. Se lo encuentra preferentemente habitando bosques montanos de altitudes aproximadas entre 1000 a 2500 metros sobre el nivel del mar, aunque hay registros a 5 y 3280 metros sobre el nivel del mar (Base de Datos del Museo QCAZ) (Anexo 1 y 2). La especie expone un

comportamiento subsocial sin mutualismo con hormigas reportado (Godoy *et al.*, 2006, McKamey & Deitz, 1996). El cuidado maternal incluye la protección de los huevos y las ninfas hasta que llegan a la adultez (McKamey & Deitz, 1996). El género tiene una clara preferencia por solanáceas como plantas hospederas (Godoy *et al.*, 2006; McKamey & Deitz, 1996), aunque existen reportes de *A. grossa* en euphorbiaceas, *Zea maíz* y *Teobroma cacao* (Godoy *et al.*, 2006; McKamey & Deitz, 1996). *Alchisme grossa* presenta todo el perfil morfológico adjunto a su modo de vida subsocial. El insecto mide aproximadamente de 11mm a 14mm de largo (Creão-Duarte & Sakakibara, 1997). Presenta dimorfismo sexual con respecto al tamaño, siendo los machos más pequeños que las hembras (Creão-Duarte & Sakakibara, 1997). El pronoto cubre todo el insecto dorsalmente y en su longitud, formando una estructura en forma de escudo de gran superficie dorsal que permite a las hembras cubrir sus puestas de huevos. El insecto es verde intenso y el pronoto presenta una línea roja y blanca que surca toda su longitud de la línea media del proceso dorsal, sugiriendo una apariencia con ligera tendencia aposemática. Además, el proceso dorsal y los procesos humerales están sumamente desarrollados en forma de espinas (Creão-Duarte & Sakakibara, 1997). Estas dos características morfológicas cumplen funciones defensivas anti-depredación como se ha visto en el caso de *Umbonia crassicornis* (Wood, 1975a). Adicionalmente, la especie muestra todo un repertorio de adaptaciones en las patas relacionadas con el cuidado maternal. En primer lugar, la coxa mesotorácica presenta un agudo proceso triangular que está estrechamente relacionado con la acción de patear, conducta que cumple un papel protagónico en la defensa de la progenie (McKamey & Deitz, 1996). Aunque tal proceso se cree está igualmente involucrado en el movimiento del salto, el cual es de suma importancia en la evasión de depredadores (McKamey & Deitz, 1996). Conjuntamente con esto, la tibia metatorácica clava y los tarsos metatorácicos

atrofiados están relacionados de igual forma con el pateo (McKamey & Deitz, 1996). Además, los tarsos pro y mesotorácicos se encuentran alargados permitiendo un mejor agarre de las hembras a la rama sobre la cual se encuentra la puesta, y por ende sea mucho más difícil la remoción de la misma de sus huevos (McKamey & Deitz, 1996). Finalmente, casi todo aspecto biogeográfico, comportamental y morfológico expuesto para *A. grossa* es compartido por toda la tribu Hoplophorionini a la que pertenece (McKamey & Deitz, 1996).

Los patrones interrelacionados propuestos de la biología de Membracidae suponen que las condiciones ecológicas propias de cada ecosistema tienen un impacto considerable en la biología, diferenciación y especiación de los membrácidos. Si bien, *A. grossa* presenta un perfil biológico del hoplophorionino ideal, es posible que las diferentes poblaciones dentro del rango de distribución de la especie estén sujetas a presiones evolutivas propias de cada localidad. Modificando, de esta manera su morfología y comportamiento. ¿Qué presiones selectivas son aquellas que podrían estar moldeando la diferenciación y diversificación de la especie en cada localidad? ¿Cuáles son las respuestas adaptativas del insecto a estas condiciones ecológicas propias de cada lugar? Adjuntamente, tales fenómenos de diversificación deberán desarrollarse en función de poblaciones simpátricas, parapátricas y alopátricas. En el caso de *A. grossa* su amplia distribución implica potenciales escenarios para cada tipo de divergencia. La cordillera de los Andes representa una barrera geográfica ideal donde diversificación en alopatría debería desarrollarse. Bajo tal escenario alopátrico la inexistencia de hibridación, y la deriva génica sumada a condiciones ecológicas propias, promueven forzosamente diferenciación entre poblaciones (Coyne y Orr, 2004). Por otro lado, los cambios de altura graduales en las estribaciones orientales y occidentales

podrían promover un modelo de clina por parapatría. En este escenario, los cambios ecológicos graduales que implica una gradiente altitudinal involucrarían cambios en condiciones ambientales, presencia y uso de plantas hospederas, depredación, entre otros. En este modelo, selección en contra de migración y baja adaptabilidad de individuos híbridos pueden promover diferenciación (Coyne y Orr, 2004). Finalmente, condiciones que promuevan divergencia en simpatría no serían comunes en los ambientes tropicales de los Andes. La inexistencia de estaciones obstaculiza diferenciación alocrónica y la diversificación en uso de planta hospedera que conlleva (Wood 1996).

El presente es un estudio introductorio para la resolución de tales preguntas sobre Membracidae estudiando específicamente el Hoplophorionino *Alchisme grossa*. Como objetivo principal se pretende determinar si diferentes poblaciones del insecto se diferencian entre sí. Tales diferencias entre poblaciones se evaluarían en cuanto a su morfología, estrategias de reproducción, uso de planta hospedera, y cuidado maternal. Anexamente, se procura inferir un valor adaptativo a las diferencias morfológicas y de comportamiento entre poblaciones al estudiar aspectos específicos de la morfología y ecología del insecto. La morfología de las patas se cree es un aspecto adaptativo clave de la tribu Hoplophorionini al facilitar funciones tanto de locomoción como de cuidado maternal. En tal caso se pretende determinar la existencia de una relación directa de estas medidas morfológicas con el desempeño del salto. Anexamente, se procura también identificar el efecto de caracteres morfológicos y de comportamiento específicamente como respuesta a la presión predatoria por avispas parasitoideas. De esta forma, con dos estudios de caso específicos en el salto y el parasitismo se pretende crear una base experimental para inferir

las diferencias morfológicas y de comportamiento de las poblaciones de *A. grossa* como respuestas adaptativas a las condiciones propias de cada lugar.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 ÁREAS DE ESTUDIO

El estudio se realizó en tres localidades de bosque montano y submontano al norte de los Andes ecuatorianos (Figura1). Al oriente de la cordillera se tomó en cuenta la estación científica Yanayacu ($00^{\circ}35'57,4''S$ $77^{\circ}53'24,3''O$) situada a alrededor de los 2100msnm. Esta localidad presenta un bosque siempre verde montano alto de los Andes orientales (Sierra *et al*, 1999). En occidente, el estudio tomó en cuenta la estación científica Bellavista ($0^{\circ}0'33,7''S$ $78^{\circ}41'17,1''O$) y el pueblo de Mindo ($2^{\circ}55'29,33''S$ $58^{\circ}36'30.74''O$). La estación Bellavista se encuentra cerca al pueblo de Tandayapa aproximadamente a 2300msnm, y presenta una transición entre un bosque siempre verde montano bajo de los Andes occidentales y bosque siempre verde montano alto de los Andes occidentales (Sierra *et al*, 1999). Mindo se sitúa alrededor de 1300msnm, y se muestra como un bosque siempre verde montano bajo de los andes occidentales (Sierra *et al*, 1999). Tales localidades fueron escogidas para representar dos circunstancias de separación geográfica entre las poblaciones de *A. grossa*. Las poblaciones de Yanayacu y aquellas de occidente, Mindo y Tandayapa, no tienen contacto alguno, y las posibles diferencias entre sí se darían en un escenario alopátrico. Por otro lado, entre las poblaciones de Mindo y Tandayapa existen alrededor de 12 Km de distancia y 1000 m de diferencia en altura. Bajo tales circunstancias las diferencias entre las poblaciones se darían posiblemente por diferencias ambientales y ecológicas en una realidad parapátrica. Además las tres localidades se encuentran aproximadamente a una misma latitud. De esta manera se puede

identificar el nivel de diferenciación entre las poblaciones del insecto bajo dos circunstancias biogeográficas diferentes.

Los especímenes estudiados se los observó y recolectó en los bordes de bosque en vías lastradas de segundo orden alrededor de las localidades mencionadas. En Yanayacu los especímenes y datos fueron obtenidos en diciembre de 2009 y abril de 2010; en Tandayapa en septiembre de 2009, junio y agosto de 2010, y febrero, marzo y mayo de 2011; y, en Mindo en septiembre de 2009, junio y julio de 2010, y marzo y abril de 2011. Lastimosamente, por trabajos de mantenimiento de la vía Las Caucheras, para la localidad de Yanayacu no fue posible terminar de recolectar todos los datos después del mes de abril de 2010. De la misma forma por eventos similares no se pudo completar la recolección de datos en Mindo a partir del mes de abril de 2011.

4.2 MORFOMETRÍA

Para la diferenciación de los insectos entre poblaciones mediante su estudio morfológico se recolectaron 29 machos y 82 hembras de Mindo, 28 machos y 38 hembras de Tandayapa, y 21 machos y 24 hembras de Yanayacu, y se los preservó en etanol al 70%. En el laboratorio, se prepararon los especímenes mediante un montaje en alfiler. Se removieron las alas y patas izquierdas de cada individuo, y se las montó con Permount en una placa con cubreobjetos. Posteriormente, se tomaron fotografías de cada espécimen y sus apéndices en un microscopio Wild Heerburgg Makroskop M420 con un lente 10X mediante el software PAX-it 7.0 de MIS Inc. Villa park, Illinois, E.E.U.U.. Se utilizó una cámara PAXcam 2+ conectada al microscopio con dos adaptadores Optem de 0,5X y 1,25X de aumento. Sobre

cada espécimen se tomaron fotos de los planos frontal y sagital, y fotografías individuales de las patas protorácica, mesotorácica, metatorácica, y alas mesotorácica y metatorácica. Para las fotografías del plano frontal se alineó el eje vertical colocando ambos ojos en el mismo plano, y el eje transversal colocando el metopidio y los ocelos en el mismo plano. Las fotografías de este plano fueron tomadas con un aumento de 8X. Las fotografías del plano sagital fueron alineadas simultáneamente en el eje anteroposterior y el eje vertical colocando el proceso humeral en segundo plano detrás de aquel en primer plano. Este plano fue fotografiado a 6,3X de aumento. Las fotografías de las patas y alas no requirieron de alineación dado que las estructuras se encontraban en una placa. Las fotografías de las tres patas se las tomó con un aumento de 12,5X, el ala mesotorácica a 8X y el ala metatorácica a 10X.

Una vez tomadas las fotografías de los apéndices e insectos alineados, se procedió a hacer las mediciones morfológicas con el mismo software PAX-it 7.0. Las medidas tomadas fueron distancia entre ojos, distancia entre ocelos, ancho del pronoto, largo del pronoto, alto del proceso dorsal, largo del proceso humeral izquierdo, largo del tórax, largo del fémur, tibia, tarsos y patas protorácica, mesotorácica y metatorácica, largo del proceso coxal mesotorácico, ancho de la tibia metatorácica, y superficie de las alas mesotorácica y metatorácica. La longitud del proceso humeral no fue posible tomarla directamente de una de las fotografías dado que esta estructura no se alinea con ninguno de los planos fotografiados. Para obtener su longitud (d) se descompuso la estructura en sus componentes en el eje X , Y y Z a manera de un vector, siendo la base del proceso el origen y la punta del proceso el destino. En el plano frontal se midió la componente X y Y , y la componente Z se obtuvo del plano sagital. La longitud del proceso humeral (d) se calculó en base a sus tres

componentes mediante el teorema de Pitágoras $d = \sqrt{x^2 + y^2 + z^2}$ (Baldor, 1992). Sobre las fotografías del plano frontal se tomaron las medidas de longitud entre ojos (Figura2, L1), longitud entre ocelos (Figura2, L2), ancho del pronoto (Figura2, L3), el componente X de la longitud del proceso humeral (Figura2, L4), el componente Y de la longitud del proceso humeral (Figura2, L5), y el alto del proceso dorsal (Figura 2, L6). En las fotografías del plano sagital se midió el largo del pronoto (Figura 3, L1), la longitud del tórax (Figura3, L2), y el componente W de la longitud del proceso humeral (Figura3, L3). Las medidas de longitud de fémur (Figura4, L1), tibia (Figura4, L2) y tarsos (Figura4, L3) de cada pata se las tomó de las fotografías de la pata respectiva. Adicionalmente, en la pata mesotorácica se midió el largo del proceso coxal (Figura4, L4), y en la pata metatorácica el área de la tibia (Figura4, A1), para calcular su ancho. La superficie alar mesotorácica y metatorácica se la tomó de las fotografías del ala respectiva. La superficie fue obtenida al trazar un polígono que defina aproximadamente el contorno del ala, el área de este polígono representa la superficie alar (Figura5).

4.3 FUERZA DE SALTO

Se calculó la proporción en longitud que representan las patas metatorácicas con respecto a la longitud del cuerpo, representada por la longitud del pronoto, y a la longitud de las patas pro y mesotorácicas. Para este cálculo se utilizaron las medidas utilizadas en el análisis morfométrico.

Con este análisis se pretendió determinar si existe un efecto de las proporciones físicas del insecto en su desempeño para saltar. Se tomaron los datos de 21 especímenes hembras. Durante cada medición se registró la temperatura con un termómetro digital para posteriormente, de haberlo, eliminar el efecto de la temperatura en las mediciones. Para medir la fuerza del salto, se utilizó una grabadora Marantz solid state PMD600, un amplificador K&K Pure Preamp, y como sensor la aguja de un cartucho mono de tocadiscos de acetato. Se sujetó una lámina plástica sobre la aguja del cartucho mono y se colocó a los insectos sobre la misma para que salten y grabar la onda de sonido que genera la vibración del movimiento (Anexo 3). Se realizaron al menos tres repeticiones de saltos del mismo espécimen sobre el sensor. Tras realizar las grabaciones se recolectó cada espécimen y se lo preservó en etanol al 70%. Para medir la fuerza de salto, se consideró como medida la energía cinética que el movimiento del insecto ejerce desde que inicia el movimiento en las patas hasta el último instante antes que el insecto despegara de la superficie. Dada la fórmula de la energía cinética $E_c = 1/2mv^2$ (Maiztegui y Sabato, 1993), se requirió conocer la velocidad media de desplazamiento (v) y la masa (m) del insecto al saltar. De las ondas de sonido grabadas de los saltos de los insectos se obtuvo el intervalo de tiempo que la onda de sonido dura, la cual corresponde al tiempo de duración del movimiento del salto (t) (Anexo 4). Esta medición se la realizó al analizar las ondas de sonido grabadas en el software gratuito Audacity 1.2.6. Por otro lado, la distancia recorrida por el insecto en el desplazamiento del salto (d) corresponde, al vector de desplazamiento del extremo distal del fémur desde su punto de reposo hasta su posición final antes de que el insecto despegue del suelo. Sin embargo, dada la dificultad de obtener tal medida, se tomó en cuenta a la longitud del fémur metatorácico del espécimen como d . Si bien esta no es la medida real del desplazamiento del movimiento, es muy aproximada, ya que durante

el salto es el fémur metatorácico el brazo de transferencia de energía a la tibia y tarsos desde una posición de reposo casi horizontal para luego estirarse completamente hacia atrás antes de que el insecto despegue. De esta manera, considerando que $V=d/t$ (Maiztegui y Sabato, 1993), se dividió la longitud del fémur metatorácico (d) para el tiempo de duración de la onda de sonido generado por el salto (t) y así se obtuvo la velocidad media del movimiento. Por otro lado, en el laboratorio se pesaron los insectos recolectados obteniendo así su masa (m). Finalmente, así se tuvo ya la masa (m) y la velocidad media (v) involucradas en el salto, y se procedió a calcular la energía cinética (E_c) del movimiento. Adicionalmente, se obtuvieron medidas del proceso coxal, y largo y ancho de la tibia metatorácica de cada espécimen como se especificó para procedimientos anteriores en fotos de 12,5X de aumento de las estructuras (Figura 4). Para este análisis no se pudo contar con datos de Yanayacu y Mindo por las razones explicadas anteriormente.

4.4 MASA DE HUEVOS Y CUIDADO MATERNAL

En cada localidad se buscaron hembras sobre masas de huevos. En total se analizaron 107 hembras con sus masas de huevos, 50 de Mindo, 46 de Tandayapa, y 11 de Yanayacu. Sobre estas hembras se tomaron medidas de largo y ancho de su masa de huevos, número de huevos, proporción de cobertura de la hembra sobre su masa de huevos, nivel de cuidado maternal y el número de huevos en la puesta. Cada hembra y su masa de huevos se recolectaron hembras con sus puestas de huevos y se las preservó en etanol al 70%. El largo y ancho de la masa de huevos se midió en el campo. El número de huevos se contó bajo el microscopio en el laboratorio. La proporción de cobertura de la hembra sobre sus huevos se calculó al dividir la superficie de su masa de huevos con la superficie dorsal de la hembra.

La superficie dorsal de las hembras se midió sobre una fotografía del plano dorsal tomada a 6,3X de aumento con el mismo software y especificaciones de equipo explicadas anteriormente para el estudio morfométrico. La medida se obtuvo del área de un polígono dibujado sobre perfil dorsal de la hembra sin tomar en cuenta los procesos humerales(Anexo 5). La superficie de la puesta se calculó con las mediciones del campo de ancho y largo de la misma, considerando que esta describe aproximadamente una forma elíptica, y que el ancho y el largo representan ambos radios de esta elipse(Anexo 6). De tal manera, el porcentaje de cobertura se calculó dividiendo la superficie dorsal de la hembra con la superficie de su nido. Por otro lado, el coeficiente de cuidado maternal se lo evaluó en el campo en base a una escala que determina la intensidad de la conducta de defensa de cuidado maternal de las hembras. Durante cada observación se registró la temperatura con el mismo termómetro especificado con anterioridad, para posteriormente, de haberlo, eliminar el efecto de la temperatura en los datos. La escala es una variable discreta del uno al seis, representando uno el grado más bajo de cuidado maternal y seis el más alto. La escala se basa en la observación directa en el campo de la reacción de la hembra para defender sus huevos en base a la amenaza simulada que representa el proceso de medición de la superficie de las puestas explicado anteriormente. La categoría uno representa una hembra que abandona su nido en señal de estímulo externo. Dos figura una hembra que se aparta del nido caminando, pero no lo abandona ya que regresa a él al cesar el estímulo. Tres es una hembra que se rehúsa completamente a salir del nido al quedarse inmóvil y aferrarse con las patas sobre él. Cuatro representa una hembra que abanica las alas en señal de alarma, se aferra a su nido y patea ocasionalmente. Cinco muestra una hembra que expone el comportamiento completo de defensa que incluye abanicado de las alas, pateo y movimientos laterales del cuerpo. En seis, la hembra exhibe el comportamiento de defensa

completo pero con mayor intensidad y brusquedad, el pateo y demás movimientos son fuertes y constantes. Esta escala se diseñó en base a observaciones en el campo del comportamiento de cuidado maternal de las hembras. Pocas hembras no se ajustaron a las categorías explicadas.

4.5 USO DE PLANTA HOSPEDERA

Conjuntamente, las condiciones ecológicas a evaluar sobre los insectos fueron el uso de planta hospedera. Para el estudio, se consideró una especie de planta como planta hospedera siempre y cuando se vea que el *A.grossa* se reproduce en ella, evidenciado por la presencia de masas de huevos o agregaciones de ninfas. Para evaluar el uso de planta hospedera se recolectaron las plantas hospederas de cada localidad para su posterior identificación. También se tomaron las coordenadas de cada planta hospedera con actividad del insecto y se midió la distancia a la planta hospedera, en uso o no, más cercana. Con las coordenadas de la planta hospedera se georeferenciaron a cada hembra con huevos encontrada en ella, y se midió la distancia a la hembra con huevos más cercana mediante el software ArcGIS 9.3 de ESRI, Redlands, California, E.E.U.U..Se contaron el número de hembras con masas de huevos por planta. Para este análisis, la población de Yanayacu solo cuenta con datos de que planta hospedera utiliza *A. grossa* en esa localidad. Todo otro análisis no incluye esta localidad por falta de datos.

4.6 PARASITISMO

Para evaluar el nivel de parasitismo sobre el insecto en cada localidad se utilizaron hembras con sus puestas de huevos recolectadas que se mencionaron anteriormente para el análisis de estrategias reproductivas. Los huevos parasitados con una avispa parasitoidea pupando en su interior destacan en apariencia con respecto a los huevos sanos al tomar una coloración café (Anexo 7 y 8). De esta forma, en el laboratorio se contaron el número de huevos parasitados, y se calculó la proporción de huevos parasitados en cada masa de huevos con respecto a la totalidad de huevos. Al identificarse solo los huevos parasitados, se obtiene una cifra aproximada del nivel de parasitismo en cada masa de huevos y en cada localidad.

4.7 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para todos los análisis estadísticos de los datos se utilizó el software SPSS Statistics 17.0 de IBM Corporation, Armonk, New York, E.E.U.U.. En estos análisis se consideran resultados significativos siempre que p sea menor que 0,05. En el caso de regresiones múltiples, se considera que existe autocolinealidad en los datos siempre y cuando se presente un coeficiente de Durbin-Watson menor a uno.

4.7.1 MORFOMETRÍA

Las medidas morfométricas obtenidas fueron sometidas a una transformación logarítmica en base diez para normalizar los datos. Para establecer el nivel de diferenciación

morfológica de los insectos con respecto a las proporciones de las estructuras de su cuerpo, fue necesario eliminar el tamaño de los especímenes como fuente de variación. Para esto, con los datos transformados logarítmicamente, se realizó una regresión de las medidas de cada estructura con respecto al largo del tórax como medida de tamaño general del insecto. Todas las medidas fueron sometidas a este análisis excepto el área de la tibia metatorácica. El área de la tibia se utilizó para calcular el ancho de la estructura. Al realizar una regresión del área de la tibia con respecto a su largo, el valor del residual de esta regresión representa el valor del ancho de la tibia, dado que representa el área de la tibia explicado por su ancho y no su largo. Tras someter a cada medida a la regresión se tomaron en cuenta los valores residuales como medidas morfométricas libres del efecto del tamaño corporal del insecto. Con estos valores residuales y el Log_{10} de la longitud del tórax se realizó un análisis discriminante para las hembras y otro para machos, y establece así el nivel de diferenciación morfológica en cada sexo entre Mindo, Tandayapa y Yanayacu. Adjuntamente, se realizaron pruebas de significación de Tukey sobre ANOVAs de las medidas mencionadas para determinar cómo las medias agrupan las poblaciones y que poblaciones presentan estructuras más grandes.

Para determinar la existencia de dimorfismo sexual en cada localidad se realizó un MANOVA sobre la longitud del tórax y los valores residuales del resto de medidas morfométricas de hembras y machos en cada localidad. También se realizaron ANOVAs para cada medida para diferenciar machos y hembras de cada localidad con cada medida individual.

4.7.2 FUERZA DE SALTO

Sobre las medidas morfométricas de los especímenes sometidos a la prueba de salto, se realizó una transformación logarítmica en base diez para asegurar normalidad. Adicionalmente, se eliminó el efecto del tamaño del insecto sobre las medidas al realizar una regresión lineal de cada medida con respecto al peso del insecto como medida de tamaño, con excepción del área de la tibia metatorácica. Con esta última medida se calculó el ancho de la tibia metatorácica al someterla a una regresión lineal con el largo de la tibia. De esta forma se obtiene una medida de área de la tibia explicada por el ancho y no la longitud. Los valores residuales de cada regresión para cada medida fue utilizada para la regresión múltiple. Los datos de energía cinética son sujetos a una regresión con respecto de la temperatura para determinar su efecto. De existir un efecto significativo se lo eliminará al tomar en cuenta los valores residuales de la energía cinética de la correlación con la temperatura. Con la energía cinética del movimiento se pudo finalmente sujetar estos datos a la regresión múltiple con las medidas de las diferentes estructuras de la pata meso y metatorácica. Para este análisis se considera existe auto correlación en los datos al obtener un coeficiente de Durbin-Watson menor a 1. Adicionalmente, se considera existe colinealidad entre las variables si se obtiene un coeficiente colinealidad menor a 0,5.

Para cada individuo se dividió la energía cinética de cada salto para la energía cinética del primer salto obtenida. Con estos valores de proporción con respecto de la primera patada, se realizó una correlación de Pearson con respecto del número de medición realizada en cada individuo. De esta forma se pretende ver si la fatiga tiene un efecto en el desempeño de los salto conforme aumente el número de mediciones realizadas.

4.7.3 MASA DE HUEVOS Y CUIDADO MATERNAL

Sobre el número de huevos, ancho de la masa de huevos, largo de la masa de huevos, proporción de cobertura, y coeficiente de cuidado maternal tomados de las hembras de cada localidad se realizó un análisis discriminante para determinar el nivel de diferenciación de cada población de *A. grossa* en sus estrategias reproductivas. Adjuntamente, se realizaron pruebas de significación de Tukey sobre ANOVAs de las medidas mencionadas para determinar cómo las medias agrupan las poblaciones y que poblaciones presentan estructuras más grandes.

4.7.4 USO DE PLANTA HOSPEDERA

Se realizó una transformación logarítmica en base diez sobre los datos de distancia a la planta hospedera más cercana y distancia a la hembra con huevos más cercana. Sobre estas cifras se realizó un test de Lilliefors para determinar si exponen distribuciones normales. Adicionalmente se corrieron pruebas de asimetría y curtosis. Se realizó una prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras para determinar si existen diferencias entre las localidades en estas variables. Por último, se corrió un test de Levene para determinar si existen diferencias de la variancia de cada medida entre las localidades.

Se compararon el número de hembras con masas de huevos por planta de Mindo y Tandayapa mediante un ANOVA. Sobre los datos de hembra con huevos más cercana se realizó para cada localidad una correlación de Pearson con respecto a la distancia a la

planta hospedera más cercana para determinar si los insectos se distribuyen en el espacio y las plantas al azar o la distribución de las plantas tiene un efecto sobre los mismos. Adicionalmente, se realizó un regresión múltiple para determinar si la distancia a la planta hospedera más cercana y la distancia a la hembra vecina con huevos más cercana tiene un efecto en el número de hembras con huevos en la planta en cada localidad. También, se realizaron correlaciones de Pearson múltiples entre las variables para soportar el análisis de regresión múltiple. De esta manera se pretende comprobar si estas dos variables pueden explicar como el insecto se agrega o disgrega a la hora de escoger las plantas. Para este análisis se considera existe auto correlación en los datos al obtener un coeficiente de Durbin-Watson menor a 1. Adicionalmente, se considera existe colinealidad entre las variables si se obtiene un coeficiente colinealidad menor a 0,5.

4.7.5 PARASITISMO

El porcentaje de huevos parasitados de cada puesta fue sujeto a una comparación entre localidades por un ANOVA de un factor con una prueba de significación de Tukey adjunta. Además, se realizó una regresión múltiple que trate de explicar de qué depende el parasitismo en cada localidad. Se sujeto en tal caso el porcentaje de huevos parasitados a una correlación con respecto a el porcentaje de cobertura de la hembra sobre su puesta, el coeficiente de cuidado maternal, distancia a la hembra con huevos más cercana, distancia a la planta hospedera más cercana, dada la posibilidad que la planta sea el factor atrayente para el parasitoide, y el número de hembras con huevos en la planta. El cálculo de laproporción de cobertura de la hembra sobre su puesta se realizó como se mencionó con anterioridad; dividiendo la superficie de la masa de huevos con la superficie dorsal de la

hembra. El coeficiente de cuidado maternal se lo evaluó en el campo en base a una escala explicada antes. La distancia a la planta hospedera más cercana y a la hembra con huevos más cercana se las obtiene como se explicó anteriormente para los análisis de planta hospedera. El número de hembras con huevos en cada planta se lo contó en el campo. Para la regresión múltiple se correlacionó a la temperatura con el coeficiente de cuidado maternal para determinar si es necesario eliminar el efecto de esta variable ambiental. De existir un efecto significativo de la temperatura se lo eliminará al tomar en cuenta los valores residuales del cuidado maternal de la correlación con la temperatura. Anexamente, se realizaron correlaciones de Pearson entre todas las variables para soportar el análisis de regresión múltiple. De esta manera, se pretende ver si estas variables son capaces de explicar el nivel de parasitismo y en qué medida lo hace cada una. Por las razones explicadas anteriormente, Yanayacu no cuenta con un análisis completo de la regresión múltiple. Para esta localidad solo se tomó en cuenta el coeficiente de cuidado maternal y el porcentaje de cobertura. Para estos análisis se considera existe auto correlación en los datos al obtener un coeficiente de Durbin-Watson menor a 1. Adicionalmente, se considera existe colinealidad entre las variables si se obtiene un coeficiente colinealidad menor a 0,5.

5. RESULTADOS

5.1 MORFOLOGIA

Como resultado de las medidas morfométricas se analizaron 80 hembras de Mindo, 38 de Tandayapa, y 24 de Yanayacu. El análisis discriminante sobre ellas las clasificó correctamente en los grupos predeterminados en el 85,4% de los casos (Figura 6). Las hembras de Mindo se clasificaron adecuadamente en un 90,2%, las de Tandayapa en un 84,2%, y las Yanayacu en un 70,8% (Tabla 1). El test Lambda de Wilks para la significación de los centroides de cada grupo mostró diferencias significativas en el componente 1 ($\lambda_w=0.094$, $p<0,0001$) y 2 ($\lambda_w=0.532$, $p=0,016$). Todas las medidas utilizadas en el análisis, con excepción de la distancia entre ocelos, mostraron individualmente diferencias significativas entre las localidades (Tabla 2). Adicionalmente, tomando en consideración los valores de F , las variables que mayormente aportaron a las funciones discriminantes fueron el área del ala metatorácica, la longitud del pronoto, del proceso humeral y de la pata metatorácica (Figura 7).

Las pruebas de Tukey sobre ANOVAs de las medidas morfométricas agruparon las hembras de las diferentes poblaciones para 16 medidas morfométricas (Tabla 3). Las hembras de Mindo y Tandayapa fueron agrupadas en 12 de las 23 medidas (Tabla 3). La población de Yanayacu fue agrupada con la de Tandayapa en tres medidas, y con la de Mindo solo en la distancia entre ojos (Tabla 3). El largo de los tarsos mesotorácicos y el ancho de la tibia metatorácica no mostraron diferencias significativas entre las

poblaciones. Las hembras de Yanayacu se presentan en promedio más grandes que aquellas de Mindo y Tandayapa (Figura 8 y Tablas 3 y 4). Además, presentan pronotos largos, pero poco desarrollados en sus demás dimensiones y estructuras con respecto a las hembras de Mindo y Tandayapa (Figura 9 y Tablas 3 y 4). Las hembras de Mindo y Tandayapa presentan los ocelos más separados que las de Yanayacu, y las de Tandayapa más separados que las de Mindo y Yanayacu juntas (Figura 9 y Tablas 3 y 4). En todas las proporciones de patas y alas las hembras de Yanayacu presentan las desviaciones hacia estructuras más grandes compartiendo tal resultado con Tandayapa en el largo de la pata, de la tibia y del ala metatorácicas (Figura 9 y Tablas 3 y 4).

Con respecto a los machos se analizaron 27 de Mindo, 26 de Tandayapa, y 21 de Yanayacu. El análisis discriminante sobre estos clasificó correctamente en los grupos predeterminados el 89,7% de los especímenes (Figura 10). Los machos de Mindo se clasificaron adecuadamente en un 89,7%, los de Tandayapa en un 96,4%, y los Yanayacu en un 81% (Tabla 5). El test Lambda de Wilks para la significación de los centroides de cada grupo mostró diferencias significativas en el componente 1 ($\lambda_w=0$, $p<0,0001$) y 2 ($\lambda_w=0,033$, $p<0,0001$). Todas las medidas utilizadas en el análisis mostraron individualmente diferencias significativas entre las localidades (Tabla 6). Adicionalmente, tomando en consideración los valores de F , las variables que mayormente aportaron a las funciones discriminantes fueron la distancia entre ocelos, la longitud de los tarsos mesotorácicos y de la pata mesotorácica (Figura 11).

Las pruebas de Tukey sobre ANOVAs de las medidas morfométricas agruparon los machos de las diferentes poblaciones en 16 medidas morfométricas diferentes (Tabla 7). Las

hembras de Mindo y Tandayapa fueron agrupadas en cinco de las 23 medidas (Tabla 7). La población de Yanayacu fue agrupada con la de Tandayapa en diez medidas, y con la de Mindo solo en la distancia entre ojos (Tabla 7). Solo el ancho de la tibia metatorácica no mostró diferencias significativas entre las poblaciones. Los machos de Yanayacu y Tandayapa se presentan más grandes que aquellos de Mindo (Figura 6 y Tablas 7 y 8). En Tandayapa y Yanayacu presentan el pronoto más largo, y en Tandayapa más ancho que en Mindo y más aún que en Yanayacu (Figura 12 y Tablas 7 y 8). En Tandayapa y Mindo los machos presentan los procesos pronotales más desarrollados que en Yanayacu (Figura 12 y Tablas 7 y 8). Los machos de Mindo y Tandayapa presentan los ocelos más separados que los de Yanayacu, y los de Tandayapa más separados que los de Mindo y Yanayacu juntos (Figura 12 y Tablas 7 y 8). Los machos de Yanayacu presentan todas las medidas de las patas más largas que en Mindo, compartiendo tal tendencia con los de Tandayapa en largo de los tarsos protorácicos, largo de la pata, tibia y tarsos mesotorácicos, largo del fémur y tarsos metatorácicos, y alas meso y metatorácicas (Figura 12 y Tablas 7 y 8).

Análisis multivariados de la variancia demostraron diferencias significativas entre machos y hembras en Mindo ($\lambda_w=0,044$, $p<0,0001$), Tandayapa ($\lambda_w=0,014$, $p<0,0001$) y Yanayacu ($\lambda_w=0,005$, $p<0,0001$). ANOVAs múltiples mostraron en Mindo diferencias significativas en 19 de las 23 medidas morfométricas (Tabla 9), en Tandayapa en 15 medidas (Tabla 10), y en Yanayacu en siete (Tabla 11). Los machos, además de ser más pequeños que las hembras, presentan una tendencia a reducción en el tamaño de todas las medidas proporcional al tamaño del cuerpo (Figura 13).

5.2 FUERZA DE SALTO

Las hembras de *A. grossa* de Tandayapa presentan patas metatorácicas que representan en promedio $0,52 \pm 0$ veces la longitud corporal, representada por la longitud del pronoto. Además, se presentaron $1.19 \pm 0,01$ y 1.06 ± 0 veces más largas que las patas pro y mesotorácicas respectivamente.

El análisis de la fuerza de salto resultó en la medición de 127 movimientos de salto en 21 especímenes, todas hembras, de Tandayapa. Los insectos utilizados en el análisis mostraron una masa promedio de $0,06 \text{ g} \pm 0,001$. El cálculo de la fuerza de salto mostró desplazamientos de salto con una velocidad media de $0,07 \text{ m/s} \pm 0,004$, generándose una E_c promedio de $0,31 \mu\text{J} \pm 0,084$ (Tabla 12). Se registró una temperatura mínima de $16,9^\circ\text{C}$ y máxima de $26,3^\circ\text{C}$ al tomar los datos del salto en el campo. Una correlación de Pearson entre la temperatura ambiental y la energía cinética mostró resultados no significativos ($r=-0,26$, $p=0,77$). De tal forma, se excluyó a la temperatura como variable que afecte la energía cinética.

Una regresión múltiple de la energía cinética ejercida en el salto con respecto a la longitud y ancho de la tibia metatorácico, longitud del fémur mesotorácico y longitud del proceso coxal mesotorácico brindó resultados significativos para el modelo ($gl=126$, $F=2,592$, $p=0,04$). Los coeficientes Beta brindaron un efecto significativo del proceso coxal ($\beta=0,185$, $p=0,043$), y el ancho de la tibia ($\beta=0,197$, $p=0,038$). El largo de la tibia ($\beta=0,104$, $p=0,427$) y la longitud del fémur ($\beta=-0,167$, $p=0,188$) no presentaron efectos significativos. Correlaciones de Pearson simultáneas entre las variables confirman los

efectos de cada variable sobre la energía cinética (Tabla 13). Las variables resultaron ser parcialmente colineales al presentar coeficientes de tolerancia en un rango de 0,925 a 0,448. Se indica la existencia de auto correlación en los datos dado un coeficiente de Durbin-Watson de 1,015. Los resultados de este modelo muestran que existe una correlación entre la morfología del insecto y su desempeño para saltar. Las estructuras corporales que al parecer más influyen la fuerza del salto son la longitud del proceso coxal y el ancho de la tibia. Para ambos casos valores mayores promueven una mayor energía en el salto. La baja independencia de los datos dado el coeficiente de Durbin-Watson se explica por el alto número de repeticiones de saltos obtenido de un solo individuo.

La correlación el número de medida tomada con la proporción de desempeño de cada medida con respecto a la primera medida mostró resultados no significativos ($r_s = -0,063$, $p = 0,479$). Tal resultado muestra que el número de medidas tomadas en cada espécimen no tuvo un efecto de fatiga significativo en el desempeño de los saltos.

5.3 MASA DE HUEVOS Y CUIDADO MATERNAL

En las tres localidades *A. grossa* mostró cuidado maternal. Los machos no se vieron cumpliendo ninguna función reproductiva fuera de la fecundación. En ningún caso se encontró al insecto interactuando con hormigas. El cuidado maternal consiste en las hembras colocadas sobre sus masas de huevos hasta que estos eclosionen. Las respuestas defensivas de las madres responden a estímulos visuales y motores. Insectos acercándose o sombras proyectadas sobre ellas y su progenie son detectados rápidamente, gatillando movimientos laterales bruscos del cuerpo y abanicados de las alas. También, vibraciones en

la planta suelen provocar que la hembra se aferre aún más a sus huevos y en caso de contacto directo esta patea bruscamente en dirección a la amenaza. Reacciones defensivas fueron observadas ante insectos inofensivos como mariposas y polillas, potenciales depredadores como Reduviidae y avispas e incluso hormigas. Esta guardia de las hembras se extiende hasta que su progenie llega a la fase adulta y empieza a dispersarse. Al salir las ninfas de los huevos, estas se agregan a lo largo del tallo cerca de la masa de huevos donde eclosionaron. La hembra suele adoptar una posición a uno de los extremos de la columna de ninfas. Frente a estímulos externos visuales o motores las ninfas presentan una respuesta sincronizada de señalización acústica observada en edades de al menos tercer instar en adelante. La ninfa más cercana al origen de la amenaza inicia una señalización vibracional acústica y un movimiento con las patas a manera de pisoteo contra la planta. Consecutivamente, la ninfa posterior a la primera continúa con la señalización y sucesivamente todas las otras ninfas. Esta señalización se acarrea de tal forma desde el punto de origen de la amenaza hasta el punto más lejano en la columna de ninfas. Esta señalización funciona a manera de pulsos rítmicos. Adicionalmente, bien sea como respuesta sensorial de la hembra directa o alarma por parte de las ninfas, la hembra se desplaza rápidamente al origen de la amenaza y protege su progenie con movimientos bruscos del cuerpo, abanicado de las alas y patadas laterales. La progenie se la observó siempre en los alrededores de la hembra incluso hasta la etapa de adulta. Se vio que las hembras se desplazan a sus ninfas del lugar inicial de la eclosión de los huevos. Ninfas de tercer o mayor instar se vieron agregadas con sus madres en ramas u hojas diferentes a donde se encontró la cicatriz de la masa de huevos. Adicionalmente, se observaron ninfas de diferentes edades agregadas alrededor de una hembra adulta sugiriendo que no todas las ninfas de esta hembra eran sus hijos.

Se registraron datos del comportamiento en la reproducción de 50 hembras de Mindo en 13 plantas diferentes, 46 de Tandayapa en 21 plantas, y 11 de Yanayacu. Los datos de Mindo se registraron con un a temperatura ambiente mínima de 21,8 °C y máxima de 24,7 °C. En Tandayapa la menor temperatura fue de 13,4 °C y máxima de 23,6 °C. El coeficiente de cuidado maternal no se correlacionó significativamente con la temperatura tanto en Mindo ($r_s=0,073$, $p=0,813$) como en Tandayapa ($r_s=0,043$, $p=0,84$) al sujetarse a una correlación de Pearson. De tal manera es innecesario eliminar el efecto de la temperatura en esta variable comportamental.

El análisis discriminante sobre las medidas relacionadas a la masa de huevos y el cuidado maternal (Figura 14) clasificó correctamente en las localidades predeterminadas el 72,9% de las madres y sus puestas de huevos. Las hembras de Tandayapa se clasificaron adecuadamente en un 73,9%, las hembras de Mindo en un 74% y las hembras de Yanayacu en un 63,6% (Tabla 14). El test Lambda de Wilks para la significación de los centroides de cada grupo mostró diferencias significativas en el componente 1 ($\lambda_w=0,429$, $p<0,0001$), no así en el componente 2 ($\lambda_w=96$, $p=0,467$). Todas las medidas utilizadas en el análisis mostraron individualmente diferencias significativas entre los grupos (Tabla 15). Adicionalmente, tomando en consideración los valores de F , las variables que mayormente aportaron a las funciones discriminantes fueron la longitud de la masa de huevos y el porcentaje de cobertura de la hembra sobre el nido (Figura 15).

Las pruebas de Tukey sobre ANOVAs de las medidas de la masa de huevos y cuidado maternal agruparon las poblaciones de Mindo y Yanayacu en el largo de la masa de huevos, la superficie de la masa de huevos, y la proporción de cobertura de la masa de huevos

(Tabla 16). Las masas de huevos de Tandayapa mostraron un mayor tamaño que aquellas de Mindo y Yanayacu en su longitud, ancho y superficie (Figura 16 y Tablas 16 y 17). En Yanayacu las masas de huevos mostraron el menor número de huevos, y Tandayapa el mayor número (Figura 17 y Tablas 16 y 17). Las hembras de Mindo y Yanayacu presentan proporciones de cobertura mayores a las de Tandayapa (Figura 18 y Tablas 16 y 17). Las hembras de Mindo se mostraron más agresivas en su coeficiente de cuidado maternal, y aquellas de Tandayapa las más pasivas (Figura 19 y Tablas 16 y 17).

5.4 PLANTA HOSPEDERA

Con respecto al uso de planta hospedera, todas las especies de plantas utilizadas por el insecto pertenecen a la familia Solanaceae (Tabla 18 y Anexos 9, 10, 11, 12, 13, 14, y 15). Tanto en Mindo como en Tandayapa el insecto se encontró en tres especies de plantas. Del total de cinco plantas hospederas utilizadas por el insecto entre Tandayapa y Mindo, *Solanum* sp1 es compartida en su uso en ambas poblaciones. *Cestrum* sp y *Brugmansia arborea* son plantas presentes en ambas localidades pero utilizadas solo por la población de Mindo. *Iochroma* sp y *Solanum* sp2 son exclusivas de Tandayapa. En Yanayacu, por otro lado, el insecto utiliza dos plantas hospederas que no se encontraron en ninguna de las dos localidades de oriente. Así mismo, ninguna de las plantas registradas para occidente se encontró en Yanayacu (Tabla 18). Claramente *Alchisme grossa* es especialista o tiene al menos una fuerte preferencia por solanáceas.

En Mindo se encontraron en promedio cinco hembras anidando juntas, mientras que en Tandayapa tan solo dos (Tabla 19). En Mindo cada hembra con huevos se encontraba en

promedio a $79,1 \text{ m} \pm 15,8$ la una de la otra, y las plantas hospederas se encontraban a una media de $6,2 \text{ m} \pm 0,6$ (Figura 20, Tabla 19). En Tandayapa las hembras con huevos se espaciaban las unas de las otras a una media de $89,5 \text{ m} \pm 19,6$, y las plantas hospederas se encontraban en promedio a $21,8 \text{ m} \pm 10,2$ la una de la otra (Figura 20, Tabla 19).

El test de Lilliefors mostró que los datos de distancia a la planta hospedera más cercana (Mindo $p < 0.001$, Tandayapa $p = 0.038$) y distancia a la hembra con huevos más cercana (Mindo $p < 0.001$, Tandayapa $p = 0.038$) no presentan distribuciones normales. Las medidas de asimetría mostraron para la distancia a la planta hospedera más cercana un sesgo a que la mayor frecuencia de valores sean mayores que la media en Mindo y menores que la media en Tandayapa (Tabla 19). Para la distancia a la hembra con huevos más cercana tanto en Mindo como en Tandayapa la mayoría de datos son menores a la media, aunque en Tandayapa esta tendencia es mayor (Tabla 19). Las pruebas de curtosis muestran para la planta hospedera más cercana una tendencia a una curva normal achatada en Mindo y apuntada en Tandayapa (Tabla 19). La hembra con huevos más cercana muestra un resultado opuesto siendo la curva más apuntada en Mindo y más achatada en Tandayapa (Tabla 19). La prueba de Kolmogorov-Smirnov mostró diferencias significativas entre Mindo y Tandayapa para la hembra vecina más cercana ($p = 0.007$) y no significativas para la distancia a la planta hospedera más cercana ($p = 0.629$). Por último, el test de Levene mostró diferencias significativas de la variancia de la distancia a la planta hospedera más cercana ($p = 0.001$) y la distancia a la hembra con huevos más cercana ($p = 0.001$) entre Mindo y Tandayapa.

Un ANOVA sobre el número promedio de hembras con huevos por planta mostró diferencias significativas entre Mindo y Tandayapa ($F= 25,903$; $p<0.001$).

Al correlacionar mediante una correlación de Pearson al vecino más cercano con respecto a la planta hospedera más cercana se obtuvieron resultados significativos para Mindo ($r_s=0,491$, $p=0,001$) y significativos para Tandayapa ($r_s=0,41$, $p=0,012$). Es decir, que la distribución espacial de las plantas hospederas tiene un efecto en cómo se distribuyen las hembras en el espacio.

En Mindo el 86% de las hembras estaba agregada con siquiera una hembra más en una planta, y el 60% de las plantas en uso tenía más de una sola hembra sobre sí (Figura 21). Una regresión múltiple del número de hembras con huevos en la planta con respecto a la planta hospedera más cercana y al vecino más cercano brindaron resultados altamente significativos para el modelo de Mindo ($gl=42$, $F=6,786$, $p=0,003$). Los coeficientes Beta brindaron un efecto altamente significativo de la distancia a la planta hospedera más cercana ($\beta=-0,490$, $p=0,001$), y un efecto no significativo de la distancia de la hembra vecina más cercana ($\beta=-0,065$, $p=0,642$). Correlaciones de Pearson simultáneas entre las variables confirman los efectos de la distancia a la planta hospedera más cercana y la distancia a la hembra con huevos más cercana (Tabla 20). Las variables no resultaron colineales al presentar un coeficiente de tolerancia de 0,979 para todas las variables. Sin embargo, el coeficiente de Durbin-Watson de 0,918 mostró auto correlación entre los datos de número de hembras con huevos por planta.

Por otro lado, en Tandayapa el 38% de las hembras se encontró agregada con otra en una misma planta, y el 18% de las plantas pobladas mostró más de una hembra con huevos (Figura 21). La regresión múltiple brindó resultados significativos ($gl=36$, $F=3,407$, $p=0,045$). Los coeficientes Beta brindaron unacorrelación significativa de la distancia a la hembra con huevos más cercana ($\beta=-0,389$, $p=0,019$), y unacorrelación no significativa de la distancia de la planta hospedera más cercana ($\beta=-0,085$, $p=0,595$). Correlaciones de Pearson simultáneas entre las variables confirman los efectos de la distancia a la planta hospedera más cercana y la distancia a la hembra con huevos más cercana (Tabla 21). Las variables no resultaron colineales al presentar un coeficiente de tolerancia para todas las variables de 0,983. Sin embargo, el coeficiente de Durbin-Watson de 1,066 muestra un cierto grado de auto correlación entre los datos de número de hembras con huevos por planta. Los datos de número de hembras no parecen funcionar independientemente unos de otros dados los coeficientes Durbin-Watson, seguramente por el hecho de que muchas hembras se encontraron en la misma planta en las diferentes recolecciones al campo a lo largo del estudio. La distancia a la hembra vecina más cercana y la distancia a la planta hospedera más cercana aportan independientemente la una de la otra al no existir colinealidad entre ambas.

5.5 PARASITISMO

Se recolectaron avispas parasitoideas para la población de Mindo y Tandayapa (Anexo 16). Para ambos casos el parasitoide pertenece a la superfamilia Chalcidoidea, y probablemente a la familia Mymaridae o Eulophidae. Es posible que las avispas de cada localidad pertenezcan a diferentes especies, hecho que requiere verificación. En ninguna ocasión se

observó una avispa parasitoidea hostigando una hembra sobre su masa de huevos en Tandayapa.

Los datos de parasitismo revelaron grandes diferencias entre las localidades. Mindo presenta una media del porcentaje de huevos parasitados por masa de huevos del 13,69%, Tandayapa del 0%, y Yanayacu del 44,9% (Figura 22, Tabla 22). Un ANOVA entre los porcentajes de huevos parasitados de cada localidad mostró diferencias altamente significativas ($gl=105$, $F=21,255$, $p<0,001$). Una prueba de significación de Tukey agrupó el nivel de parasitismo de cada Mindo y Tandayapa ($p= 0.076$) independiente de aquel de Yanayacu.

Una regresión múltiple del porcentaje de huevos parasitados con respecto a los coeficientes de cuidado maternal, porcentaje de cobertura, número de colonias por planta, distancia a la hembra con huevos más cercana y distancia a la planta hospedera más cercana, brindaron resultados no significativos para el modelo de Mindo ($gl=37$, $F=1,657$, $p=0,173$). Los coeficientes Beta brindaron un efecto significativo del número de hembras con huevos en la planta ($\beta=-0,490$, $p=0,001$), y un efecto no significativo de cuidado maternal ($\beta=0,018$, $p=0,912$), porcentaje de cobertura ($\beta=-0,133$, $p=0,432$), distancia a la hembra con huevos más cercana ($\beta=-0,197$, $p=0,081$) y distancia a la planta hospedera más cercana ($\beta=-0,079$, $p=0,638$). Correlaciones de Pearson simultáneas entre las variables confirman los efectos del número de hembras con huevos por planta como único factor predictivo significativo (Tabla 23). Las variables no resultaron colineales al presentar un coeficiente de tolerancia en un rango de 0,823 a 0,952 en las variables. No existe auto correlación en los datos dado un coeficiente de Durbin-Watson de 1,906.

En Yanayacu se incluyó en el modelo de regresión múltiple solo el porcentaje de cobertura del nido y el coeficiente de cuidado maternal. El modelo mostró resultados no significativos ($gl=10$, $F=2,719$, $p=0,126$). Ni el porcentaje de cobertura ($\beta=0,256$, $p=0,382$) ni el cuidado maternal ($\beta=-0,624$, $p=0,054$) mostraron efectos significativos individualmente. Correlaciones simultáneas de Pearson sobre las variables confirman los resultados del modelo (Tabla 24). Los datos no mostraron colinealidad al presentar un coeficiente de 0,976 para ambas variables. El modelo presenta cierto nivel de auto correlación al presentar un coeficiente de Durbin-Watson de 1,686.

6. DISCUSIÓN

6.1 MORFOMETRÍA

Los resultados y diferenciación morfométricas en *A. grossa* mostraron patrones morfológicos para cada localidad. Primeramente, en Yanayacu los insectos se muestran en general más grandes que en Tandayapa y Mindo. Wood (1984) sugiere que ambientes estables con respecto a predictibilidad de recursos y niveles bajos de depredación promueven un mayor tamaño corporal. Tal afirmación no concuerda con el hecho de que las poblaciones de Mindo y Tandayapa presentan insectos de tamaño equivalente a pesar de que en Mindo se registró parasitismo y en Tandayapa no. Además, Yanayacu, donde se presentaron niveles sumamente altos de parasitismo, es la localidad que presenta individuos de mayor tamaño. El tamaño en Membracidae se sugiere está afectado por el nivel de socialidad, voltinismo, mutualismo con hormigas, especialización a planta hospedera y geografía (Wood, 1993). La subsocialidad se relaciona directamente con tamaños corporales (Wood, 1993). Las tres poblaciones mostraron un nivel de subsocialidad equivalente al cuidar progenie desde huevos hasta adultos tenerales, y ninguna mostró asociación con hormigas. En tal caso las diferencias en tamaño de *A. grossa* en cada localidad deben estar explicadas por condiciones ambientales, uso de planta hospedera, número de generaciones al año y realidad geográfica.

Por otro lado, estudios en el membrácido *Umbonia crassicornis* han mostrado que su proceso dorsal duro y en forma de espina representa una defensa mecánica efectiva frente a

depredadores vertebrados como lagartijas del género *Anolis* (Wood, 1975a; Wood, 1977; Wood, 1979; Wood, 1983). Los procesos pronotales de *A. grossa* son igualmente duros y en forma de espina, lo que sugiere que tienen una función defensiva frente a depredadores vertebrados. A pesar del pronoto en forma de espina de *A. grossa*, de todas las plantas hospederas en las que se lo encontró, solo una en Mindo y Tandayapa, y otra en Yanayacu presentan espinas. Sin embargo, estas espinas son cónicas, antes que triangulares, y su color no es verde, además de ser pubescentes. En tal caso, se puede inferir que los procesos pronotales de *A. grossa* no cumplen funciones de camuflaje con espinas (Anexo 17). Este fenómeno se ha visto reportado en *U. crassicornis*, el cual presenta un pronoto con una inconfundible forma de espina de rosa; pero, se reproduce en leguminosas sin espinas (Álvarez, 2000). En tal caso, se infiere que el pronoto de *A. grossa* presenta funciones defensivas. Los procesos pronotales representan mecanismos de defensa mecánicos muy necesarios en el cuidado maternal y defensa anti depredación

El largo de los procesos pronotales está relacionado al cuidado maternal (Wood, 1993). La defensa activa de la progenie representa una mayor tasa de mortalidad a las hembras de especies con cuidado maternal (Tallamy y Schaefer, 1997). Las hembras de *A. grossa* sufren las consecuencias del riesgo mortal que la defensa de los huevos implica (Anexo 18). En *Gargaphia solani* (Hemiptera, Tingidae) hembras defendiendo su progenie presentan 3 veces mayor tasa de mortalidad que hembras sin huevos (Tallamy y Horton, 1990). A raíz de esto, *A. grossa* seguramente ha evolucionado a procesos largos y puntiagudos en su ángulo posterior, dorsal y laterales para proteger a la madre de posibles combates con depredadores. Esto podría verse soportado por el hecho de que los machos mostraron procesos pronotales mucho más cortos que las hembras, al no tener la presión

ecológica de exponerse a cuidar de la progenie (Wood, 1993). En Mindo, las hembras de *A. grossa* muestran, en proporción del tamaño de su cuerpo, longitudes de los procesos humerales más largos comparados con aquellas de Tandayapa y Yanayacu. Posiblemente, una adaptación ante niveles de depredación mayores. Existen datos de un incremento en la depredación conforme se baja en altura (Hodkinson, 2005). Mindo se encuentra en promedio 1000 m por debajo de Tandayapa y Yanayacu. Por otro lado, los machos de Mindo, equiparan sus procesos dorsales a los de Tandayapa posiblemente brindando soporte a que al no tener que cuidar huevos (Wood, 1993) no tienen tanta presión ecológica como las hembras para desarrollar procesos humerales largos.

Las hembras de Yanayacu presentan patas proporcionalmente más largas que aquellas de Mindo y Tandayapa. Las hembras de Membracidae dependen de la longitud de sus patas para poder sostenerse de los tallos con fuerza para facilitar la defensa de sus nidos (Wood, 1993). Tarsos y patas protorácicas y mesotorácicas largas son característica de la tribu Hoplophorionini, y representan adaptaciones de su modo de vida subsocial para dificultar la remoción de la hembra de su masa de huevos (McKamey, 1996). En este caso entre más largas las patas mejor eficiencia mecánica tendrían estas para sostenerse con fuerza de su nido en defensa de depredadores. Esto conferiría una ventaja defensiva a las hembras de Yanayacu para defender su masa de huevos comparadas con las hembras de Mindo y Tandayapa. La ventaja mecánica de las patas para defender el nido concuerda con el hecho de que los machos tienen en promedio patas más cortas con respecto a su cuerpo en comparación con las hembras, dado que no cuidan las puestas de huevos (Wood, 1993). Es posible que el largo de las patas también responda al ancho de los tallos de las plantas hospedadoras de las que *A. grossa* depende en cada localidad.

Las alas presentan una tendencia morfométrica similar que las patas, con alas proporcionalmente más pequeñas en la población de Mindo y de mayor tamaño en las poblaciones de Yanayacu y Tandayapa. Se cree que en insectos alados, el tamaño de las alas se incrementaría proporcionalmente con la altura, para adaptarse el aire más liviano que dificulta el vuelo (Hodkinson, 2005). Tandayapa y Yanayacu se encuentran aproximadamente 1000 m por encima de Mindo. Justamente, los resultados agrupan tanto en machos como hembras a las poblaciones de Tandayapa y Yanayacu con mayores superficies alares en comparación con la población de Mindo. Tal patrón de un incremento de la superficie alar con el aumento en altitud se ha reportado ya para machos de *Drosophila flavopilosa* (Diptera, Drosophilidae) en Chile (Budnik *et al.*, 1988).

Las diferencias en la superficie alar pudiera también explicarse en relación a la densidad de plantas hospederas en cada localidad. El origen y principal función de las alas en insectos se relaciona directamente a la capacidad de vuelo y dispersión (Grimaldi y Engel, 2005). Estudios en abejas Meliponini y chinches Triatominae muestran que alas más grandes con respecto al tamaño del insecto confieren al insecto mejor capacidad de dispersión (Araujo *et al.*, 2004; Carbajal de la Fuente *et al.*, 2007). Aunque sería necesario comprobar tal fenómeno en *A. grossa*. Es necesario también determinar los efectos aerodinámicos y de peso que implican la forma y tamaño del pronoto dado que se ha sugerido dificulta ciertas actividades en la vida del insecto (Boulard, 1983). En Mindo las plantas hospederas se encontraron la una de la otra a un promedio de $6.2\text{m} \pm 0,6$ con un sesgo a estar más cerca que la media, mientras que en Tandayapa se distancian a $21.8\text{m} \pm 10,2$ con un sesgo a estar más lejos que la media. Aunque se perdieron los datos de Yanayacu, me es claro que las plantas hospederas en esta localidad son aún más dispersas que en Tandayapa, con plantas

distanciadas las unas de las otras a decenas de metros. En tal caso las alas que los especímenes de cada localidad presentan pueden ser el resultado adaptativo de cuanto necesitan dispersarse para encontrar sus plantas hospederas. Especies de membrácidos que viven en leguminosas verdes a lo largo del año presentan una baja capacidad de dispersión dada la predictibilidad del recurso planta hospedera (Wood, 1982). En Mindo, al haber plantas hospederas relativamente cerca las unas de las otras, los insectos no requieren desplazarse demasiado para encontrar una planta, y, por ende, presentan superficies alares reducidas. Caso contrario el de Tandayapa y Yanayacu que presentan plantas hospederas bastante dispersas, y, por ende, las alas de los insectos requieren un mayor desarrollo para facilitar la dispersión. Sin embargo, cabe recalcar también que en todas las localidades el área de muestreo fueron bordes de camino, potreros, y, en general, zonas con considerable actividad humana y disturbio. Esto implicaría que la distribución espacial de las plantas muestreadas en el área es altamente circunstancial y dependiente de la actividad del hombre. Es posible que la distribución espacial de las plantas hospederas sea una condición variable y a corto plazo, y, por ende, inferir una relación con la superficie alar sea soportado por una coincidencia.

6.2 FUERZA DE SALTO

Los resultados de las proporciones de las patas metatorácicas con respecto a la longitud corporal y de las patas pro y mesotorácicas de *A. grossa* son similares a las de otros Auchenorrhyncha como Cercopidae e Issidae (Burrows, 2006; Burrows 2009). Tales dimensiones implican un diseño corporal que sacrifica el poder de palanca de y de rápida contracción muscular de patas largas característico de Orthoptera (Burrows, 2006; Burrows

2009). La configuración de *A. grossa* posiblemente utiliza músculos de lenta contracción que almacenan la energía en estructuras elásticas del exoesqueleto, para liberarlas con brusquedad (Burrows y Sutton, 2009). Esto concuerda con la idea del proceso coxal mesotorácico como estructura anexa al salto en Membracidae (McKamey, 1996). Este tipo de adaptaciones morfológicas también están presentes en Cercopidae aunque en la coxa metatorácica (Burrows, 2006). De esta forma el cuerpo adquiere aceleración rápidamente transmitiendo la energía por patas cortas pero livianas, y sin necesidad de músculos de rápida contracción (Burrows y Sutton, 2009).

McKamey (1996) plantea que el proceso coxal mesotorácico característico de los membrácidos de la tribu Hoplophorionini es una estructura estrechamente relacionada con el desempeño del pateo y el salto. Los resultados comprueban esta hipótesis al mostrar una correlación significativa del largo del proceso coxal con la energía cinética generada en el movimiento del salto. Dado que la existencia del proceso coxal mesotorácico es también una medida adaptativa para patear (McKamey, 1996), la mecánica del movimiento de las patas al saltar debe ser bastante equivalente al movimiento de las patas al patear. Es posible que el proceso coxal más largo mejore el desempeño no solo del salto, sino también del pateo. Adicionalmente, el ancho de la tibia metatorácica tiene un efecto significativo en la generación de energía. Este resultado también es congruente con McKamey (1996), que describe la morfología clava de la tibia metatorácica de la tribu Hoplophorionini como una adaptación al pateo. La ventaja morfométrica que esta cualidad morfológica representaría pudiera verse representada al añadirse una masa en el extremo de la pata que al realizar el desplazamiento circular del movimiento de pateo genera una fuerza inercial adicional a manera de un martillo (McKamey, 1996). Tanto en Hembras como en Machos, el ancho de

las tibias metatorácicas se mantiene constante entre localidades. Sin embargo, machos y hembras de *A. grossa* de Yanayacu presenta procesos coxales más desarrollados que en Mindo y Tandayapa, posiblemente confiriéndole la capacidad de realizar saltos más fuertes.

La energía cinética calculada para el salto de *A. grossa* de Tandayapa presentan una media de $0,31\mu\text{J} \pm 0,08$ con un registro atípico máximo de $10,14\mu\text{J}$. Se ha estudiado la dinámica en el salto de especies de Cercopidae, Cicadellidae, Issidae (Hemiptera, Auchenorrhyncha) y Peloridiidae (Hemiptera, Coleorrhyncha) (Burrows, 2006; Burrows, 2007; Burrows *et al*, 2007; Burrows 2009). Especies de Cercopidae del género *Cercopis* reportaron energías cinéticas que alcanzan los $238\mu\text{J}$ (Burrows, 2006). Incluso el Peloridiidae *Hackeriella veitchi*, un hemíptero primitivo sin morfología especializada en el salto, superó el $1\mu\text{J}$ de energía cinética utilizada en promedio (Burrows *et al*, 2007). Las bajas cifras de energía cinética obtenidas para *A. grossa* puede deberse a datos irrealmente bajos de la verdadera velocidad del desplazamiento del salto. En el presente estudio se utilizó la longitud del fémur como medida de distancia de desplazamiento en el cálculo de la velocidad para obtener la energía cinética. El fémur metatorácico es el brazo que transfiere la energía a la tibia (Burrows y Sutton, 2009). Sin embargo, la verdadera distancia recorrida en el desplazamiento del salto es en realidad mayor. La distancia, si bien está estrechamente relacionada con la longitud del fémur, es en realidad la medida de desplazamiento lineal del extremo distal del fémur desde el punto de reposo del insecto hasta el punto en que despega del suelo. Una mayor distancia recorrida en determinado intervalo de tiempo representa una mayor velocidad. Adicionalmente, seguramente las medidas de tiempo de desplazamiento obtenidas resultaron ser demasiado largas. Esto se debió posiblemente a una vibración

posterior al salto de lámina plástica donde el cartucho mono sostuvo al insecto. Esta vibración representaría una onda de sonido más larga que la duración verdadera del desplazamiento de salto. Esto incrementa el tiempo y por ende reduce la velocidad. En todo caso, las medidas obtenidas para el cálculo de energía cinética prueban representar la dinámica del salto de *A. grossa* con la suficiente precisión para lograr probar la correlación del desempeño del salto con las estructuras de las patas. No obstante, el método utilizado no es lo suficientemente preciso para brindar datos reales de las dimensiones físicas involucradas en el salto de *A. grossa*.

6.3 MASA DE HUEVOS Y CUIDADO MATERNAL

El comportamiento reproductivo de *A. grossa* coincide con el de la tribu Hoplophorionini a la que pertenece (Wood, 1984; Lin *et al.*, 2004; Lin, 2007). Las estrategias reproductivas y de cuidado maternal de la especie coinciden en gran medida con aquellas de *Umbonia crassicornis* (Wood, 1983; Wood y Dowell, 1985). El encontrar las ninfas siempre alrededor de la hembra incluso hasta la adultez, y el haber encontrado ninfas de diferentes edades alrededor de una hembra, sugiere que, al igual que en *U. crassicornis*, en *A. grossa* la hembra es un fuerte estímulo de agregación para las ninfas (Wood, 1983). *Alchisme grossa* parece presentar estrategias de comunicación de la hembra con su progenie por señales acústicas que faciliten el cuidado maternal muy similares a aquellos encontrados en *U. crassicornis* con señales vibratorias que se expanden desde el punto de origen de la amenaza (Cocroft, 1996).

El cuidado maternal conlleva a una baja en la fecundidad de las hembras al no permitirles forrajear adecuadamente mientras estas cuidan su progenie (Tallamy y Schaefer, 1997). Experimentos en *G. solani* muestran un incremento en la fecundidad cuando se remueven los huevos de las hembras, y, por ende, no ejercen su rol de cuidado maternal (Tallamy y Denno, 1981). Se cree que incrementar el tamaño de la masa de huevos es una respuesta adaptativa para combatir los largos períodos de tiempo sin forrajear adecuadamente (Tallamy y Schaefer, 1997). Las poblaciones de *A. grossa* mostraron diferencias en el tamaño de sus masas de huevos. Las masas de huevos de *A. grossa* en Tandayapa presentan en promedio 1,1 más huevos que aquellas de Mindo y 1,2 veces más que en Yanayacu. Un mayor número de huevos en la puesta justifica el tiempo dedicado a su cuidado y su repercusión en la obtención de energía que pospone una siguiente puesta de huevos (Tallamy y Schaefer, 1997). Sin embargo, un incremento en la masa de huevos supone también un incremento en su vulnerabilidad (Tallamy y Schaefer, 1997). Esto supone la existencia de un tamaño óptimo de la masa de huevos dependiendo la presión predatoria. En Tandayapa *A. grossa* presenta masas de huevos en promedio 1,6 y 1,8 veces más grandes que en Yanayacu y Mindo respectivamente. Dado que en Tandayapa no se registró parasitismo, el gran tamaño de sus masas de huevos parece concordar. Asimismo, en presencia de parasitismo *A. grossa* de Mindo y Yanayacu presentan masas de huevos más pequeñas y con menos huevos que en Tandayapa.

Wood (1996) propone que la forma en escudo de los miembros de la tribu de *A. grossa* optimiza la defensa de la masa de huevos al poder cubrirlos en su totalidad. Las proporciones de cobertura registradas para cada población de *A. grossa* pueden indicar que las hembras de Mindo y Yanayacu ajustan el tamaño de sus masas de huevos para poder

defenderlas de parasitoides. Hemípteros de la familia Pentatomidae aprovechan su forma de escudo para cubrir sus huevos y protegerlos de parasitoides (Eberhard, 1975). Hemípteros de la familia Acanthosomatidae también recurren a tal estrategia, y los huevos que la hembra no logra cubrir son fácilmente parasitados (Mappes y Kaitala, 1994). Las hembras de estos insectos ajustan el tamaño de sus masas de huevos a una superficie que puedan cubrir con su cuerpo (Mappes y Kaitala, 1994). En tal caso, los resultados muestran que en general las hembras de Mindo y Yanayacu están mejor adaptadas que aquellas de Tandayapa para defender sus puestas de huevos de tal presión predatoria. Sus superficies dorsales en proporción a las de sus masas de huevos son superiores a aquellas que se registraron en Tandayapa. Dado que en Mindo y Yanayacu *A. grossa* está sujeto a presión por parasitoides, sus proporciones de cobertura son congruentes. La población de Tandayapa, por otro lado en ausencia de parasitismo no tiene presión de reducir la superficie de sus masas de huevos para cubrirlos con facilidad.

Wood (1982) propone que poner todos los huevos en una sola puesta maximiza el riesgo de depredación a no ser que exista un mecanismo antagónico a esta presión selectiva. La asociación con hormigas la respuesta evolutiva más común en Membracidae como atenuante ecológico de la agregación de huevos que el cuidado maternal implica (Wood, 1984). Sin embargo, ninguna de las poblaciones de *A. grossa* mostró interacción alguna con hormigas. La inexistencia de interacciones con hormigas es consistente con las tendencias comportamentales de cuidado maternal de la tribu Hoplophorionini, así como la distribución geográfica en bosques premontanos, y la naturaleza polífaga que presenta la especie (Wood, 1984; Wood, 1993). Se cree, el agudo comportamiento de cuidado maternal de membrácidos de altura es una adaptación en respuesta a la falta de una población

abundante de hormigas en los bosques premontanos donde habita (Wood, 1984). Las hembras de *A. grossa* de cada localidad exhibieron conductas defensivas de cuidado maternal que variaron en intensidad según la localidad. Aquellas de Mindo y Yanayacu mostraron respuestas defensivas en general más agresivas que las de Tandayapa. Para el membrácido *Umbonia crassicornis*, que presenta una estrategia de cuidado maternal muy equivalente a *A. grossa*, el cuidado maternal está muy fuertemente correlacionado con la supervivencia de su prole (Wood y Dowell, 1984). Una vez más estos datos son congruentes con los niveles de parasitismo registrados en Mindo y Yanayacu, y su inexistencia en Tandayapa. Las hembras de Tandayapa tendrían una necesidad menos severa de invertir energía en una defensa por demás agresiva del nido comparada con aquella expuesta por las hembras de Mindo y Yanayacu.

6.4 PLANTA HOSPEDERA

Los resultados muestran que *A. grossa* muestra una preferencia por plantas hospederas de la familia Solanaceae. Aunque se lo ha registrado reproduciéndose en plantas de otras familias como Euphorbiaceae, Rubiaceae, Fabaceae y Poaceae (Wood, 1984; McKamey, 1996), no es el caso del presente estudio. El uso de cinco géneros de la familia en el presente estudio lo coloca en la categoría de polífago según Wood (1984). Wood (1984) también sugiere que en bosques tropicales premontanos Membracidae tiene una tendencia a ser polífago, lo cual concuerda con los resultados obtenidos. También propone que la subsocialidad sin asistencia de hormigas promueve hábitos polífagos (Wood, 1993).

Los resultados muestran que tanto en Mindo como en Tandayapa *A. grossa* se distribuye uniformemente según la disponibilidad de plantas hospederas en el espacio. Esto nos indica que el insecto se distribuyen en el espacio según la disponibilidad de plantas hospederas y su capacidad de dispersión sin rendir mayor cuenta a la distancia que los insectos están los unos de los otros. Una correlación no significativa entre la distancia a la hembra con huevos más cercana y la distancia a planta hospedera más cercana nos mostraría que los insectos se espaciación uniformemente los unos de los otros independientemente de la disponibilidad de plantas hospederas en el espacio.

Los análisis sugieren que *A. grossa* no solo presenta un patrón de preferencia taxonómica por solanáceas como su planta hospedera sino un nivel de preferencia por determinada planta más específico. En Mindo el factor determinante parece ser que tan cerca están las plantas hospederas; entre más aglomeradas las plantas más se agregan los insectos tendiendo a escoger la misma planta. Por otro lado, en Tandayapa el factor determinante es que tan cerca están otras hembras con huevos. Entre más cerca esté la planta con la hembra vecina el insecto tiende a alejarse y buscar su propia planta.

La presencia de ciertas plantas hospederas presentes en Mindo y Tandayapa, pero solo utilizadas en Mindo, sugiere que el insecto no es del todo oportunista y presenta algún tipo de preferencia en que especie de solanácea usar. Dadas las diferencias en morfología, estrategias reproductivas y uso de planta hospedera de cada localidad, cabe plantear un escenario de divergencia entre poblaciones. Existen fuertes asociaciones entre insectos herbívoros y su planta hospedera tanto en cuanto ha comido como hábitat (Berlocher y Feder, 2002). Este hecho acentúa la posibilidad de que eventos de adaptación local a un

hospedero acurran, e inicien procesos de diferenciación fenotípica y genotípica (Berlocher y Feder, 2002). Wood *et al* (1999) propone que cambios en el uso de planta hospedera se cree inician un proceso de selección disruptiva que induce especiación y divergencia. En ausencia de aislamiento geográfico, la aparición de poblaciones diferenciadas por uso de planta hospedera se puede dar por interacciones de factores locales como disponibilidad de determinada planta hospedera o competición (Grace *et al*, 2010). Tales circunstancias seleccionan adaptaciones asociadas con la evolución de cambios en el uso de planta hospedera y marcadas preferencias para seleccionar la planta (Grace *et al*, 2010). El hecho de que en Tandayapa *A. grossa* se rehúse a usar dos plantas hospederas que en Mindo si explota muestra un fenómeno de cambio en el uso de planta hospedera por parte del insecto. En algún rango entre Mindo y Tandayapa, *A. grossa* deja de usar *Cestrum* sp y *Brugmancia arborea*. Dado que Tandayapa se encuentra 1000m por encima de Mindo, este cambio bien pudiera verse gatillado por la aparición de *Iochroma* sp y *Solanum* sp2 conforme se aumente en altura, y estas especies representen una planta hospedera más productiva que *Cestrum* sp y *B. arbórea*. Otra posibilidad pudiera ser que el cambio ambiental conforme se sube en altitud provoca una baja en la productividad de *Cestrum* sp y *B. arborea* que persuada a *A. grossa* a buscar otra planta hospedera. Para algunas especies, plasticidad en la dieta facilitan cambios en el uso de planta hospedera (Goruret *al*, 2010). Esta plasticidad en la selección de un hospedero puede generar una diferenciación en el nicho, promoviendo interacciones reproductivas diferenciadas en la selección de pareja, y, por ende, divergencia entre las poblaciones que usen plantas diferentes (Goruret *al*, 2010).

Wood (1987) también sugiere que un cambio de planta hospedera puede darse como una estrategia para la reducción de los niveles de mortalidad por parasitismo. El cambio en uso

de plantas hospederas en las especies del complejo *Enchenopa binotata* se ha visto reduce su mortalidad por parasitoides (Wood, 1987). Si el parasitoide busca la planta hospedera para en consecuencia ubicar a su membrácido hospedero, un cambio de planta hospedera por parte del membrácido proveería una ventana espacial para que el parasitoide no encuentre al membrácido. Esto pudiera también explicar, al menos parcialmente, el cambio en el uso de planta hospedera en Tandayapa y porqué en la localidad no se registró parasitismo. Solo parcialmente, dado que la mayoría de plantas hospederas en las que se encontró en insecto en Tandayapa también es utilizada en Mindo.

Una vez que un insecto coloniza una nueva planta hospedera y la cópula y reproducción suceden en este nuevo hospedero, la selección en caracteres genéticamente variables puede provocar una especialización divergente direccionada hacia la nueva planta hospedera (Wood *et al.*, 1999). Esto sucedería siempre y cuando la preferencia por esta nueva planta se origine tras su primer uso o se mantenga de existir tal preferencia previa la primera colonización (Wood *et al.*, 1999). Los especímenes de Tandayapa muestran patas proporcionalmente más largas que las de Mindo lo cual puede estar relacionado con el cuidado maternal en plantas con tallos más anchos. Además, en general morfológicamente ambas poblaciones se encuentran bastante diferenciadas dado un porcentaje de solapamiento morfológico de tan solo el 10% aproximadamente. Es decir, que *A. grossa* en Tandayapa no solo presenta una aparente preferencia por *Solanum* sp1 y *Iochroma* sp sino que también pudiera estar ya presentando adaptaciones morfológicas específicas para estas plantas y su medio ambiente.

Alchisme grossa de Mindo y Tandayapa se encuentran en una realidad biogeográfica parapátrica. Lo que determinaría el futuro de la divergencia de estas dos poblaciones estaría

determinado por el flujo génico que exista entre ellas en algún punto entre Mindo y Tandayapa. Entre poblaciones capaces de cruzarse entre sí los mecanismos que pueden promover un aislamiento reproductivo son selección en contra de lo híbridos, baja en la fertilidad, y alta mortalidad en la cruce entre poblaciones (Grace *et al*, 2010). En el complejo de especies del membrácido *Enchenopa binotata* el aislamiento reproductivo viene dado por una marcada preferencia de cada especie para no cambiar de especie de planta hospedera para la reproducción, y una asincronía entre especies en la eclosión de los huevos, dispersión, maduración sexual y mortalidad de los machos (Wood, 1982; Wood y Guttman, 1983; Wood y Guttman, 1985). *Alchisme grossa*, a diferencia de *E. binotata*, es polivoltino como todo membrácido tropical subsocial (Wood, 1993), y, por ende, presenta generaciones solapándose temporalmente a lo largo del año. Este hecho imposibilita un escenario de aislamiento reproductivo por asincronía en las fases de desarrollo de la especie (Wood, 1993). En tal caso, dado que *A. grossa* se reproduce todo el año, el aislamiento reproductivo entre diferentes poblaciones vendría dado principalmente por cuan marcadas sean sus preferencias por su planta hospedera y que tan uniformemente estén distribuidas las diferentes potenciales especies hospederas en el espacio. Se ha visto que la distribución espacial de las especies hospederas de *E. binotata* aportan al aislamiento reproductivo entre las especies del complejo (Wood, 1982). En tal caso, si bien existe evidencia clara de diferenciación entre las poblaciones de *A. grossa* de Mindo y Tandayapa, tanto en su morfología como en sus hábitos en uso de planta hospedera, difícilmente pudiera existir aislamiento genético entre las poblaciones. Wood (1993) sugiere que la especiación en Membracidae de géneros tropicales con gran número de especies pudiera explicarse por alguna variación del modelo alopátrico dado que las especies suelen estar restringidas geográfica y altitudinalmente.

Anexamente, el fenómeno de divergencia de *A. grossa* sucediendo entre las poblaciones de Mindo y Tandayapa, al occidente de la cordillera de los Andes, y Yanayacu, al oriente de la cordillera, se desarrolla bajo otro escenario comparado con el proceso de divergencia entre Mindo y Tandayapa. La cordillera de los Andes en la región septentrional surgió de las planicies sudamericanas hace alrededor de 5 a 3 millones de años (Hammen, 2000). Durante el período del Plioceno se alcanzaron las altitudes actuales de 4000 a 6000 metros sobre el nivel del mar (Hammen, 2000). Dado que *A. grossa* difícilmente se distribuye más arriba de los 2800m sobre el nivel del mar, esto implica que las poblaciones del insecto a occidente y oriente de los Andes en el Ecuador llevan aisladas geográficamente al menos 3 millones de años. Adjuntamente, considerando la continuidad de la cordillera de los Andes a lo largo del Ecuador, cabe decir que *A. grossa* de occidente y de oriente de la cordillera se encuentran aislados los unos de los otros. Cabe resaltar, adicionalmente, que el levantamiento de los Andes en el Plioceno, no solo aisló la población ancestral de *A. grossa*, sino que también permitió la diversificación la flora subandina y el aislamiento de la misma a oriente y occidente de la cordillera (Hammen, 2000). En tal caso, el levantamiento de los Andes implica un aislamiento geográfico en las poblaciones del insecto, y una diferenciación en las realidades ecológicas de la población de cada lado de la cordillera. A diferencia de lo que sucede entre *A. grossa* de Mindo y Tandayapa, el escenario de divergencia entre estas poblaciones y Yanayacu es claramente alopátrico. Además del imprescindible corte del flujo génico entre las poblaciones de oriente y occidente, gracias al aislamiento geográfico, *A. grossa* de Yanayacu presenta diferencias morfológicas y comportamentales, y realidades ecológicas propias comparado con ambas

localidades de occidente. No existe ninguna coincidencia en el uso de plantas hospederas en las poblaciones de Yanayacu y occidente.

6.5 PARASITISMO

Cabe destacar las diferencias en los niveles de parasitismo de cada localidad. Mientras en Yanayacu los niveles de parasitismo tienen una media del $44,9\% \pm 13,6$, y en Mindo del $13,69\% \pm 3,24$, en Tandayapa es del $0\% \pm 0$, (Figura 22). No se registró un solo huevo parasitado en Tandayapa con la metodología planteada. Se ha visto una disminución en los niveles de parasitismo de parasitoides especialistas en especies que se distribuyen a lo largo de un gradiente altitudinal (Hodkinson, 2005). En *Coleophoraalticolella* (Lepidoptera, Coleophoridae) incluso se ha visto una zona libre de actividad parasítica antes de que la polilla alcance el límite altitudinal de su distribución (Hodkinson, 2005). Tandayapa se encuentra aproximadamente 1000 m por encima de Mindo, lo cual coincide con lo planteado. Se ha sugerido que las condiciones frías y muchas veces con neblina de los ecosistemas de altura afectan la eficacia de los parasitoides (Hodkinson, 2005). Esto se ha comprobado en algunos experimentos donde se exponen a los parasitoides a condiciones por debajo de su temperatura óptima (Hodkinson, 2005). Si bien no se tomaron medidas ambientales, me consta que Tandayapa es una localidad dramáticamente más fría y con más neblina que Mindo, e incluso que Yanayacu que se encuentra a una altura equivalente. Diferencias en las condiciones ambientales, y, o la dinámica dependiente de la altura entre *A. grossa* y su parasitoide expliquen porque, a pesar de la altura, en Yanayacu se presentan porcentajes de parasitismo incluso más altos que sobre la población de Mindo

Los resultados muestran que en Mindo, dada la oportunidad, las hembras de *A. grossa* escogen la misma planta y se agregan. Este comportamiento probó una reducción en el porcentaje de huevos parasitados. Entre más agregadas se encontraron las hembras, menos huevos parasitados mostraron sus masas de huevos. La defensa en contra de depredadores es una de las más evidentes ventajas de la vida gregaria (Turner y Pitcher, 1986). Los efectos de evasión y dilución son las formas en las que las agregaciones son efectivas en contra de los depredadores. El efecto de evasión propone que una agregación es más difícil de encontrar por un depredador que si sus individuos estuvieran distribuidos al azar en el espacio (Turner y Pitcher, 1986). El efecto de dilución propone que en una agregación, el riesgo de que un depredador mate a un determinado individuo es menor (Turner y Pitcher, 1986). Un estudio sobre la avispa Sphecidae, *Crabro cribrellifer*, muestra una reducción en los niveles de parasitismo entre más agregados se encuentren sus nidos (Wcislo, 1984). Wcislo (1984) propone que las avispas escogen agregarse porque es más probable que un nido vecino sea parasitado, fenómeno que llama manada egoísta.

La reducción del parasitismo en presencia de agregaciones en *A. grossa* pudiera darse también por un incremento en la intensidad de cuidado maternal en las hembras de la planta gatillado por señales acústicas de alarma de una hembra presionada por avispas parasitoideas. Estas señales pondrían en un estado de alerta a las demás hembras en ramas aledañas, promoviendo una reacción defensiva exitosa por parte de las mismas si se ven amenazadas. Este razonamiento pudiera verse soportado por el incremento, aunque no sea significativo, en los niveles de cuidado maternal conforme más hembras con huevos existan en una misma planta. *Metepeira incrassata* es una araña social que utiliza también vibraciones en el substrato de su tela para advertir de ataques de avispas predatoras (Uetz et

al, 2001). En presencia de un depredador los individuos en la tela producen vibraciones que alertan a otros individuos, lo cual reduce el riesgo de captura (Uetz *et al*, 2001). Estudios en la especie han demostrado una reducción en el éxito de captura de los depredadores conforme aumenta el número de arañas en la colonia (Uetz *et al*, 2001). Aunque, la correlación no significativa del parasitismo con el nivel de cuidado maternal es congruente con la descripción del cuidado maternal como una conducta efectiva frente a la depredación pero no frente a avispas parasitoideas (Wood, 1993). En todo caso, la ventaja que plantea el agregarse como defensa frente al parasitismo puede explicar porque el 86% de las hembras de *Mindo* hayan escogido agregarse con otras.

Tanto la distancia a la hembra con huevos más cercana como la distancia a la planta hospedera más cercana no mostraron efectos significativos en el parasitismo lo que puede indicar que las avispas parasitoideas no se guían sensorialmente por señales que agregaciones de plantas hospederas o de membrácidos puedan emitir.

6.6 MODELO INTEGRADO

En *Mindo* hembras agregadas en una planta mejoran su éxito reproductivo al reducirse el parasitismo. Hembras solitarias o escasamente agregadas son parasitadas con más facilidad reduciéndose así la supervivencia de su progenie. Además, se ve que existe una relación en el número de hembras en una planta y la cercanía de las plantas entre ellas. Entre más cercanas una planta de la otra, más hembras se encuentran agregadas en una planta. Tales resultados plantean un escenario en el que una población de plantas hospederas abundante y densa maximiza la supervivencia de *A. grossa*, al permitirles agregarse y reducir así el

parasitismo (Figura 23). Aparentemente, el limitante para que las hembras de Mindo no se agreguen pudiera ser su capacidad de dispersión para encontrar plantas habitadas. Plantas aisladas suelen presentar una sola hembra con huevos, posiblemente, por la dificultad de que otra hembra encuentre la planta, o logre dispersarse hasta ella. En tal caso, un ambiente con plantas dispersas o una población de insectos con una baja capacidad de dispersión dificulta que las hembras se agreguen y, por ende, reduzcan el parasitismo. El tamaño de las plantas hospederas también pudiera representar un factor limitante al número de hembras sobre ellas (Wood y Dowell, 1985).

Por otro lado, dado el caso que los niveles de parasitismo bajen, la necesidad de que las hembras de *A. grossa* se agreguen reduciría en importancia. En ausencia de parasitismo, agregarse no representaría mayor ventaja. Hembras solitarias no tendrían menores niveles de supervivencia que hembras agregadas. En tal caso, la distribución espacial de las plantas sería un aspecto de poca relevancia, y, por ende, también la capacidad de dispersión. En este contexto, el nivel de agregación de los insectos con respecto a la distancia a la planta hospedera más cercana tendería a ser al azar y permanecería en números bajos (Figura 24). Tal es el caso de Tandayapa en donde no existe parasitismo, y las hembras se agregan poco e independientemente de la distancia a la planta hospedera más cercana. Anexamente, Tandayapa mostró que conforme haya más hembras agregadas a una planta, las hembras vecinas suelen ser estar más cerca en otra planta. Lo cual pudiera verse explicado por la ocurrencia de casos en los que una hembra escoja una determinada planta al percibirla apta para criar su progenie. Sin embargo cuando llega y se da cuenta que esa planta está ya ocupada, prefiere poner sus huevos en otra planta cercana.

En Tandayapa tan solo el 38% de las hembras escogió agregarse con otras. Comparado con el 86% de Mindo, se sugiere que en Tandayapa la tendencia a esta conducta gregaria no es tan fuerte. Dado que en Tandayapa no se registró la parasitismo por himenópteros, la conducta gregaria reducida de *A. grossa* en esta localidad concuerda con el modelo planteado. Además, en Mindo entre más cercanas se encuentran las plantas hospederas incrementa el número de hembras con huevos por planta. Lo que muestra que al presentársele la opción dentro de sus posibilidades de dispersión, *A. grossa* escoge agregarse. En Tandayapa el insecto no mostró correlación significativa del número de hembras con huevos en la misma planta con respecto a la distancia a la planta hospedera más cercana. Esto muestra que el insecto en Tandayapa se distribuye al azar en las plantas, lo cual también concuerda con el modelo.

El modelo propuesto pretende explicar la tendencia de cómo la dispersión, agregación y parasitismo pueden explicar la interrelación y presión de estas variables en la biología de *A. grossa*. Sin embargo, es claro que un modelo real sería de naturaleza mucho más multivariada con otras variables como la productividad de las plantas hospederas, estacionalidad, condiciones ambientales, depredación, entre otras. Esta realidad podría explicar porque en Tandayapa persiste la existencia de agregaciones en las plantas. Si bien la inexistencia de parasitismo invalidaría este comportamiento gregario, otras variables como la depredación, todavía pudieran estar ejerciendo una presión a favor del comportamiento gregario.

Alchisme grossa de Tandayapa, Mindo y Yanayacu son diferentes con respecto a su morfología, comportamiento y presiones ecológicas. Se sugieren ciertas diferencias

morfológicas y comportamentales como medidas adaptativas frente a la realidad ecológica del insecto en cada localidad. A continuación se propone un modelo en base al soporte bibliográfico y las inferencias basadas en los resultados del efecto que tienen las variables ecológicas y morfológicas en la supervivencia de *A. grossa* (Figura 25). El cuidado maternal representa la cualidad comportamental fundamental que moldea la dinámica reproductiva, biología y morfología de la especie. El cuidado maternal es la estrategia que presenta el insecto para maximizar la supervivencia de su prole. El objetivo principal de tal comportamiento es la defensa de la prole de ataques por parte de depredadores. Asimismo, es esta presión predatoria la que gatilla el cuidado maternal como respuesta adaptativa. Sin embargo, como Tallamy y Schaefer (1997) proponen, esta estrategia reproductiva conlleva desventajas adaptativas. La existencia de cuidado maternal reduce la fecundidad (Tallamy y Schaefer, 1997). En el caso específico de Hoplophorionini este cuidado maternal sumado a las características de los bosques montanos impide que surjan asociaciones con hormigas (Wood, 1993). Este tipo de asociaciones representan un atenuante a los riesgos que representa el cuidado maternal (Tallamy y Schaefer, 1997), y es característico de la biología reproductiva de muchos membrácidos (Wood, 1993). Adjuntamente, existen adaptaciones morfológicas que facilitan el cuidado maternal de *A. grossa*. Tarsos y patas largas permitirían un fuerte agarre de la hembra a su masa de huevos (McKamey, 1996). El proceso coxal mesotorácico y patas metatorácicas especializadas incrementan la eficiencia del pateo (McKamey, 1996). Además, procesos pronotales desarrollados son una defensa efectiva principalmente ante depredadores vertebrados (Wood, 1975b; Wood, 1977; Wood, 1979; Wood, 1983). El cuidado maternal reduce la fecundidad de una especie al obligarla a invertir tiempo y energía en una tarea riesgosa sin poder alimentarse adecuadamente (Tallamy y Schaefer, 1997). En respuesta a esto esta

estrategia reproductiva promueve la colocación de grandes masas de huevos, lo cual atenúa la reducción en fecundidad (Tallamy y Schaefer, 1997). Un aspecto importante en la defensa de la prole es la cobertura de la masa de huevos por parte del cuerpo de la hembra (Tallamy y Schaefer, 1997). Si bien esta estrategia reduce la depredación por parte de parasitoides, implica un límite al tamaño de la masa de huevos dado por la superficie de cobertura del cuerpo de la hembra (Tallamy y Schaefer, 1997). En respuesta a esto *A. grossa* presenta un pronoto amplio y en forma de escudo que maximiza el área dorsal de la hembra. Pronotos más amplios permitirían a los insectos colocar masas de huevos más grandes. Por otro lado, los resultados muestran que hembras protegiendo sus masas de huevos agregadas en una misma planta reducen el parasitismo. A su vez esta conducta gregaria debe ser una adaptación en respuesta a la presión por parasitoides. Adjuntamente, el número de hembras agregadas en una planta es dependiente de que tan agregadas se encuentren las plantas hospederas. Plantas cercanas promueven que hembras aledañas escojan la misma planta, y reduce la existencia de hembras cuidando solas sus masas de huevos. Hembras solitarias sufren de más parasitismo, y muchas de ellas se encontraron en plantas aisladas difíciles de encontrar por otras hembras. La evolución de alas que confieran una mayor capacidad de dispersión permitiría a las hembras colonizar y agruparse en plantas sin importar que tan lejanas se encuentren. Finalmente, la naturaleza polífaga de *A. grossa* le confiere la posibilidad de ocupar algunas especies de plantas hospederas. De esta forma la utilización de un mayor número de plantas hacen de este recurso más predecible y menos disperso.

6.7 RECOMENDACIONES

El presente estudio representa un estudio introductorio en aspectos de morfología, comportamiento, ecología, y biogeografía de *A. grossa*. En general, todos los aspectos expuestos de la biología de esta especie requieren ser estudiados más específicamente.

Con respecto a las diferencias morfológicas y comportamentales de *A. grossa* entre las poblaciones de Mindo, Tandayapa, y Yanayacu no necesariamente son de naturaleza adaptativa; más bien, tales diferencias responderían a efectos de dispersión y colonización, como son el efecto fundador, y la deriva génica. Una alternativa para esclarecer el verdadero valor adaptativo de tales características morfológicas y comportamentales sería la inclusión de más poblaciones del insecto. Anexamente, se requeriría de una medición directa de la presión ecológica que se cree está relacionada con determinada estructura. Así, se puede realizar una correlación entre los datos de cada población y la magnitud de la presión ecológica medida en cada localidad. De esta forma se podría comprobar la relación en el largo de los procesos pronotales como respuesta adaptativa al nivel de depredación al que el insecto está expuesto. Determinar si existe una relación entre la longitud de las patas y el ancho de los tallos de las plantas hospederas. Dilucidar si la superficie alar es una respuesta a que tan esparcidas se encuentran las plantas hospederas. Confirmar si la agresividad del cuidado maternal y proporción de cobertura son respuestas a la depredación y parasitismo. Adicionalmente, el desempeño y función de las diferentes características morfológicas de *A. grossa* pueden ser medidas directamente, como la no palatabilidad del insecto por sus procesos pronotales, y la eficacia mecánica de la longitud de los tarsos para sostenerse de la planta.

Lastimosamente, en el presente estudio no fue posible realizar mediciones de fuerza de salto en todas las localidades por inconvenientes de destrucción de hábitat. Medidas de energía cinética para los individuos de cada localidad hubieran podido corroborar lo sugerido por sus medidas morfométricas. Es necesario un estudio más profundo sobre la mecánica del movimiento de los Hoplophorionini, e incluir métodos de filmación en alta velocidad para entender cuál es la dinámica exacta del movimiento de la pata metatorácica y el resto del cuerpo. Con esto se podrá saber el rol verdadero que tiene cada estructura en el movimiento, y, por ende, la relevancia adaptativa de las dimensiones de cada una. También se podrán calcular medidas reales de las diferentes dimensiones físicas involucradas en el movimiento.

Por otro lado, sin lugar a dudas esclarecer la realidad del estado de divergencia en las poblaciones de *A. grossa* requiere de más estudios. La amplia distribución del insecto que se extiende más allá del Ecuador hasta el sur de México por el norte y hasta Perú en el sur, supone grandes diferencias en hábitat dado el rango altitudinal y latitudinal que ocupa. Dado que tan solo entre las poblaciones de Mindo y Tandayapa se han encontrado diferencias tanto morfológicas como comportamentales, siendo localidades tan cercanas, este escenario seguramente supone la existencia de eventos de divergencia en muchas poblaciones a lo largo del rango de distribución. Tal contexto implicaría cambios en la especie a lo largo del gradiente altitudinal de los bosques submontanos, a lo largo del gradiente latitudinal hacia el norte y sur de la línea ecuatorial, y a Oriente y occidente de la cordillera de los Andes. Se requeriría realizar muestreos a lo largo de todo el rango de distribución de la especie, incluyendo poblaciones a lo largo de la gradiente latitudinal y

altitudinal a oriente y occidente de los andes. Sobre tales muestreos se deberían realizar análisis morfológicos, comportamentales y genéticos que determinen la realidad divergente de la especie.

7. LITERATURA CITADA

- Álvarez, P. 2000. Un caprichoso estallido evolutivo: Los Membrácidos. Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa 27: 93-98
- Araujo, E., Costa, M., Chaud-Netto, J., Fowler, H. 2004. Body size and flight distance in stingless bees (Hymenoptera: Meliponini): inference of flight range and possible ecological implications. Brazilian Journal of Biology 64: 563-568
- Baldor, J. 1992. Geometría plana y del espacio. Publicaciones cultural. México D.F., México.
- Berlocher, S., Feder, J. 2002. Sympatric speciation in phytophagous insects: moving beyond controversy? Annual Review of Entomology 47: 773-816.
- Boulard, M. 1983. Sur deux *Anchistrotus* et la mutilation naturelle du pronotum chez les membracides de ce genre. Bulletin de la Société Entomologique de France 88: 274-283.
- Budnik, M., Brncic, D., Acuna, M. 1988. Geographical and sexual variation of wing size in the monophagous flower-breeding species *Drosophila flavopylosa*. Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung 26: 211–216.
- Burrows, M. 2006. Jumping performance of froghopper insects. The Journal of Experimental Biology 209: 4607-4621.
- Burrows, M. 2007. Kinematics of jumping in leafhopper insects (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Cicadellidae). The Journal of Experimental Biology 210: 3579-3589.

- Burrows, M., Hartung, V., Hoch, H. 2007. Jumping behaviour in a Gondwanan relict insect (Hemiptera: Coleorrhyncha: Peloridiidae). *The Journal of Experimental Biology* 210: 3311-3318.
- Burrows, M. 2009. Jumping performance of planthoppers (Hemiptera, Issidae). *The Journal of Experimental Biology*. 212: 2844-2855.
- Carbajal de la Fuente, A., Minoli, S., Lopes, C., Noireau, F., Lazzari, C., Lorenzo, M. 2007. Flight dispersal of the Chagas disease vectors *Triatoma brasiliensis* and *Triatoma pseudomaculata* in northern Brazil. *Acta Tropica* 101: 115-119.
- Ceballos, I. 1967. Sinopsis bibliográfica de los Membrácidae (Hemiptera: Homoptera) del Perú. *Revista peruana de entomología*. 10: 3-12.
- Cocroft, R. 1996. Insect vibrational defense signals. *Nature* 382: 679-680.
- Cocroft, R., McNett, G. 2006. Vibrational communication in treehoppers (Hemiptera: Membracidae). En: *Insect Sounds and Communication: Physiology, Behavior, Ecology, and Evolution*. (M.F. Claridge y S. Drosopoulos, eds) pp. 305-317. CRC Press. Londres, Reino Unido.
- Coyne, J., Orr, A. 2004. *Speciation*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Estados Unidos.
- Creão-Duarte, A., Sakakibara, A. 1997. Revisão de *Alchisme* Kirkaldy (Hemiptera, Membracidae, Membracinae, Hoplophorionini). *Revista Brasileira de Zoologia* 14: 425- 472.
- Eberhard, W. 1975. The ecology and behavior of a subsocial pentatomid bug and two scelionid wasps. Strategy and counterstrategy in a host and its parasitoids. *Smithsonian Contributions to Zoology* 205: 1-39.

- Grace, T., Wisely, S., Brown, S., Dowell, F., Joern, A. 2010. Divergent host plant adaptation drives the evolution of sexual isolation in the grasshopper *Hesperotettix viridis* (Orthoptera: Acrididae) in the absence of reinforcement. *Biological Journal of the Linnean Society* 100: 866-878
- Godoy, C., Miranda, X., Nishida, K. 2006. Membrácidos de la América Tropical. INBio. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.
- Gorur, G., Lomonaco, C., Mackenzie, A. 2005. Phenotypic plasticity in host plant specialization in *Aphis fabae*. *Ecological Entomology* 30: 657-664.
- Grimaldi, G., Engel, M. 2005. Evolution of the insects. Cambridge University Press. New York, Estados Unidos de América.
- Hammen, T. 2000. Aspectos de la historia y ecología de la biodiversidad norandina y amazónica. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. 24: 231-245.
- Hodkinson, I. 2005. Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews* 80: 489-513.
- Lin, C. 2006. Social behaviour and life history of membracine treehoppers. *Journal of Natural History* 40: 1887–1907.
- Lin, C. 2007. Observations of a subsocial treehopper, *Stalotypa fairmairii* from Cuba (Hemiptera: Membracidae). *Florida Entomologist* 90: 398-400.
- Lin, Ch., Danforth, B., Wood, T. 2004. Molecular phylogenetics and evolution of maternal care in Membracinae treehoppers. *Systematic Biology* 53: 400-421.
- Lin, C., Wood, T. 2002. Molecular phylogeny of the north american *Enchenopa binotata* (Homoptera: Membracidae) species complex. *Annals of the Entomological Society of America* 95: 162-171.

- Maiztegui, A., Sabato, J. 1993. Introducción a la física. Kapelusz. Buenos Aires, Argentina.
- Mappes, J., Kaitala, A. 1994. Does a female parent bug lay as many eggs as she can defend; experiments with *Elasmucha grisea* L. (Heteroptera; Acanthosomatidae). Behavioral Ecology and Sociobiology 35: 314-317.
- McKamey, S., Deitz, L. 1996. Generic revision of the New World tribe Hoplophorionini (Hemiptera: Membracidae: Membracinae). Systematic Entomology.21: 295-342.
- Olmstead, K., Wood, T. 1990. Altitudinal patterns in species richness of neotropical treehoppers (Homoptera: Membracidae): The role of ants. Proceedings of the Entomological Society of Washington 92: 552-560.
- Perotto, M., Buffa, L., Delfino, M. 2002.Efectos de la atención de *Camponotus rufipes* (Fabricius) (Hymenoptera, Formicidae) sobre agregaciones de *Enchenopa cericea* Walk. (Hemiptera: Membracidae). Ecología Austral 12: 91-97.
- Pratt, G., Wood, T. 1993. Genitalic analysis of males and females in the *Enchenopa binotata* (Say) complex (Membracidae: Homoptera). Proceedings of the Entomological Society of Washington 95: 574-582.
- Sierra, R., Cerón, C., Palacios, W., Valencia, R. 1999.Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador continental. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia. Quito, Ecuador.
- Tallamy, D., Denno, R. 1981. Maternal care in *Gargaphia solani* (Hemiptera: Tingidae). Animal Behavior 29: 771-778.

- Tallamy, D., Horton, L. 1990. Costs and benefits of the egg dumping alternative in *Gargaphia* lace bugs (Hemiptera: Tingidae). *Animal Behavior* 39: 352-360.
- Tallamy, D., Schaefer, C. 1997. Maternal care in the Hemiptera: ancestry, alternatives, and current adaptive value. En: *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. (J. Choe, B. Crespi eds) pp. 94-115. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Turner, G., Pitcher, T. 1986. Attack abatement: a model for group protection by combined avoidance and dilution. *The American Naturalist* 128: 228-240.
- Uetz, G., Boyle, J., Hieber, C., Wilcox, S. 2001. Antipredator benefits of group living in colonial web-building spiders: the 'early warning effect'. *Animal Behavior* 63: 445-452.
- Wcislo, W. 1984. Gregarious nesting of a digger wasp as a "selfish herd" response to a parasitic fly (Hymenoptera: Sphecidae; Diptera: Sacrophagidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 15: 157-160.
- Wood, T. 1975a. Defense in two pre-social membracids (Homoptera: Membracidae). *The Canadian Entomologist* 107: 1227-1231.
- _____ 1975b. Studies on the function of the membracid pronotum (Homoptera). II. Histology. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 77: 78-82.
- Wood, T. 1977. Defense in *Umboonia crassicornis*: Role of the pronotum and adult aggregations (Homoptera: Membracidae). *Annals of the Entomological Society of America* 70: 524-528.

- Wood, T. 1979. Sociality in the Membracidae (Homoptera). *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America* 11: 15-22.
- Wood, T. 1982. Selective factors associated with the evolution of membracid sociality. *Biology of Social Insects* 175-179.
- Wood, T. 1983. Brooding and aggregating behavior of the treehopper, *Umbonia crassicornis*. *National Geographic Society Research Reports* 15: 753-758.
- Wood, T. 1984. Life history patterns of tropical membracids (Homoptera: Membracidae). *Sociobiology* 8: 299-344.
- Wood, T. 1987. Consequences of membracid life histories mediated by plant phenology. *Proceedings, 6th Auchenorrhyncha meeting, Turin, Italy.* 247-253.
- Wood, T. 1993. Diversity in the new world Membracidae. *Annual Review of Entomology* 38: 409-435.
- Wood, T., Dowell, R. 1984. Sex ratio in *Umbonia crassicornis* Amyot and Serville (Homoptera: Membracidae). *American Midland Naturalist*. 112: 58-66.
- Wood, T., Dowell, R. 1985. Reproductive behavior and dispersal in *Umbonia crassicornis* (Homoptera: Membracidae). *The Florida Entomologist* 68: 151-158.
- Wood, T., Guttman, S. 1982. Ecological and behavioral basis for reproductive isolation in the sympatric *Enchenopa binotata* complex (Homoptera: Membracidae). *Evolution* 36: 233-242.
- Wood, T., Guttman, S. 1983. *Enchenopa binotata* complex: sympatric speciation? *Science* 220: 310-312.

Wood, T., Guttman, S. 1985. A new member of the *Enchenopa binotata* Say complex on tulip tree (*Liriodendron tulipifera*). Proceedings of the Entomological Society of Washington 87: 171-175.

Wood, T., Tilmon, K., Shantz, A., Harris, C., Pesek, J. 1999. The role of host-plant fidelity in initiating insect race formation. Evolutionary Ecology Research 1: 317-332.

8. FIGURAS

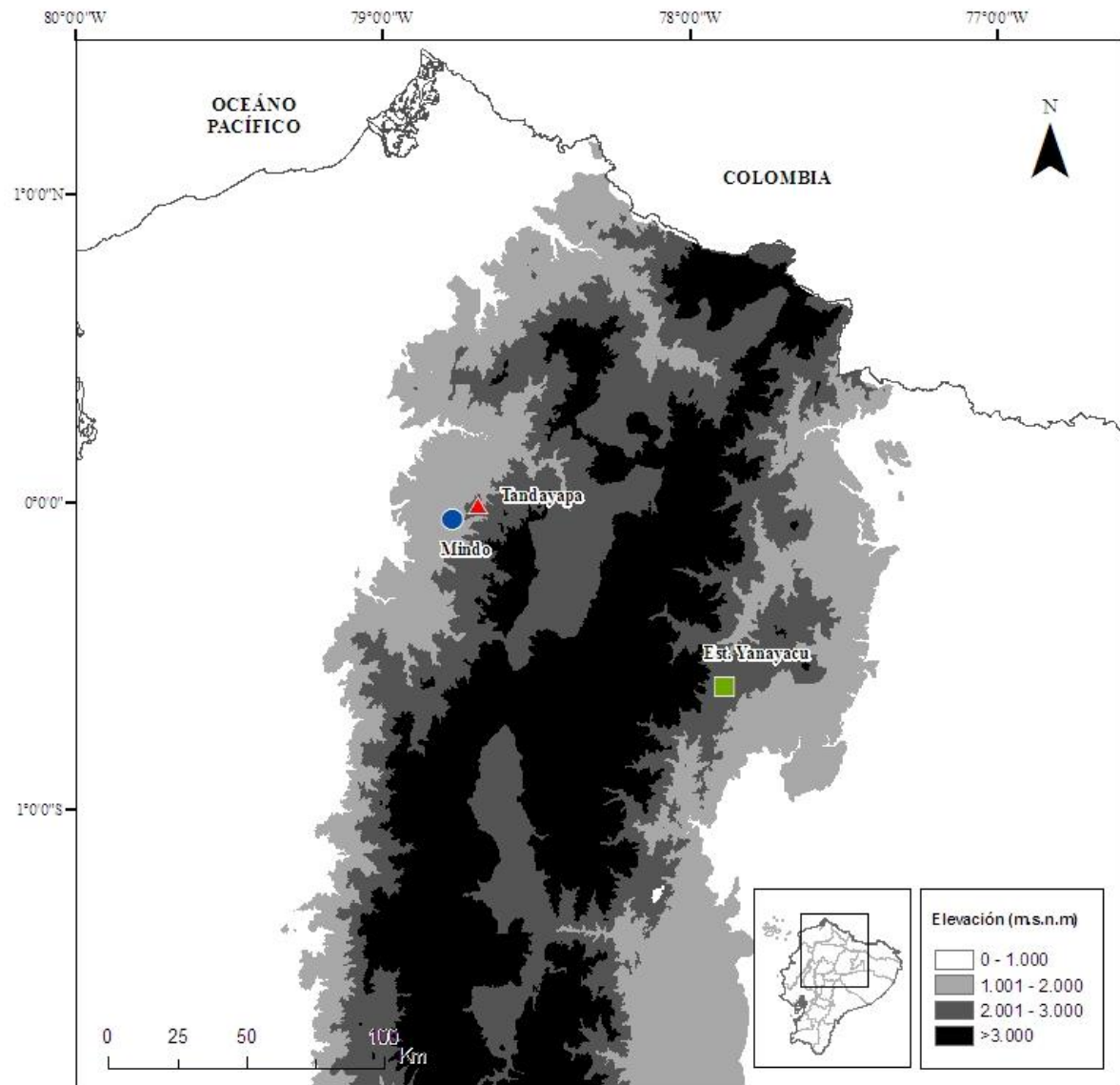


Figura 1. Mapa con las localidades del estudio.

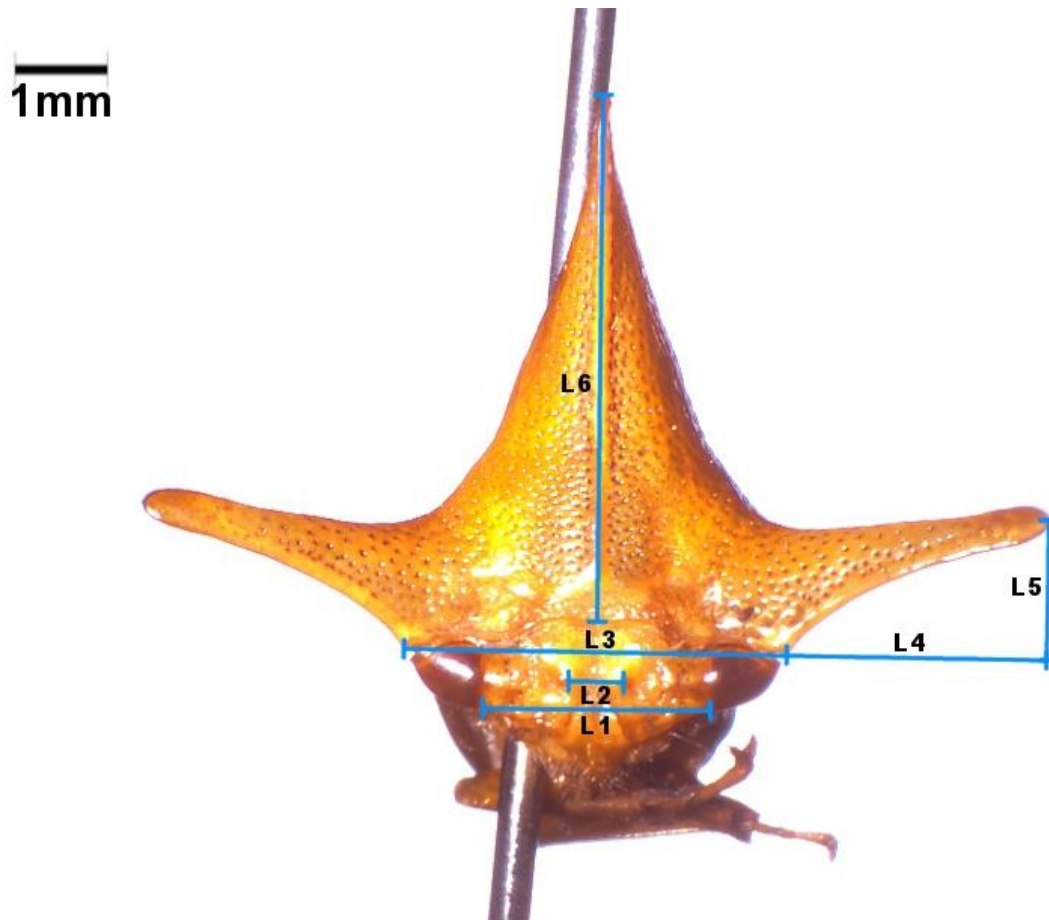


Figura 2. Medidas morfométricas tomadas en el plano frontal de *Alchisme grossa*. L1: distancia entre los ojos, L2: distancia entre ocelos, L3: ancho del pronoto, L4: componente X de la longitud del proceso humeral, L5: componente Y de la longitud del proceso humeral, y L6: alto del proceso dorsal.

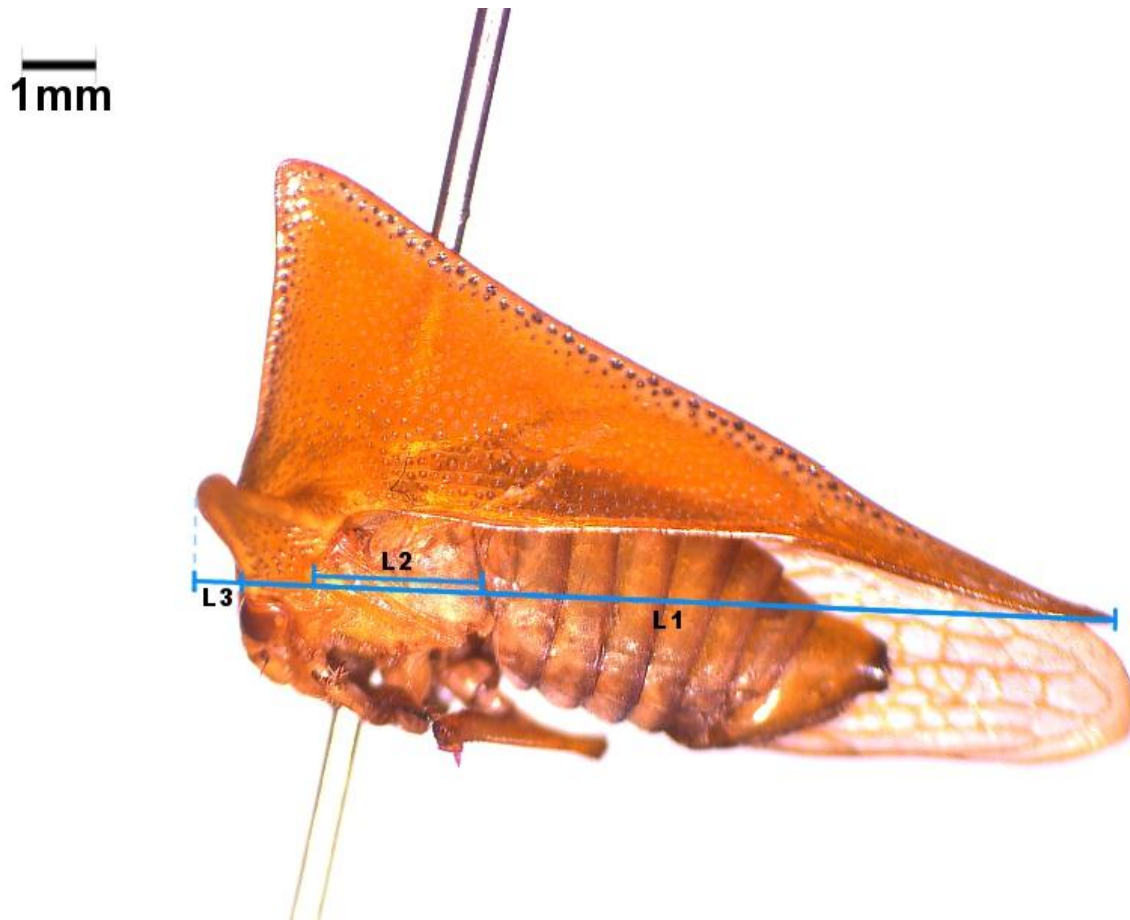


Figura 3. Medidas morfométricas tomadas en el plano sagital de *Alchisme grossa*. L1: largo del pronoto, L2: largo del tórax, y L3: componente *W* de la longitud del proceso humeral.

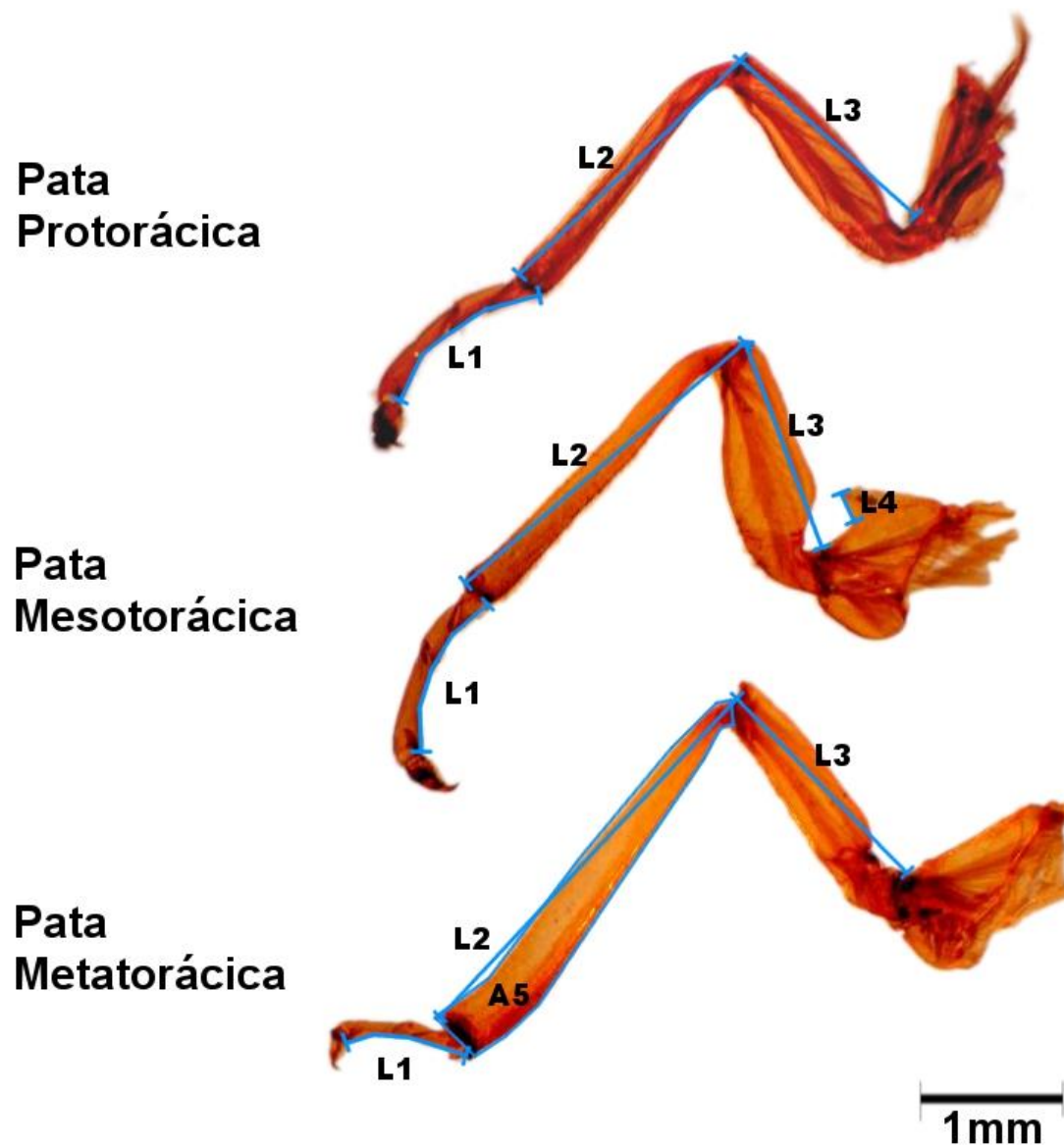
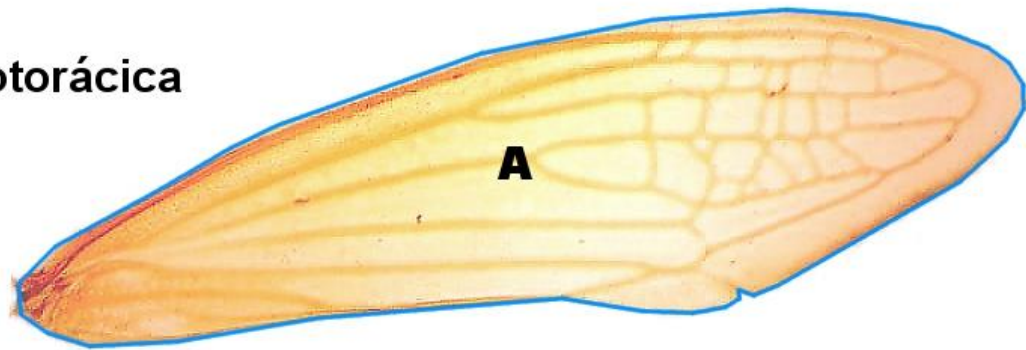
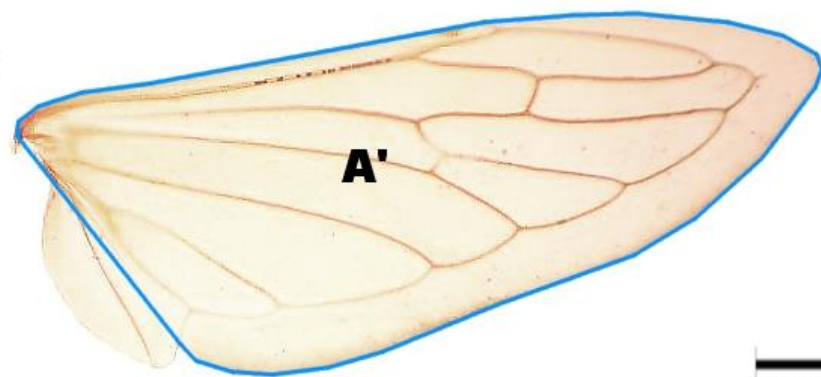


Figura 4. Mediciones morfométricas tomadas en las patas de *Alchisme grossa*. L1: longitud de los tarsos, L2: longitud de la tibia, L3: longitud del fémur, L4: largo del proceso coxal mesotorácico, y L5: ancho de la tibia metatorácica

**Ala
Mesotorácica**



**Ala
Metatorácica**



1mm

Figura 5. Medición de la superficie alar de las alas de *Alchisme grossa*.

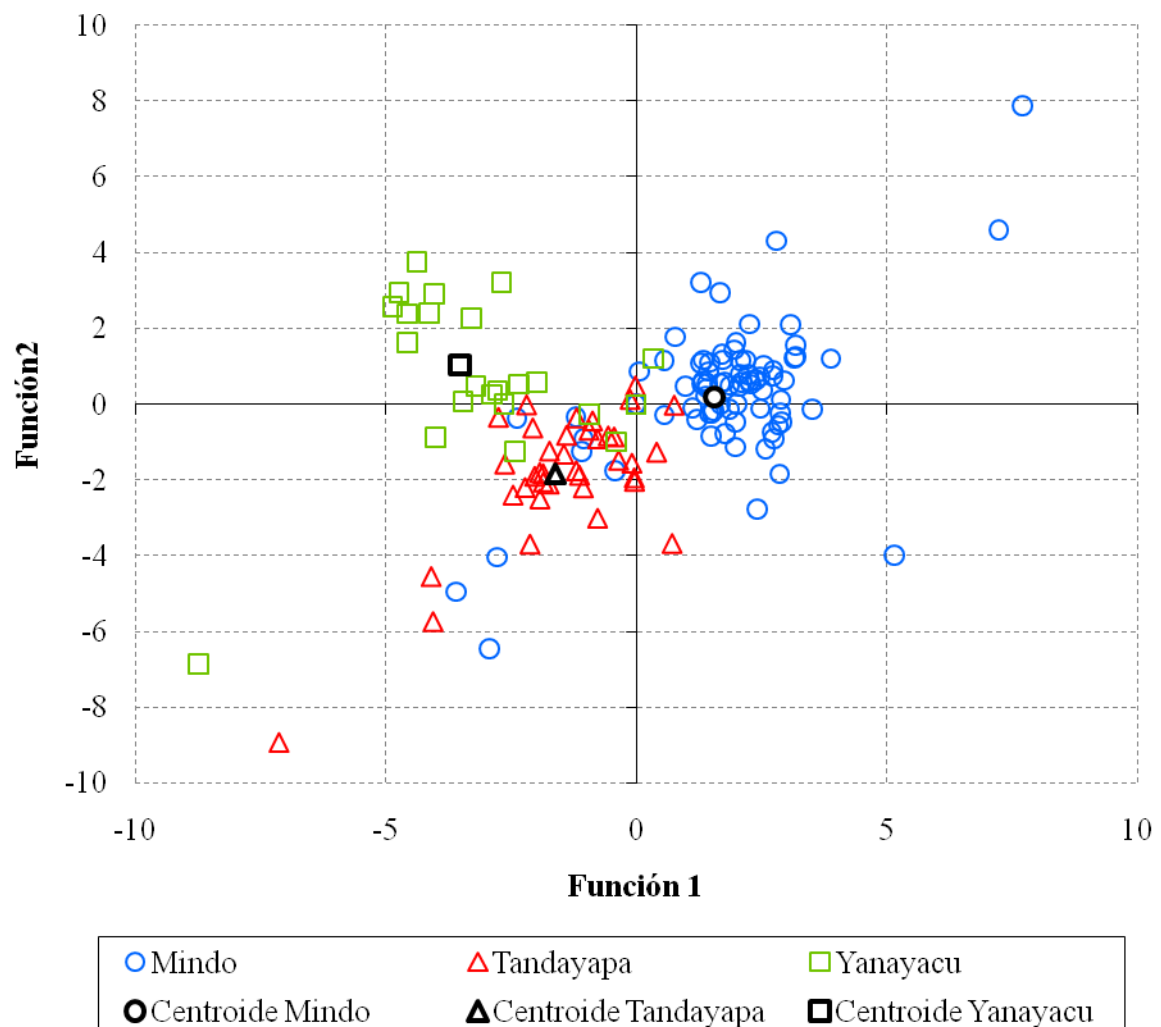


Figura 6. Funciones discriminantes canónicas del análisis discriminante sobre la morfología de las hembras de *Alchisme grossa* en Mindo, Tandayapa y Yanayacu.

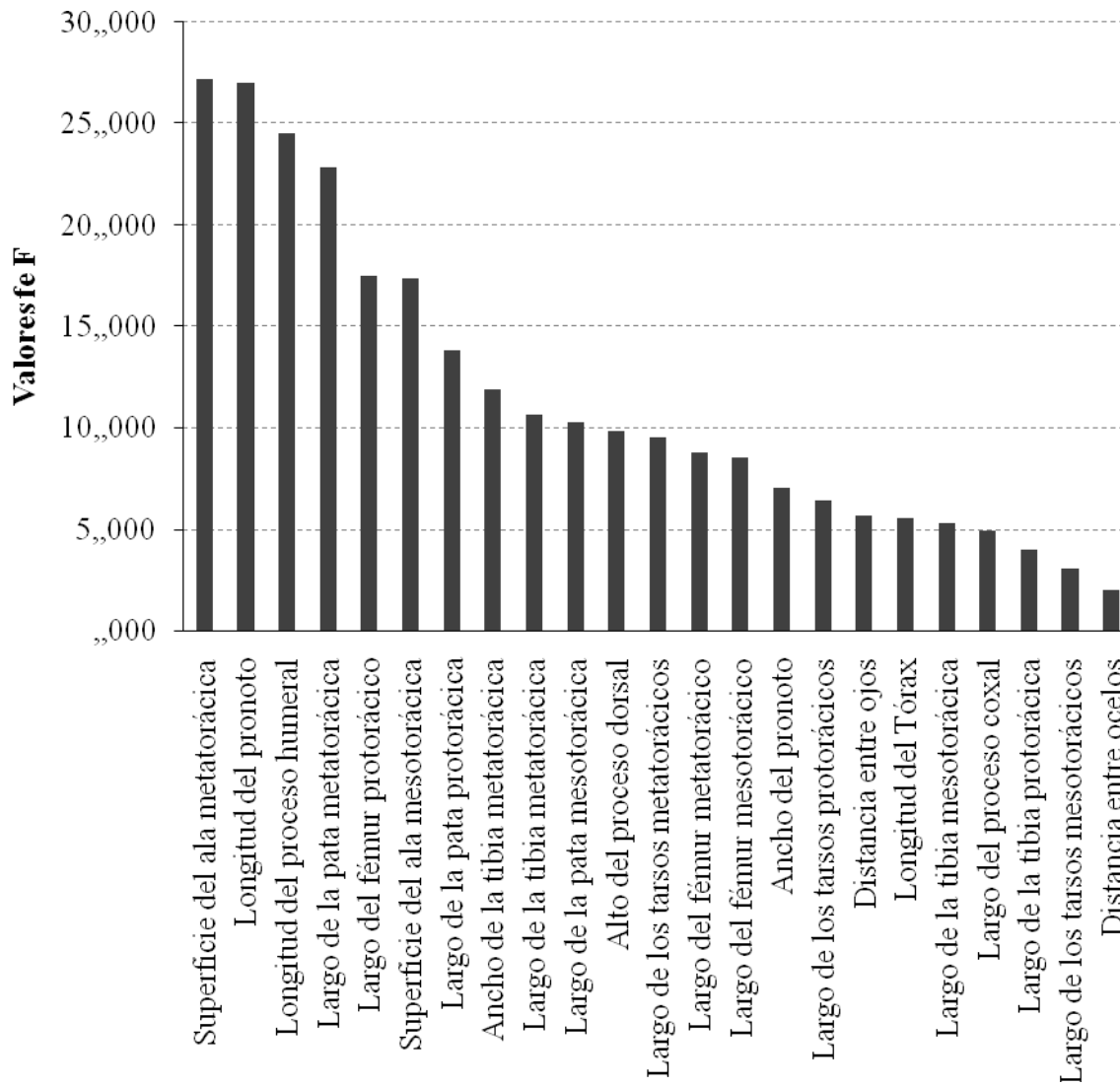


Figura 7. Valores de F de cada medida morfológica para el test de Lambda de Wilks del análisis discriminante sobre las medidas morfológicas de las hembras de *Alchisme grossa* en Mindo, Tandayapa y Yanayacu.

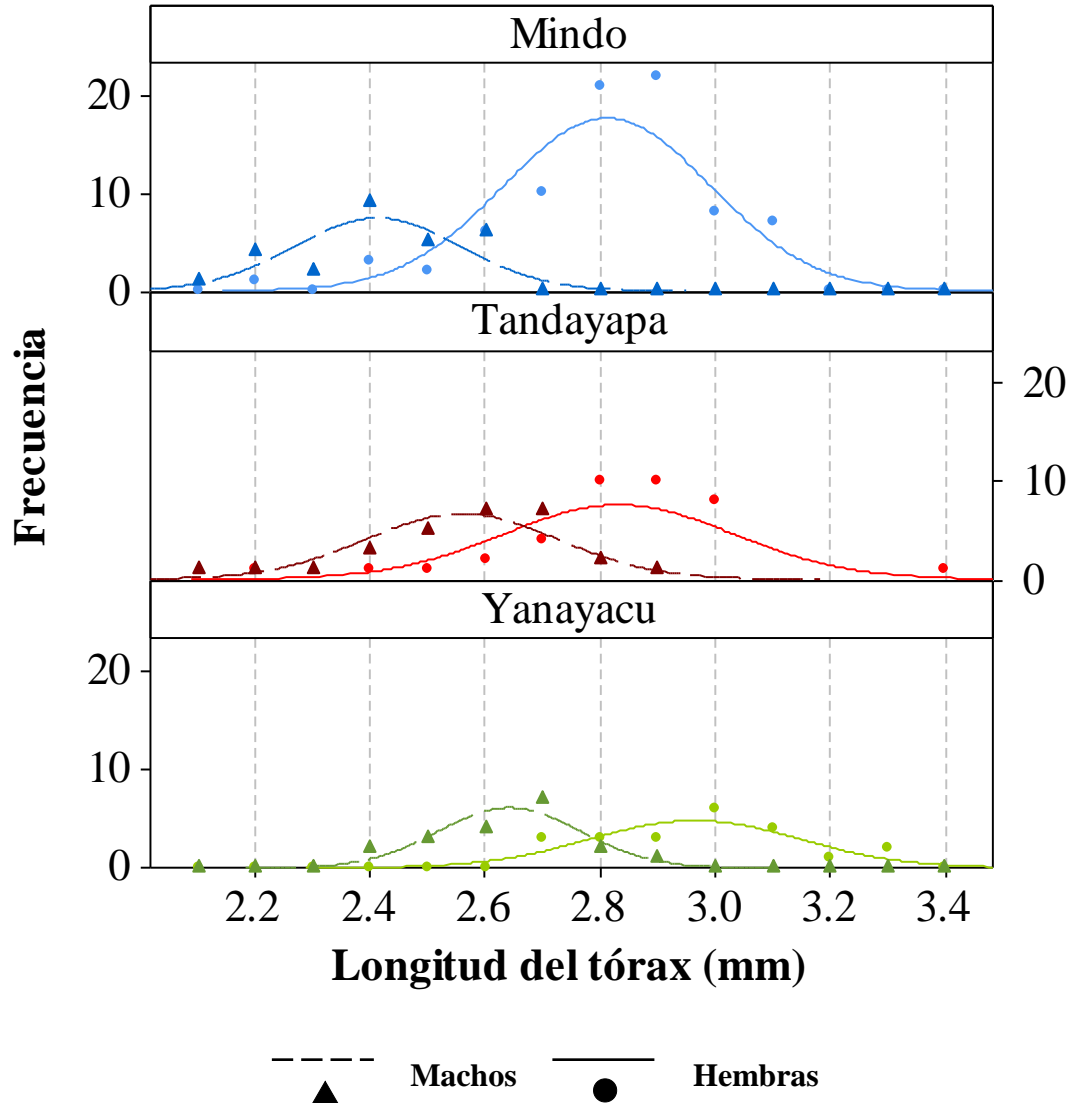


Figura 8. Distribuciones normales del tamaño de los especímenes machos y hembras de *Alchisme grossa* de Mindo, Tandayapa y Yanayacu expresado en la longitud del tamaño del tórax. Para las hembras de Mindo $\bar{x}=2,81$, $\sigma=0,18$ y $N=80$; machos de Mindo $\bar{x}=2,41$, $\sigma=0,14$ y $N=27$; hembras de Tandayapa $\bar{x}=2,83$, $\sigma=0,2$ y $N=38$; machos de Tanayapa $\bar{x}=2,55$, $\sigma=0,17$ y $N=26$; hembras de Yanayacu $\bar{x}=2,96$, $\sigma=0,18$ y $N=22$; machos de Yanayacu $\bar{x}=2,64$, $\sigma=0,12$ y $N=19$.

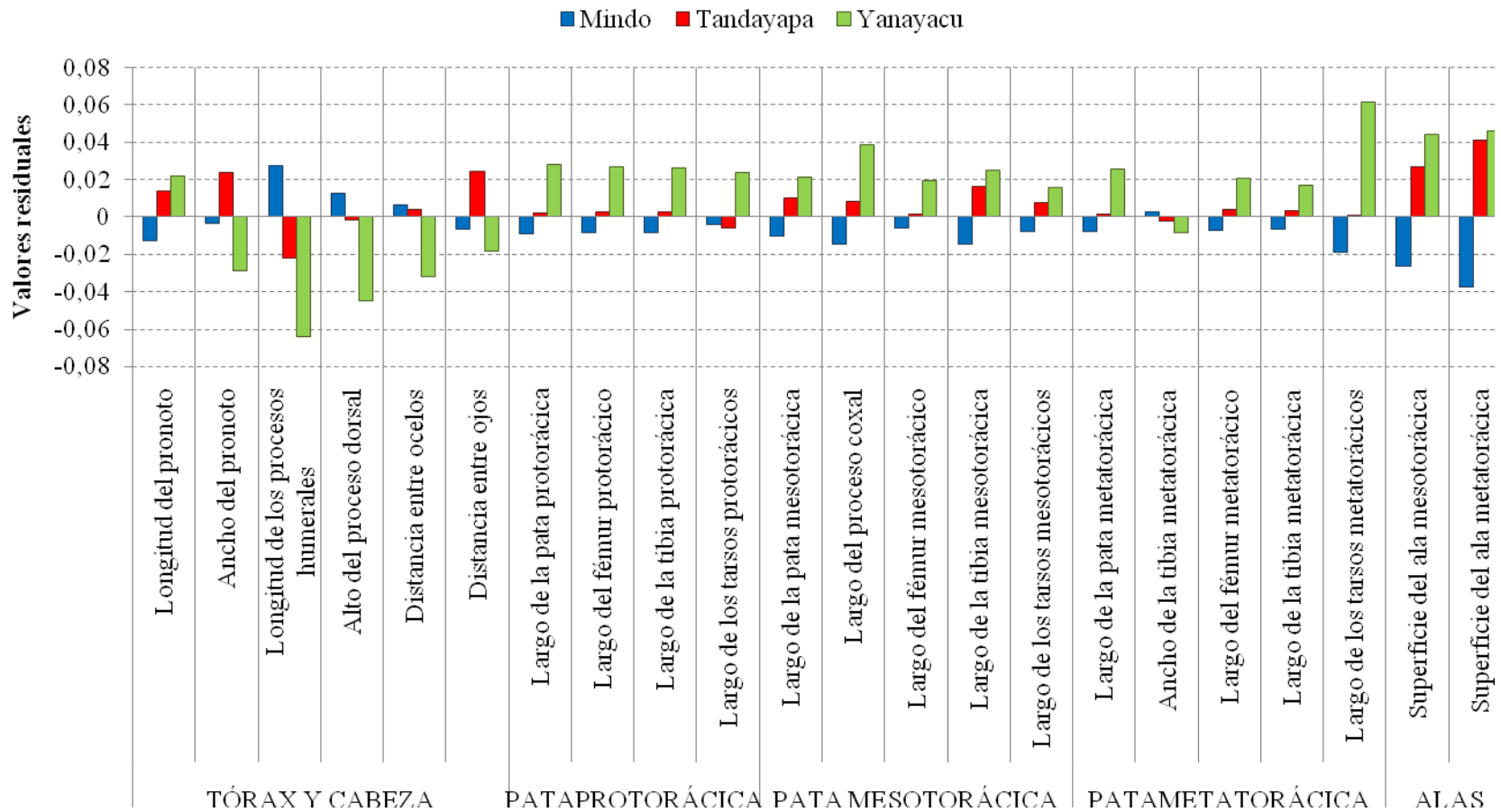


Figura 9. Desviaciones del tamaño de cada estructura con respecto a lo esperado por el tamaño corporal de las hembras de *Alchisme grossa* de Mindo, Tandayapa y Yanayacu. Basado en valores residuales de la regresión de las medidas morfométricas, con respecto a la longitud del tórax como medida de tamaño del individuo.

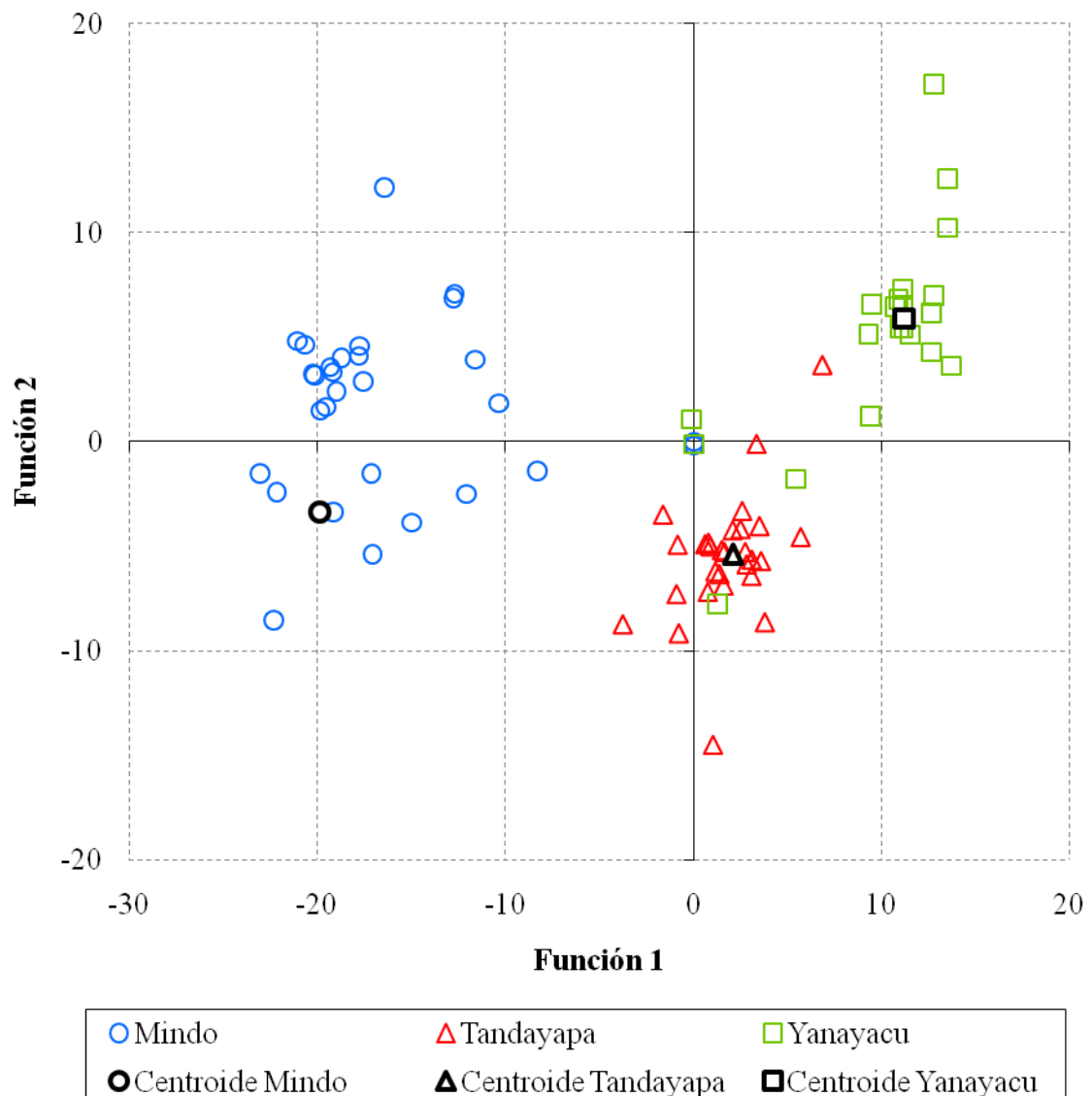


Figura 10. Funciones discriminantes canónicas del análisis discriminante sobre la morfología de los machos de *Alchisme grossa* en Mindo, Tandayapa y Yanayacu.

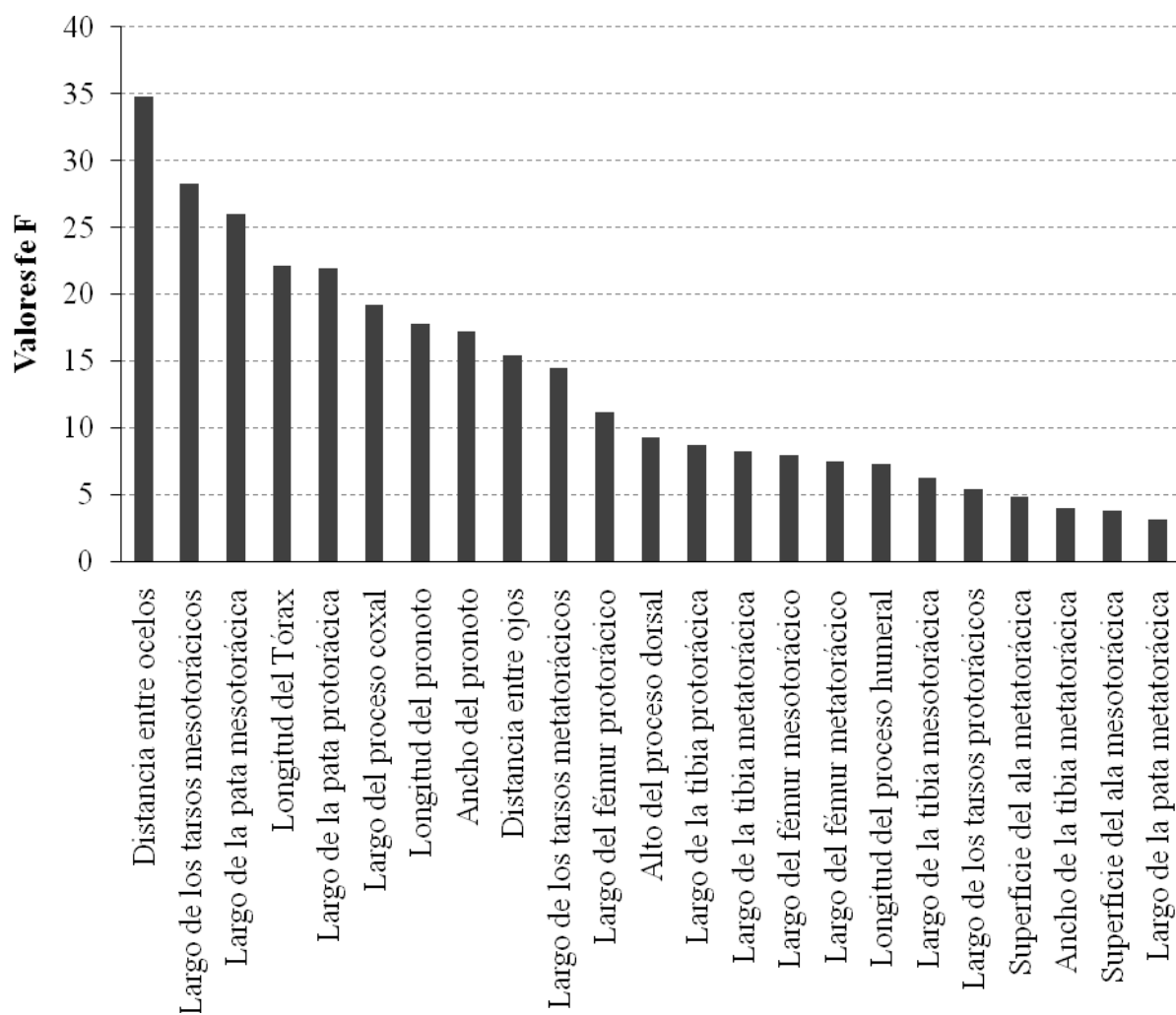


Figura 11. Valores de F de cada medida morfológica para el test de Lambda de Wilks del análisis discriminante sobre las medidas morfológicas de los machos de *Alchisme grossa* en Mindo, Tandayapa y Yanayacu.

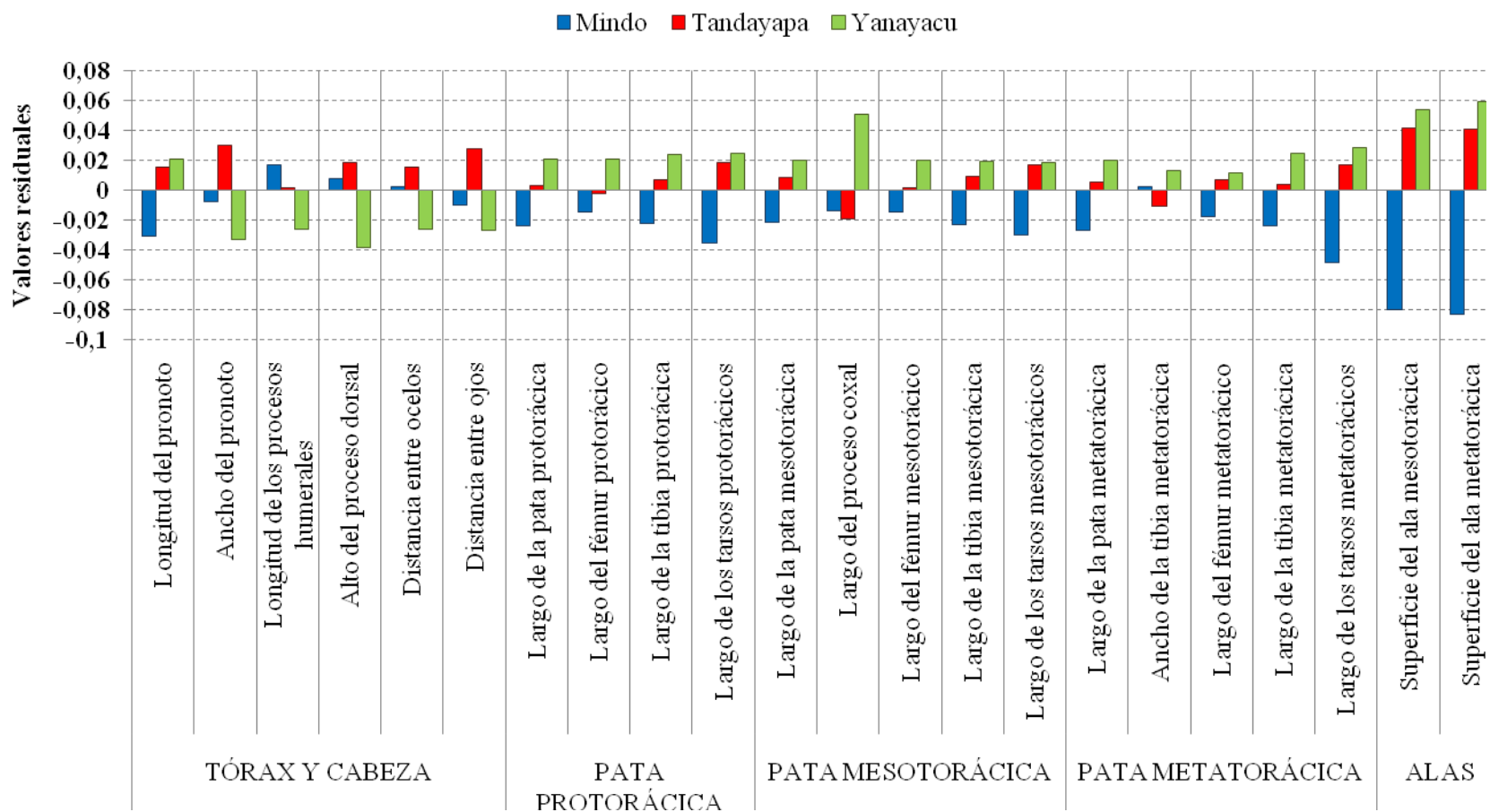


Figura 12. Desviaciones del tamaño de cada estructura con respecto a lo esperado por el tamaño corporal de los machos de *Alchisme grossa* de Mindo, Tandayapa y Yanayacu. Basado en valores residuales de la regresión de las medidas morfométricas, con respecto a la longitud del tórax como medida de tamaño del individuo.

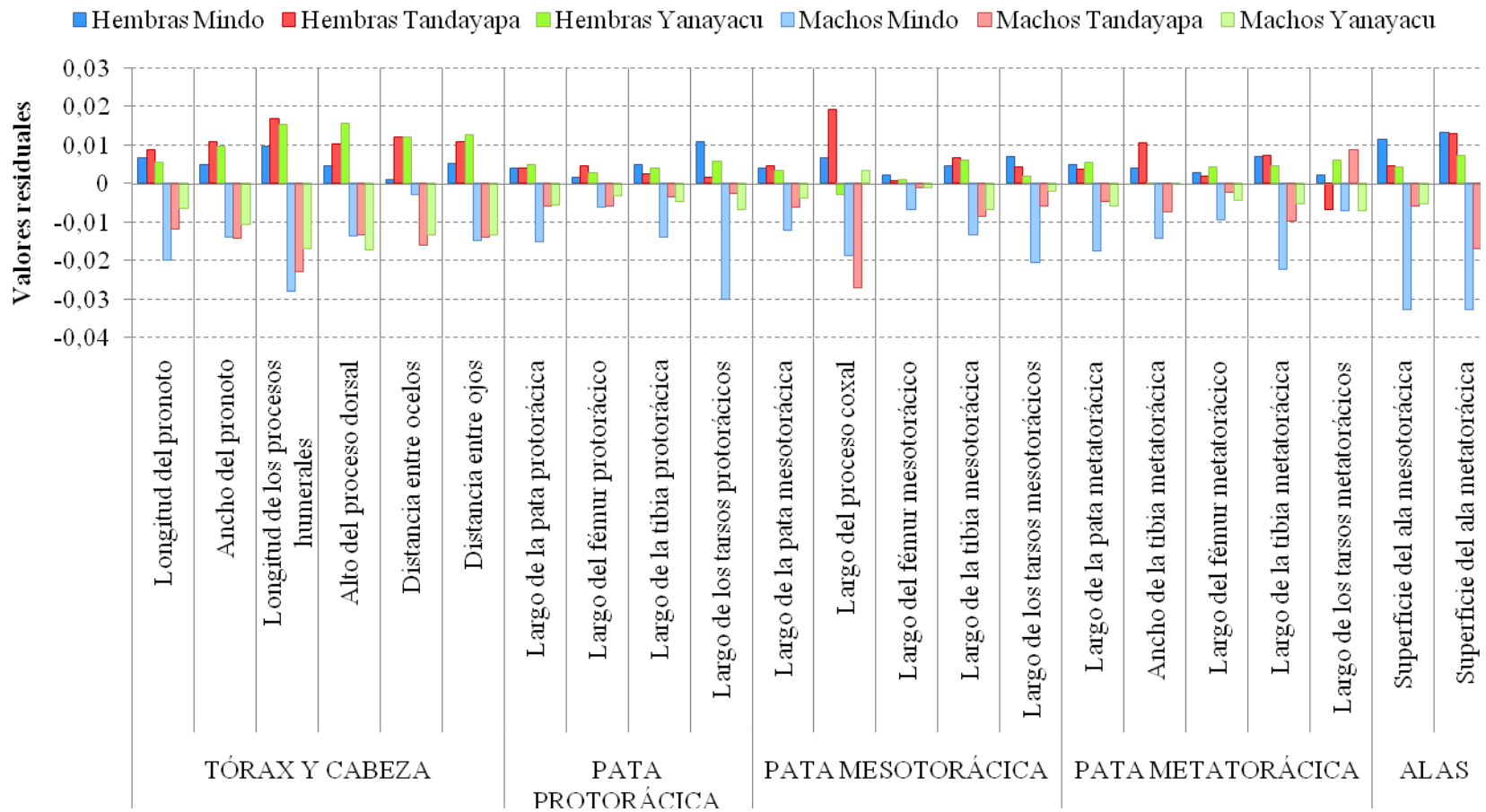


Figura 13. Desviaciones del tamaño de cada estructura con respecto a lo esperado por el tamaño corporal de hembras y machos de *Alchisme grossa* de Mindo, Tandayapa y Yanayacu. Basado en valores residuales de la regresión de las medidas morfométricas, con respecto a la longitud del tórax como medida de tamaño del individuo.

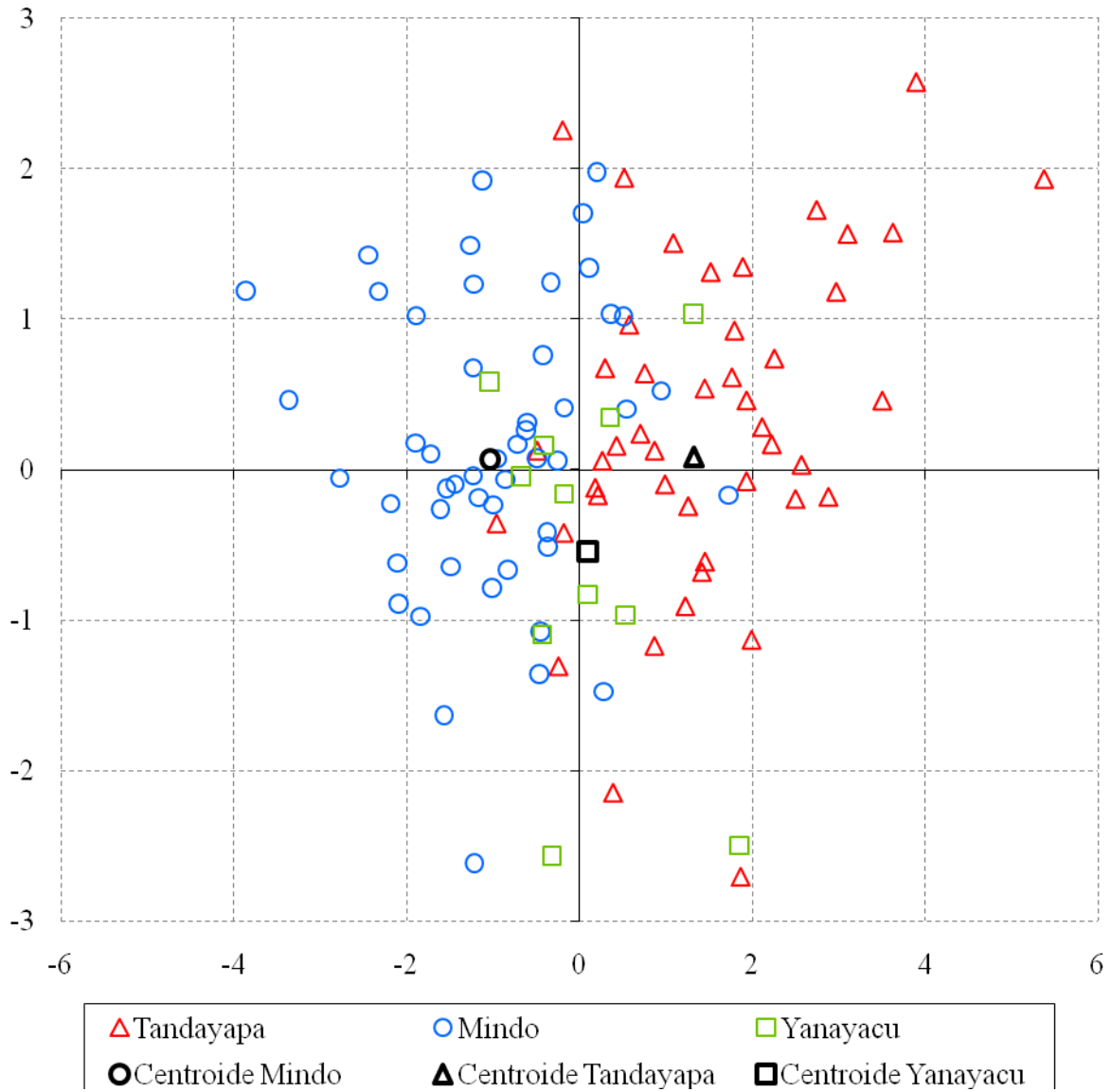


Figura 14. Funciones discriminantes canónicas del análisis discriminante sobre el cuidado maternal y reproductivo de *Alchisme grossa* en Mindo, Tandayapa y Yanayacu.

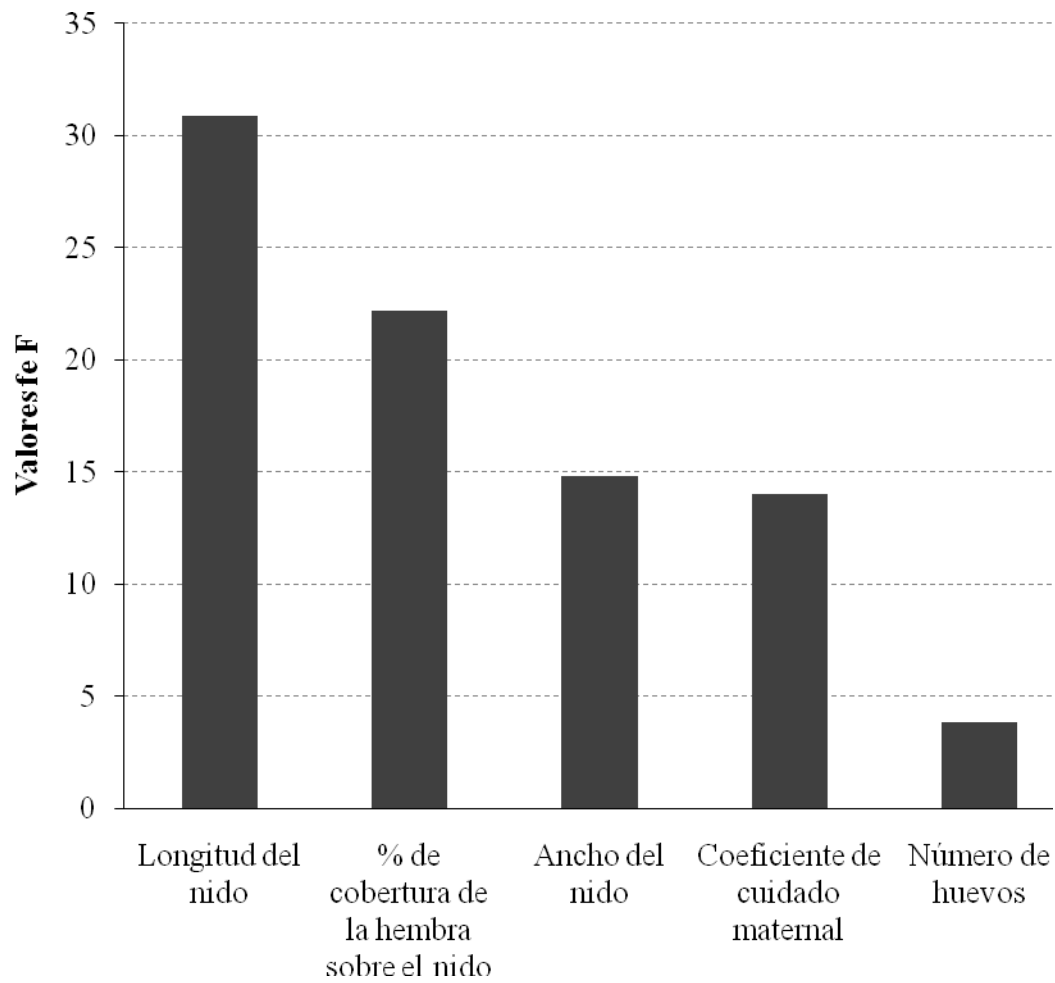


Figura 15. Valores de F de cada medida morfológica para el test de Lambda de Wilks del análisis discriminante sobre el cuidado maternal y reproductivo de *Alchisme grossa* en Mindo, Tandayapa y Yanayacu.

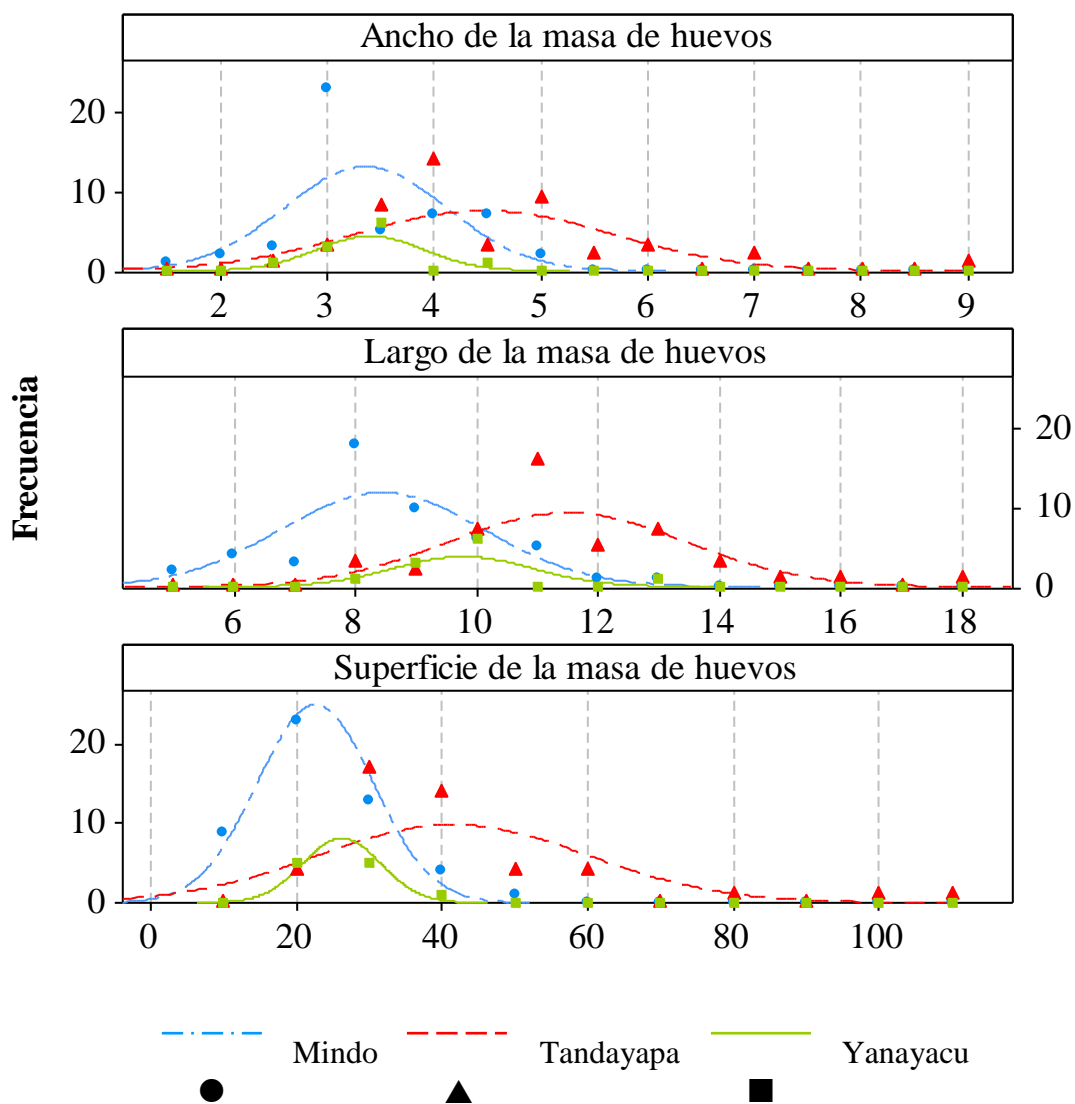


Figura 16. Medidas de ancho (mm), longitud (mm), y superficie (mm²) de las masas de huevos de *Alchisme grossa* en Mindo, Tandayapa y Yanayacu. En todas las variables para Mindo $N=50$, Tandayapa $N=46$, y Yanayacu $N=11$. En el ancho de la masa de huevos para Mindo $\bar{x}=3,35$ y $\sigma=0,76$; Tandayapa $\bar{x}=4,46$ y $\sigma=1,21$; Yanayacu $\bar{x}=3,4$ y $\sigma=0,5$. En el largo de la masa de huevos para Mindo $\bar{x}=8,44$ y $\sigma=1,67$; Tandayapa $\bar{x}=11,49$ y $\sigma=1,96$; Yanayacu $\bar{x}=9,77$ y $\sigma=1,15$. En la superficie de la masa de huevos para Mindo $\bar{x}=22,58$ y $\sigma=7,95$; Tandayapa $\bar{x}=41,49$ y $\sigma=18,51$; Yanayacu $\bar{x}=26,22$ y $\sigma=5,36$.

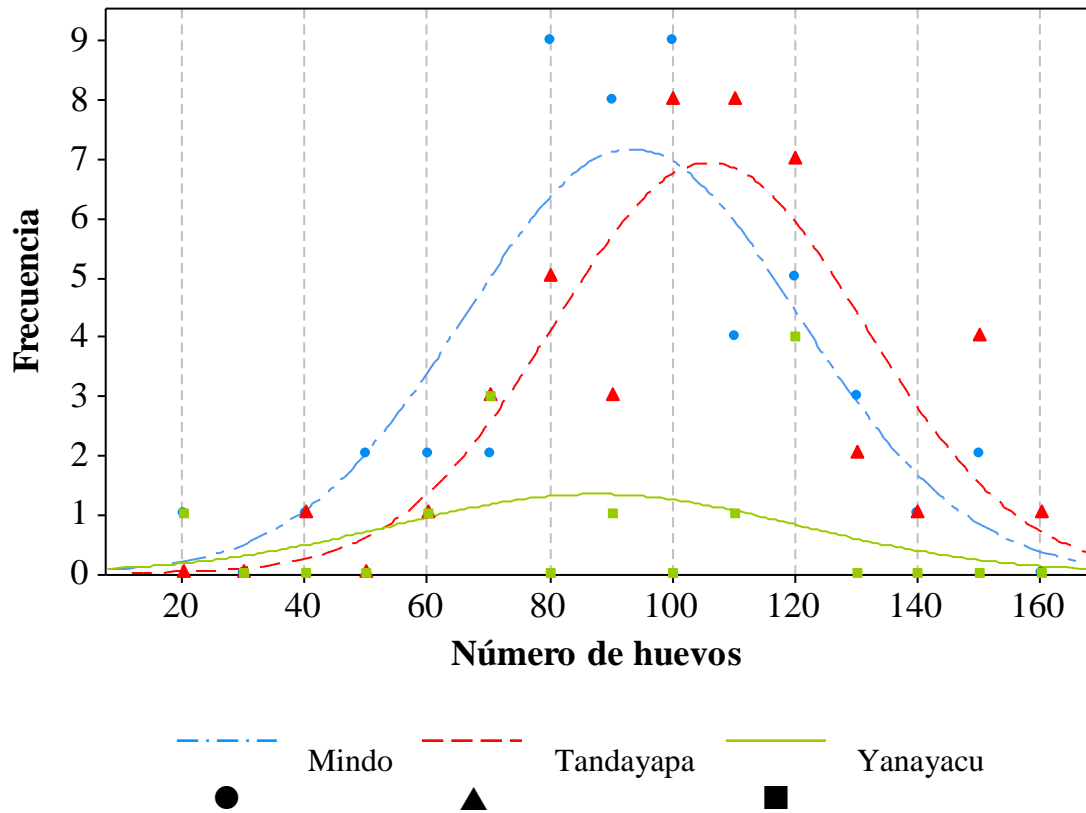


Figura 17. Número de huevos de *Alchisme grossa* en Mindo, Tandayapa y Yanayacu. Para Mindo $\bar{x}=93,2$, $\sigma=27,27$ y $N=49$; Tandayapa $\bar{x}=105,8$, $\sigma=25,32$ y $N=44$; Yanayacu $\bar{x}=87,36$, $\sigma=32,94$ y $N=11$.

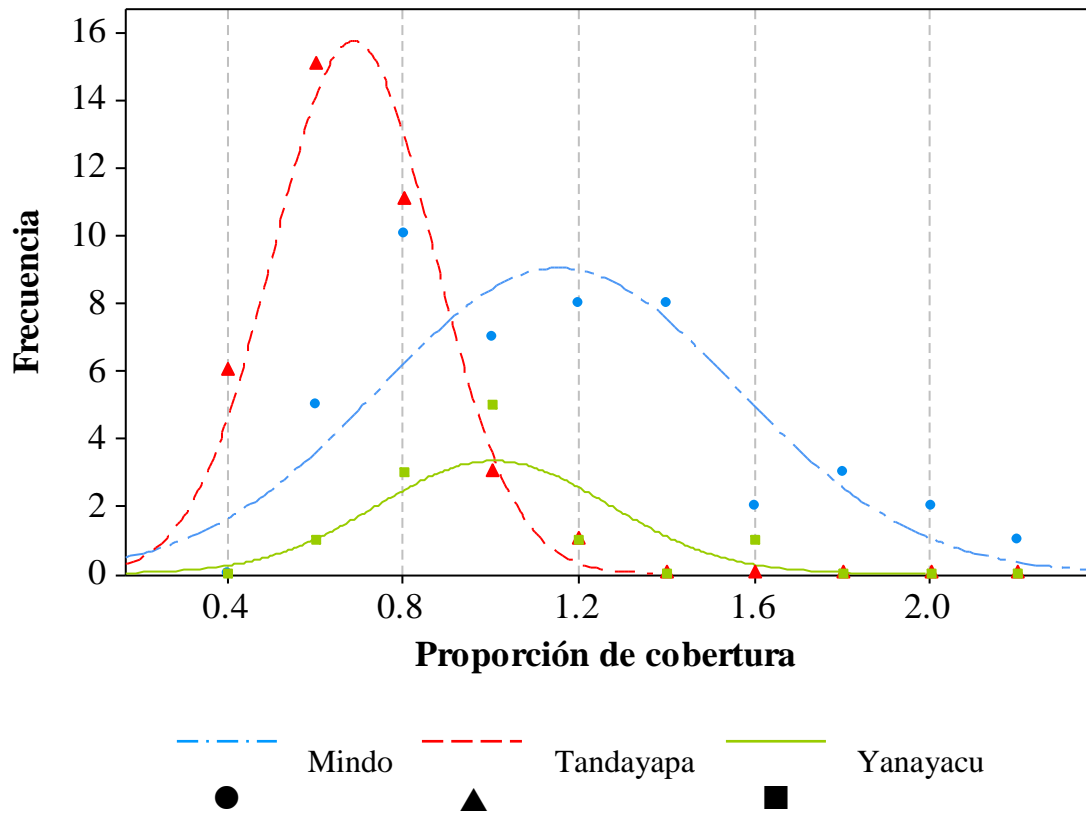


Figura 18. Proporción de la superficie dorsal de las hembras de *Alchisme grossa* con respecto a la superficie de sus masas de huevos en Mindo, Tandayapa y Yanayacu. Para Mindo $\bar{x}=1,15$, $\sigma=0,41$ y $N=46$; Tandayapa $\bar{x}=0,68$, $\sigma=0,18$ y $N=36$; Yanayacu $\bar{x}=1$ $\sigma=0,26$ y $N=11$.

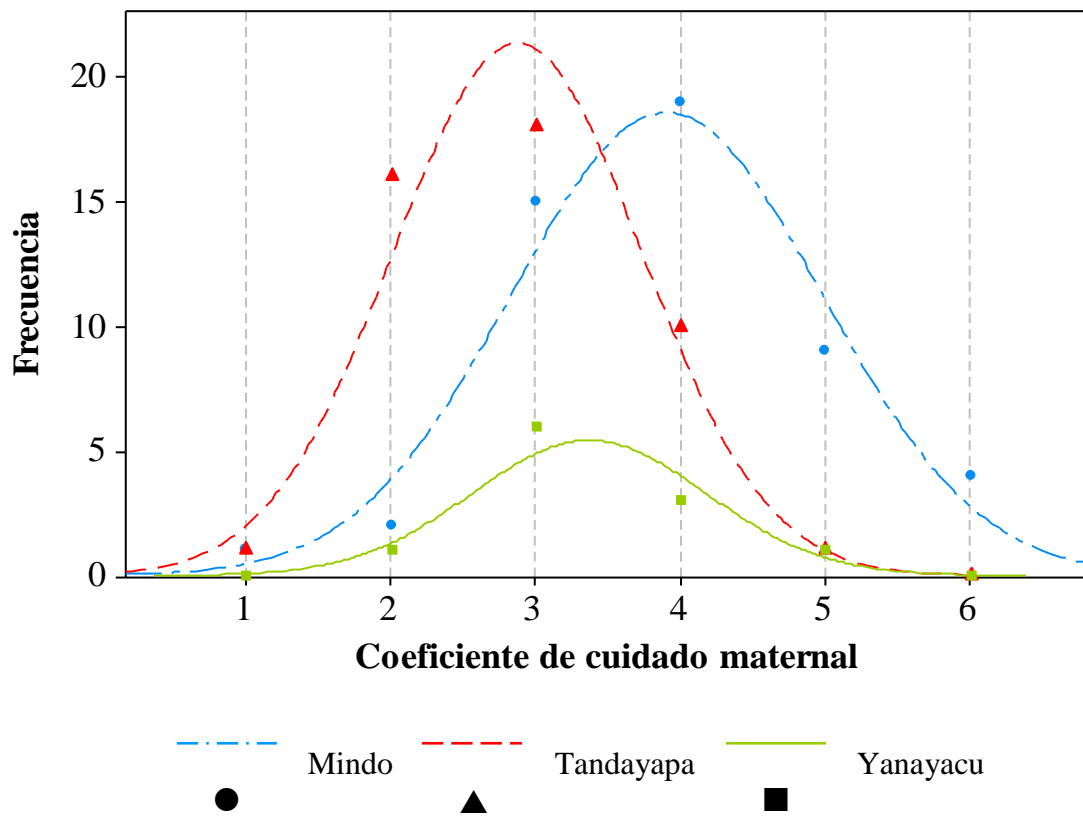


Figura 19. Coeficientes de cuidado maternal para las hembras de *Alchisme grossa* de Mindo, Tandayapa y Yanayacu. Para Mindo $N=50$; Tandayapa $N=46$; Yanayacu $N=11$.

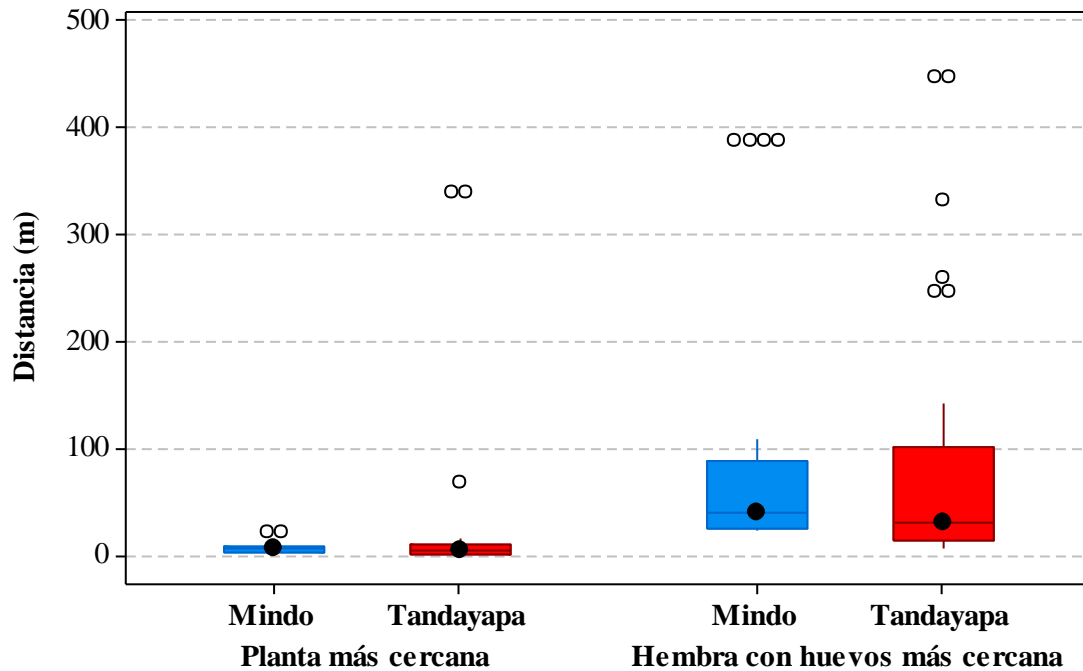


Figura 20. Medianas y rangos intercuartiles para la distancia a la planta hospedera más cercana y a la hembra con huevos más cercana en *Alchisme grossa* de Mindo y Tandayapa. Valores mínimos y máximos representados en los bigotes. Simbolos fuera de las cajas de rangos intercuartiles representan los datos atípicos. Para Mindo $N=50$ y Tandayapa $N=46$. Para la distancia a la planta hospedera más cercana en Mindo $\bar{x}=6,2 \pm 0,6$ m, y en Tandayapa $\bar{x}=21,8 \pm 10,2$ m. Para la distancia a la hembra con huevos más cercana en Mindo $\bar{x}=79,1 \pm 15,8$ m, y en Tandayapa $\bar{x}=89,5 \pm 19,6$ m.

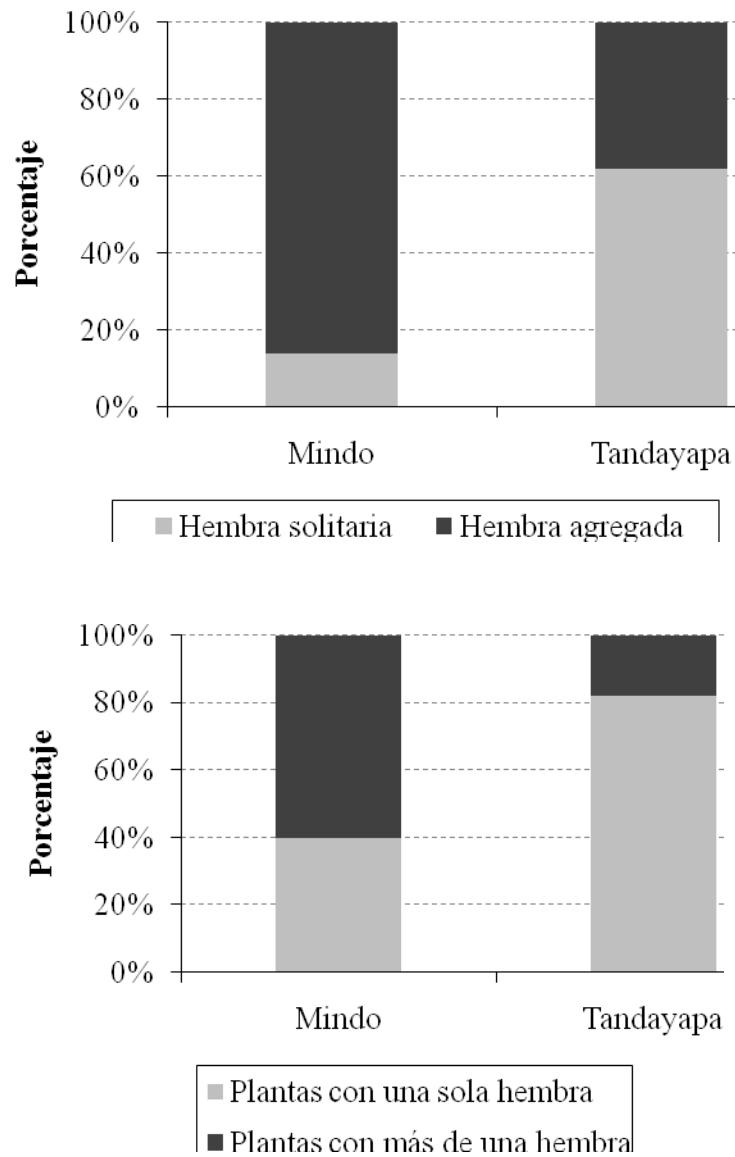


Figura 21. Porcentajes de hembras de *Alchisme grossa* con masas de huevos solitarias y agregadas en Mindo y Tandayapa, y porcentajes de plantas ocupadas por una o más de una hembra con masas de huevos. Para Mindo $\bar{x}=4,58$ y $N=43$; Tandayapa $\bar{x}=2,86$ y $N=37$.

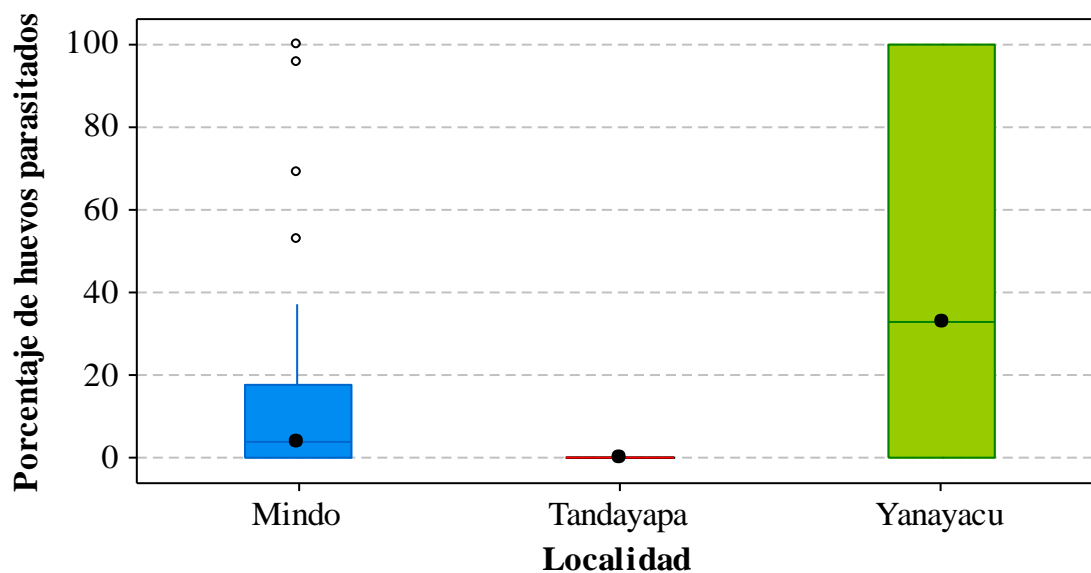


Figura 22. Medianas y rangos intercuartiles para el porcentaje de huevos parasitados por masa de huevos de *Alchisme grossa* en Mindo, Tandayapa y Yanayacu. Valores mínimos y máximos representados en los bigotes. Simbolos fuera de las cajas de rangos intercuartiles representan los datos atípicos. Para Mindo $N=49$; Tandayapa $N=46$; Yanyacu y $N=11$.

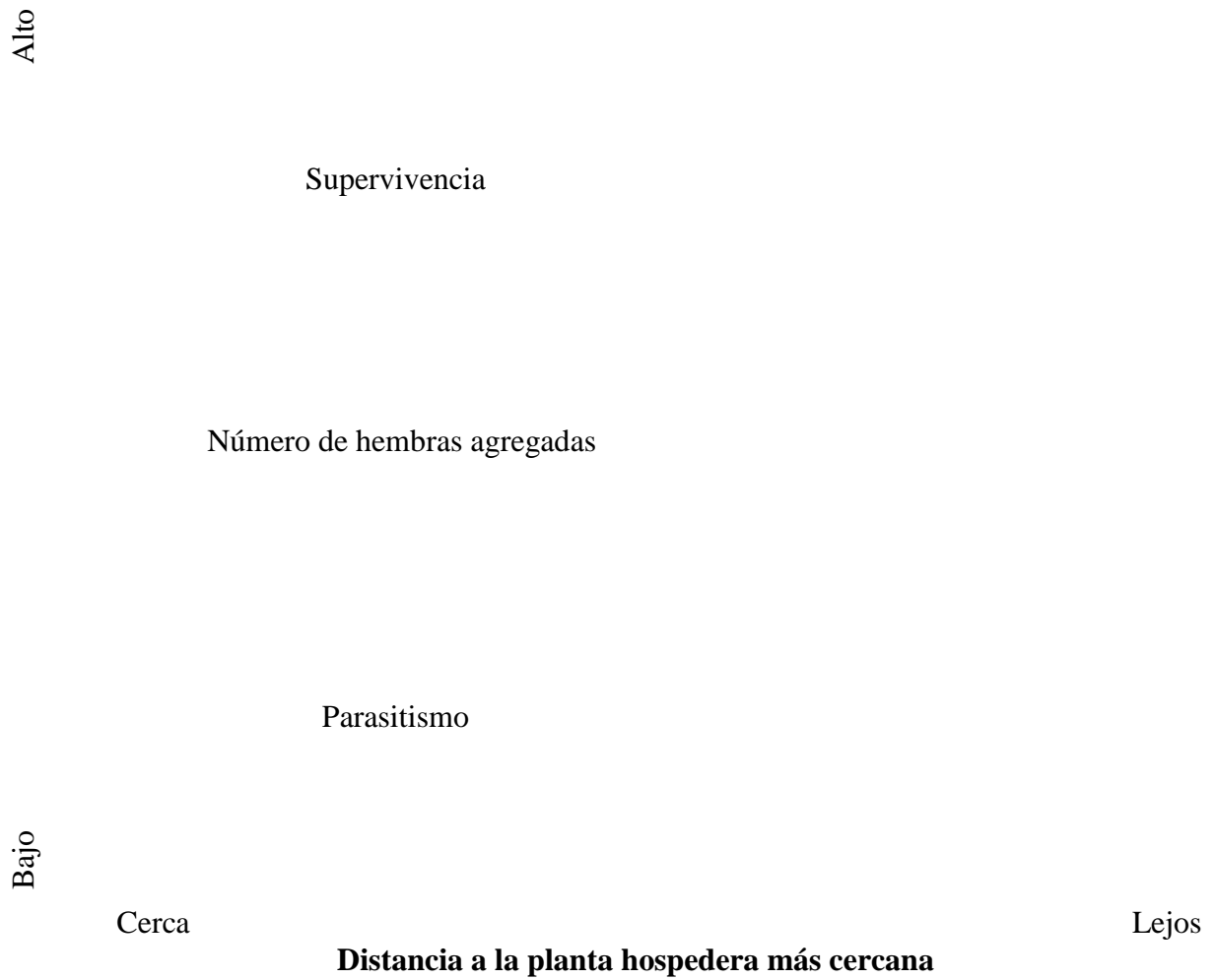


Figura 23. Modelo de supervivencia en relación al número de hembras de *Alchisme grossa* con huevos en una planta, nivel de parasitismo y abundancia de plantas.

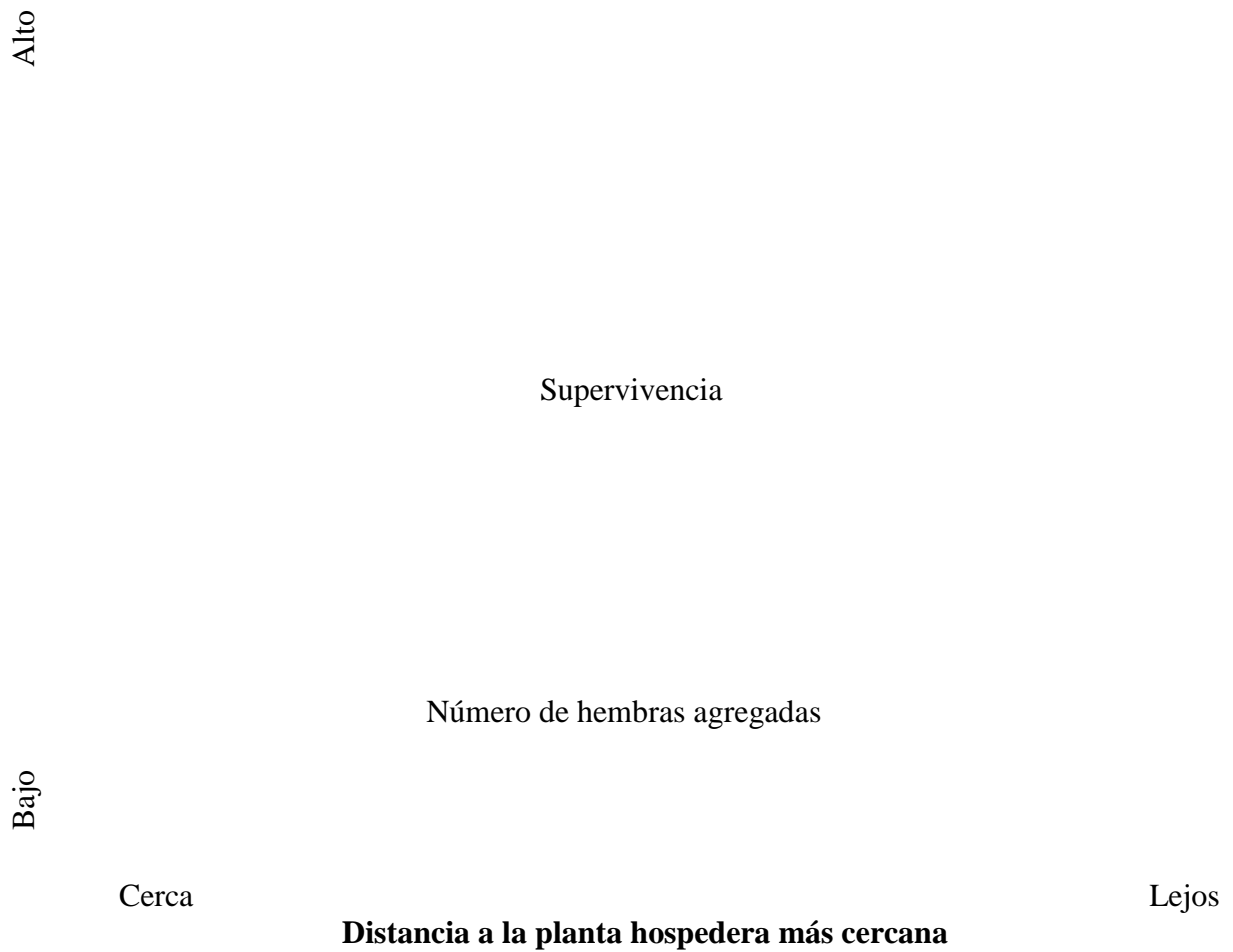


Figura 24. Modelo de número de hembras con huevos de *Alchisme grossa* en una planta en relación a la abundancia de plantas, en ausencia de parasitismo.

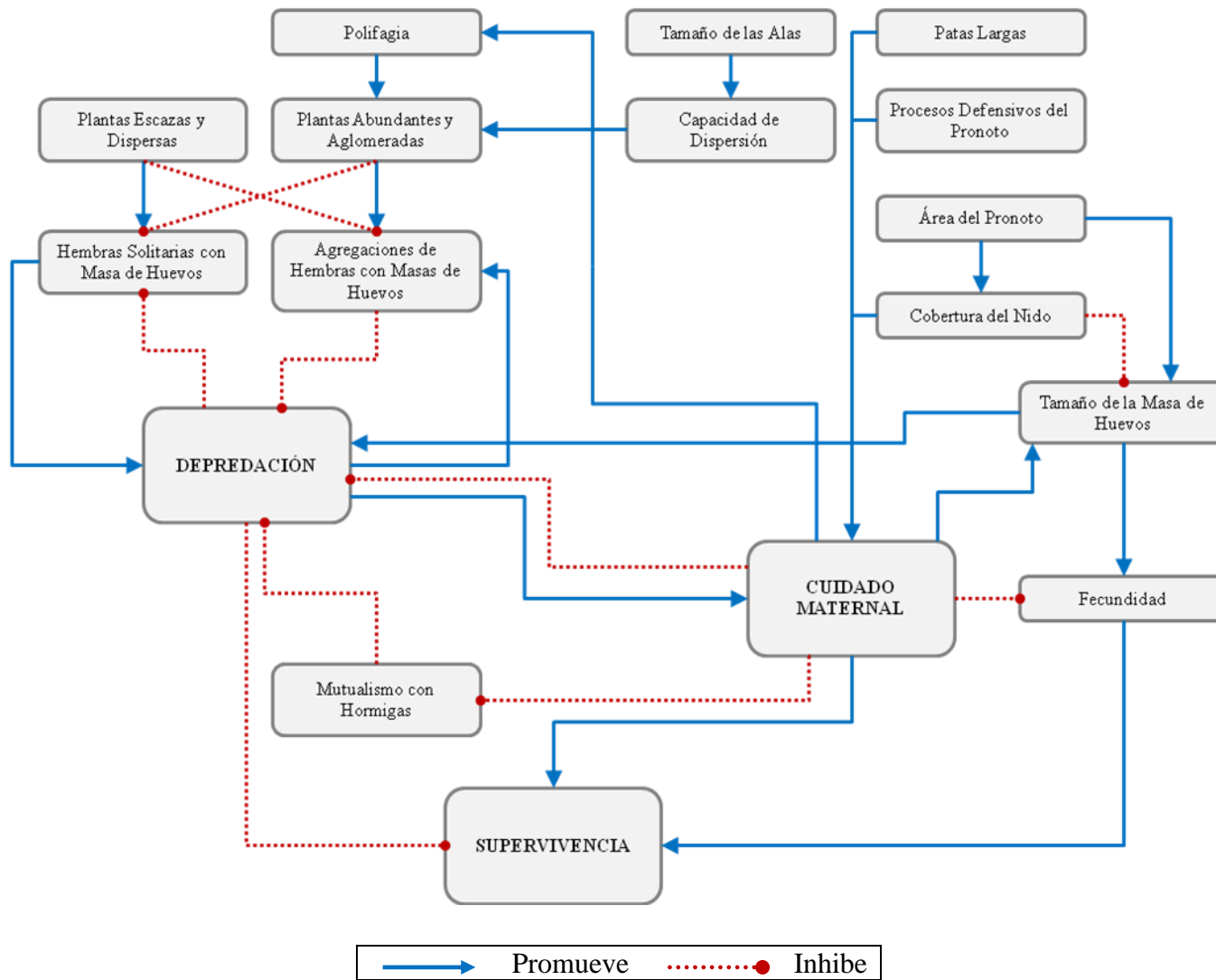


Figura 25. Modelo integrado del efecto de las variables ecológicas y morfológicas en la supervivencia de *Alchisme grossa*.

9. TABLAS

Tabla 1. Resultados de la clasificación del análisis discriminante¹ de las medidas morfométricas de las hembras de *Alchisme grossa* de Mindo, Tandayapa y Yanayacu.

	Localidad	Grupo determinado ²			Total
		Mindo	Tandayapa	Yanayacu	
		<i>Número de especímenes</i>			
Grupo predeterminado	Mindo	74 (90,2%)	8 (9,8%)	0 (0%)	82
	Tandayapa	4 (10,5%)	32 (84,2%)	2 (5,3%)	38
	Yanayacu	3 (12,5%)	4 (16,7%)	17 (70,8%)	24

1. Análisis realizado con el software SPSS 17.0.

2. 85,4% de los especímenes agrupado correctamente.

Tabla 2. Test de igualdad de las medias de los grupos del análisis discriminante^{1,2,3} de las medidas morfométricas de las hembras de *Alchisme grossa* de Mindo, Tandayapa y Yanayacu.

Medida Morfométrica	λ de Wilks	F	p^4
<i>Tórax y cabeza</i>			
Longitud del tórax	0,813	5,509	0,007
Longitud del pronoto	0,471	26,981	<0,001
Ancho del pronoto	0,773	7,034	0,002
Longitud del proceso humeral	0,494	24,553	<0,001
Alto del proceso dorsal	0,71	9,825	<0,001
Distancia entre ocelos	0,924	1,988	0,148
Distancia entre ojos	0,809	5,678	0,006
<i>Pata protorácica</i>			
Largo de la pata	0,635	13,79	<0,001
Largo del fémur	0,578	17,496	<0,001
Largo de la tibia	0,857	3,995	0,025
Largo de los tarsos	0,789	6,416	0,003
<i>Pata mesotorácica</i>			
Largo de la pata	0,701	10,244	<0,001
Largo del proceso coxal	0,829	4,941	0,011
Largo del fémur	0,737	8,552	0,001
Largo de la tibia	0,82	5,261	0,009
Largo de los tarsos	0,888	3,037	0,057
<i>Pata metatorácica</i>			
Largo de la pata	0,512	22,851	<0,001
Ancho de la tibia	0,669	11,864	<0,001
Largo del fémur	0,732	8,774	0,001
Largo de la tibia	0,693	10,645	<0,001
Largo de los tarsos	0,716	9,503	<0,001
<i>Alas</i>			
Superficie del ala mesotorácica	0,58	17,347	<0,001
Superficie del ala metatorácica	0,469	27,216	<0,001

1. Análisis realizado con el software SPSS 17.0.
2. gl de las localidades = 2
3. gl de los especímenes = 48
4. Diferencias significativas ($p < 0,05$) en negrilla.

Tabla 3. Agrupación de las hembras de *Alchisme grossa* de cada población según las medias de las medidas morfométricas. Agrupación realizada según la prueba de significación de Tukey en base a los resultados de ANOVAs sobre el Log_{10} de la longitud del tórax como medida de tamaño y los valores residuales de las medidas morfométricas en función del tamaño.¹

Medida	Menor-----Mayor		
<i>Tórax y Cabeza</i>			
Longitud del tórax	Mindo Tandayapa ($p=0.905$)		Yanayacu
Longitud del pronoto	Mindo	Tandayapa	Yanayacu
Ancho del pronoto	Yanayacu	Mindo	Tandayapa
Longitud del proceso humeral	Yanayacu	Tandayapa	Mindo
Alto del proceso dorsal	Yanayacu		Mindo Tandayapa ($p=0.181$)
Distancia entre ocelos	Yanayacu		Mindo Tandayapa ($p=0.976$)
Distancia entre ojos	Mindo Yanayacu ($p=0.107$)		Tandayapa
<i>Pata Protorácica</i>			
Largo de la pata	Mindo Tandayapa ($p=0.066$)		Yanayacu
Largo del fémur	Mindo	Tandayapa	Yanayacu
Largo de la tibia	Mindo Tandayapa ($p=0.338$)		Yanayacu
Largo de los tarsos	Mindo Tandayapa ($p=0.972$)		Yanayacu

1. Análisis realizados con el software SPSS 17.0

Tabla 3. Continuación.

Medida	Menor-----	Mayor
<i>Pata Mesotorácica</i>		
Largo de la pata	Mindo	Tandayapa Yanayacu ($p=0.111$)
Largo del proceso coxal	Mindo Tandayapa ($p=0.118$)	Yanayacu
Largo del fémur	Mindo Tandayapa ($p=0.204$)	Yanayacu
Largo de la tibia	Mindo	Tandayapa Yanayacu ($p=0.603$)
Largo de los tarsos	Mindo Tandayapa ($p=0.088$)	Yanayacu Tandayapa ($p=0.519$)
<i>Pata Metatorácica</i>		
Largo de la pata	Mindo Tandayapa ($p=0.185$)	Yanayacu
Ancho de la tibia		Mindo Tandayapa Yanayacu ($p=0.814$)
Largo del fémur	Mindo Tandayapa ($p=0.08$)	Yanayacu
Largo de la tibia	Mindo Tandayapa ($p=0.082$)	Yanayacu
Largo de los tarsos	Mindo Tandayapa ($p=0.524$)	Yanayacu
<i>Alas</i>		
Superficie del ala mesotorácica	Mindo	Tandayapa Yanayacu
Superficie del ala metatorácica	Mindo	Tandayapa Yanayacu ($p=0.840$)

Tabla 4. Estadísticos descriptivos¹ para las medidas morfométricas de hembras de *Alchisme grossa* de Mindo, Tandayapa y Yanayacu.

Medida Morfométrica ²	Hembras		
	Mindo ³	Tandayapa ³	Yanayacu ³
	<i>Media ± Error Estándar</i>		
<i>Tórax y cabeza</i>			
Longitud del tórax	2,81 ± 0,02	2,83 ± 0,03	2,96 ± 0,04
Longitud del pronoto	11,37 ± 0,05	12,11 ± 0,06	12,59 ± 0,08
Ancho del pronoto	3,94 ± 0,02	4,21 ± 0,02	3,81 ± 0,09
Longitud del proceso humeral	3,82 ± 0,03	3,41 ± 0,04	3,15 ± 0,07
Alto del proceso dorsal	5,51 ± 0,05	5,34 ± 0,06	4,93 ± 0,12
Distancia entre ocelos	0,66 ± 0,01	0,65 ± 0,01	0,61 ± 0,01
Distancia entre ojos	2,32 ± 0,01	2,49 ± 0,01	2,3 ± 0,06
<i>Pata protorácica</i>			
Largo de la pata	5,09 ± 0,03	5,23 ± 0,05	5,63 ± 0,05
Largo del fémur	1,69 ± 0,01	1,74 ± 0,01	1,86 ± 0,02
Largo de la tibia	2,16 ± 0,02	2,23 ± 0,02	2,38 ± 0,02
Largo de los tarsos	1,2 ± 0,01	1,25 ± 0,02	1,36 ± 0,02
<i>Pata mesotorácica</i>			
Largo de la pata	5,62 ± 0,04	5,89 ± 0,04	6,18 ± 0,06
Largo del proceso coxal	0,26 ± 0,03	0,27 ± 0,01	0,29 ± 0,01
Largo del fémur	1,7 ± 0,01	1,73 ± 0,01	1,84 ± 0,02
Largo de la tibia	2,65 ± 0,03	2,84 ± 0,02	2,96 ± 0,02
Largo de los tarsos	1,27 ± 0,01	1,32 ± 0,02	1,35 ± 0,02
<i>Pata metatorácica</i>			
Largo de la pata	6,11 ± 0,05	6,26 ± 0,04	6,68 ± 0,07
Ancho de la tibia	1,18 ± 0,01	1,23 ± 0,02	1,29 ± 0,06
Largo del fémur	1,82 ± 0,01	1,87 ± 0,01	1,96 ± 0,02
Largo de la tibia	3,41 ± 0,02	3,49 ± 0,03	3,59 ± 0,07
Largo de los tarsos	0,87 ± 0,03	0,89 ± 0,01	1,09 ± 0,03
<i>Alas</i>			
Superficie del ala mesotorácica	22,38 ± 0,25	25,41 ± 0,25	27,38 ± 0,31
Superficie del ala metatorácica	18,58 ± 0,28	22,48 ± 0,19	23,74 ± 0,28

1. Cifras calculadas en el software SPSS 17.0

2. Todas las medidas lineales en mm, las superficies alares en mm².

3. Para Mindo $N=80$, Tandayapa $N=38$, Yanayacu $N=24$.

Tabla 5. Resultados de la clasificación del análisis discriminante¹ de las medidas morfométricas de los machos de *Alchisme grossa* de Mindo, Tandayapa y Yanayacu.

	Localidad	Grupo determinado ²			Total
		Mindo	Tandayapa	Yanayacu	
<i>Número de especímenes</i>					
Grupo predeterminado	Mindo	26 (89,7%)	3 (10,3%)	0 (0%)	29
	Tandayapa	0 (0%)	27 (96,4%)	1 (3,6%)	28
	Yanayacu	0 (0%)	4 (19%)	17 (81%)	21

1. Análisis realizado con el software SPSS 17.0.
2. 89,7% de los casos agrupado correctamente.

Tabla 6. Test de igualdad de las medias de los grupos del análisis discriminante^{1,2,3} de las medidas morfométricas de los machos de *Alchisme grossa* de Mindo, Tandayapa y Yanayacu.

Medida Morfométrica	λ de Wilks	<i>F</i>	<i>p</i> ⁴
<i>Tórax y cabeza</i>			
Longitud del tórax	0,775	4,797	0,015
Longitud del pronoto	0,481	17,779	<0,001
Ancho del pronoto	0,694	7,288	0,002
Longitud del proceso humeral	0,842	3,102	0,058
Alto del proceso dorsal	0,597	11,116	<0,001
Distancia entre ocelos	0,813	3,784	0,033
Distancia entre ojos	0,666	8,269	0,001
<i>Pata protorácica</i>			
Largo de la pata	0,429	21,944	<0,001
Largo del fémur	0,666	8,263	0,001
Largo de la tibia	0,388	26,025	<0,001
Largo de los tarsos	0,64	9,293	0,001
<i>Pata mesotorácica</i>			
Largo de la pata	0,532	14,502	<0,001
Largo del proceso coxal	0,689	7,433	0,002
Largo del fémur	0,675	7,957	0,002
Largo de la tibia	0,49	17,188	<0,001
Largo de los tarsos	0,753	5,415	0,009
<i>Pata metatorácica</i>			
Largo de la pata	0,517	15,406	<0,001
Ancho de la tibia	0,807	3,934	0,029
Largo del fémur	0,727	6,208	0,005
Largo de la tibia	0,462	19,178	<0
Largo de los tarsos	0,655	8,685	0,001
<i>Alas</i>			
Superficie del ala mesotorácica	0,368	28,305	<0,001
Superficie del ala metatorácica	0,322	34,819	<0,001

1. Análisis realizado con el software SPSS 17.0.
2. *gl* de las localidades = 2
3. *gl* de los especímenes = 33
4. Diferencias significativas ($p < 0,05$) en negrilla.

Tabla 7. Agrupación de los machos de *Alchisme grossa* de cada población según las medias de las medidas morfométricas. Agrupación realizada según la prueba de significación de Tukey en base a los resultados de ANOVAs sobre el Log_{10} de la longitud del tórax como medida de tamaño y los valores residuales de las medidas morfométricas en función del tamaño.¹

Medida	Menor-----Mayor		
<i>Tórax y Cabeza</i>			
Longitud del tórax	Mindó		Tandayapa Yanayacu
Longitud del pronoto	Mindó		Tandayapa Yanayacu
Ancho del pronoto	Yanayacu	Mindó	Tandayapa
Longitud del proceso humeral	Yanayacu		Mindó Tandayapa
Alto del proceso dorsal	Yanayacu		Mindó Tandayapa
Distancia entre ocelos	Yanayacu		Mindó Tandayapa
Distancia entre ojos	Mindó Yanayacu		Tandayapa
<i>Pata Protorácica</i>			
Largo de la pata	Mindó	Tandayapa	Yanayacu
Largo del fémur	Mindó Tandayapa		Yanayacu
Largo de la tibia	Mindó	Tandayapa	Yanayacu
Largo de los tarsos	Mindó		Tandayapa Yanayacu

1. Análisis realizados con el software SPSS 17.0

Tabla 7. Continuación.

Medida	Menor-----	-----	Mayor
<i>Pata Mesotorácica</i>			
Largo de la pata	Mindó		Tandayapa Yanayacu
Largo del proceso coxal	Mindó Tandayapa		Yanayacu
Largo del fémur	Mindó	Tandayapa	Yanayacu
Largo de la tibia	Mindó		Tandayapa Yanayacu
Largo de los tarsos	Mindó		Tandayapa Yanayacu
<i>Pata Metatorácica</i>			
Largo de la pata	Mindó	Tandayapa	Yanayacu
Ancho de la tibia		Mindó Tandayapa Yanayacu	
Largo del fémur	Mindó		Tandayapa Yanayacu
Largo de la tibia	Mindó	Tandayapa	Yanayacu
Largo de los tarsos	Mindó		Tandayapa Yanayacu
<i>Alas</i>			
Superficie del ala mesotorácica	Mindó		Tandayapa Yanayacu
Superficie del ala metatorácica	Mindó		Tandayapa Yanayacu

Tabla 8. Estadísticos descriptivos¹ para las medidas morfométricas de machos de *Alchisme grossa* de Mindo, Tandayapa y Yanayacu.

Medida Morfométrica ²	Machos		
	Mindo ³	Tandayapa ⁴	Yanayacu ⁵
	<i>Media ± Error Estándar</i>		
<i>Tórax y cabeza</i>			
Longitud del tórax	2,41 ± 0,03	2,54 ± 0,03	2,64 ± 0,03
Longitud del pronoto	9,47 ± 0,05	11,04 ± 0,07	11,47 ± 0,07
Ancho del pronoto	3,42 ± 0,02	3,78 ± 0,02	3,3 ± 0,11
Longitud del proceso humeral	2,93 ± 0,03	2,81 ± 0,03	2,64 ± 0,08
Alto del proceso dorsal	4,69 ± 0,05	4,75 ± 0,05	4,14 ± 0,11
Distancia entre ocelos	0,59 ± 0,01	0,6 ± 0,01	0,54 ± 0,02
Distancia entre ojos	2,02 ± 0,02	2,24 ± 0,01	1,99 ± 0,05
<i>Pata protorácica</i>			
Largo de la pata	4,46 ± 0,03	4,92 ± 0,03	5,25 ± 0,03
Largo del fémur	1,53 ± 0,01	1,64 ± 0,01	1,77 ± 0,01
Largo de la tibia	1,89 ± 0,02	2,11 ± 0,01	2,24 ± 0,01
Largo de los tarsos	1,01 ± 0,01	1,19 ± 0,02	1,23 ± 0,01
<i>Pata mesotorácica</i>			
Largo de la pata	4,91 ± 0,04	5,05 ± 0,03	5,74 ± 0,03
Largo del proceso coxal	0,23 ± 0,01	0,24 ± 0,01	0,28 ± 0,01
Largo del fémur	1,54 ± 0,01	1,68 ± 0,01	1,77 ± 0,01
Largo de la tibia	2,29 ± 0,01	2,58 ± 0,02	2,7 ± 0,01
Largo de los tarsos	1,07 ± 0,02	1,23 ± 0,01	1,27 ± 0,02
<i>Pata metatorácica</i>			
Largo de la pata	5,26 ± 0,04	5,88 ± 0,04	6,21 ± 0,04
Ancho de la tibia	0,82 ± 0,01	1,87 ± 0,01	1,14 ± 0,01
Largo del fémur	1,64 ± 0,01	1,8 ± 0,02	1,85 ± 0,01
Largo de la tibia	2,88 ± 0,02	3,18 ± 0,02	3,4 ± 0,02
Largo de los tarsos	0,75 ± 0,02	0,9 ± 0,01	0,96 ± 0,02
<i>Alas</i>			
Superficie del ala mesotorácica	16,16 ± 0,17	23,59 ± 0,25	25,25 ± 0,29
Superficie del ala metatorácica	12,99 ± 0,14	19,29 ± 0,19	21,04 ± 0,18

1. Cifras calculadas en el software SPSS 17.0.

2. Todas las medidas lineales en mm, las superficies alares en mm².

3. Para Mindo $N=27$, Tandayapa $N=26$, Yanayacu $N=21$.

Tabla 9. Test de igualdad de las medias^{1,2,3} entre las medidas morfométricas de hembras y machos de *Alchisme grossa* de Mindo.

Medida Morfométrica	<i>F</i>	<i>p</i> ⁴
<i>Tórax y cabeza</i>		
Longitud del tórax	111,886	< 0,001
Longitud del pronoto	42,910	< 0,001
Ancho del pronoto	27,897	< 0,001
Longitud del proceso humeral	26,815	< 0,001
Alto del proceso dorsal	7,965	0,006
Distancia entre ocelos	0,145	0,704
Distancia entre ojos	26,715	< 0,001
<i>Pata protorácica</i>		
Largo de la pata	14,505	< 0,001
Largo del fémur	2,805	0,097
Largo de la tibia	8,968	0,003
Largo de los tarsos	22,669	< 0,001
<i>Pata mesotorácica</i>		
Largo de la pata	8,503	0,004
Largo del proceso coxal	4,636	0,034
Largo del fémur	5,400	0,022
Largo de la tibia	3,912	0,051
Largo de los tarsos	11,811	0,001
<i>Pata metatorácica</i>		
Largo de la pata	11,855	0,001
Ancho de la tibia	6,981	0,010
Largo del fémur	5,106	0,026
Largo de la tibia	32,654	< 0,001
Largo de los tarsos	0,195	0,660
<i>Alas</i>		
Superficie del ala mesotorácica	25,837	< 0,001
Superficie del ala metatorácica	18,556	< 0,001

1. Análisis realizado con el software SPSS 17.0.
2. *gl* del sexo = 1
3. *gl* de los especímenes = 106
4. Diferencias significativas ($p < 0,05$) en negrilla.

Tabla 10. Test de igualdad de las medias^{1,2,3} entre las medidas morfométricas de hembras y machos de *Alchisme grossa* de Tandayapa.

Medida Morfométrica	<i>F</i>	<i>p</i> ⁴
<i>Tórax y cabeza</i>		
Longitud del tórax	33,042	<0,001
Longitud del pronoto	33,123	<0,001
Ancho del pronoto	46,164	<0,001
Longitud del proceso humeral	30,284	<0,001
Alto del proceso dorsal	13,836	<0,001
Distancia entre ocelos	19,556	<0,001
Distancia entre ojos	40,450	<0,001
<i>Pata protorácica</i>		
Largo de la pata	3,487	0,067
Largo del fémur	8,738	0,005
Largo de la tibia	0,360	0,551
Largo de los tarsos	0,263	0,610
<i>Pata mesotorácica</i>		
Largo de la pata	14,725	<0,001
Largo del proceso coxal	15,307	<0,001
Largo del fémur	0,311	0,579
Largo de la tibia	18,756	<0,001
Largo de los tarsos	2,244	0,139
<i>Pata metatorácica</i>		
Largo de la pata	5,153	0,027
Ancho de la tibia	4,313	0,044
Largo del fémur	0,749	0,390
Largo de la tibia	18,893	<0,001
Largo de los tarsos	2,558	0,115
<i>Alas</i>		
Superficie del ala mesotorácica	3,334	0,073
Superficie del ala metatorácica	27,868	<0,001

1. Análisis realizado con el software SPSS 17.0.
2. *gl* del sexo = 1
3. *gl* de los especímenes = 65
4. Diferencias significativas ($p < 0,05$) en negrilla.

Tabla 11. Test de igualdad de las medias^{1,2,3} entre las medidas morfométricas de hembras y machos de *Alchisme grossa* de Yanayacu.

Medida Morfométrica	<i>F</i>	<i>p</i> ⁴
<i>Tórax y cabeza</i>		
Longitud del tórax	43.798	<0,001
Longitud del pronoto	9.707	0,003
Ancho del pronoto	1.055	0,311
Longitud del proceso humeral	3.205	0,081
Alto del proceso dorsal	3.607	0,065
Distancia entre ocelos	1.980	0,168
Distancia entre ojos	2.250	0,142
<i>Pata protorácica</i>		
Largo de la pata	4.651	0,038
Largo del fémur	1.110	0,299
Largo de la tibia	3.382	0,074
Largo de los tarsos	1.726	0,197
<i>Pata mesotorácica</i>		
Largo de la pata	2.091	0,157
Largo del proceso coxal	.334	0,567
Largo del fémur	.105	0,748
Largo de la tibia	7.141	0,011
Largo de los tarsos	.182	0,672
<i>Pata metatorácica</i>		
Largo de la pata	7.805	0,008
Ancho de la tibia	.000	0,991
Largo del fémur	4.290	0,045
Largo de la tibia	3.593	0,065
Largo de los tarsos	1.025	0,318
<i>Alas</i>		
Superficie del ala mesotorácica	2.375	0,132
Superficie del ala metatorácica	6.017	0,019

1. Análisis realizado con el software SPSS 17.0.
2. *gl* del sexo = 1
3. *gl* de los especímenes = 40
4. Diferencias significativas ($p < 0,05$) en negrilla.

Tabla 12. Estadísticos descriptivos¹ para los datos² utilizados en el cálculo de la energía cinética del salto de *Alchisme grossa* de Tandayapa.

Variable	Media	Error estándar	Rango
Masa (g)	0,06	±0,001	0,05
Tiempo (s)	0,02	±0,001	0,04
Distancia (mm) ³	1,87	±0,006	0,28
Velocidad (m/s)	0,07	±0,004	0,43
Energía cinética (μJ)	0,31	±0,084	10,09

1. Cifras calculadas en el software SPSS 17.0.
2. $N=127$
3. La distancia corresponde al largo del fémur metatorácico.

Tabla 13. Correlaciones simultáneas de Pearson^{1,2,3} para los datos de *Alchisme grossa* de Tandayapa de la energía cinética ejercida en el salto, longitud del proceso coxal mesotorácico, longitud del fémur metatorácico, y ancho y longitud de la tibia metatorácica.

	E_c Salto	h tibia metatorácica	l proceso coxal	l fémur metatorácico	l tibia metatorácica
E_c Salto	1	0,198 ($p=0,013$)	0,18 ($p=0,022$)	-0,065 ($p=0,234$)	-0,046 ($p=0,304$)
h tibia metatorácica		1	0,106 ($p=0,117$)	-0,079 ($p=0,189$)	-0,301 ($p<0,001$)
l proceso coxal			1	0,244 ($p=0,003$)	0,144 ($p=0,054$)
l fémur metatorácico				1	0,701 ($p<0,001$)
l tibia metatorácica					1

1. Análisis realizado con el software SPSS 17.0.
2. Para todas las correlaciones $N=127$
3. Correlaciones significativas ($p<0,05$) en negrilla.

Tabla 14. Resultados de la clasificación del análisis discriminante¹ de las medidas del nido y cuidado maternal de *Alchisme grossa* de Mindo, Tandayapa y Yanayacu.

	Localidad	Grupo determinado ²			Total
		Mindo	Tandayapa	Yanayacu	
		<i>Número de especímenes</i>			
Grupo predeterminado	Mindo	34 (73,9%)	3 (6,5%)	9 (19,6%)	46
	Tandayapa	6 (12%)	37 (74%)	7 (14%)	50
	Yanayacu	1 (9,1%)	3 (27,3%)	7 (63,6%)	11

1. Análisis realizado con el software SPSS 17.0.
2. 72,9% de los casos agrupado correctamente.

Tabla 15. Test de igualdad de las medias^{1,2,3} de los grupos del análisis discriminante de las medidas del nido y cuidado maternal de *Alchisme grossa* de Mindo, Tandayapa y Yanayacu.

VARIABLES	λ de Wilks	F	p^4
Número de huevos	0,92	3,853	0,025
Longitud del nido	0,59	30,869	<0,001
Ancho del nido	0,75	14,833	<0,001
% de cobertura de la hembra sobre el nido	0,668	22,161	<0,001
Coefficiente de cuidado maternal	0,76	14,021	<0,001

1. Análisis realizado con el software SPSS 17.0.
2. *gl* de las localidades = 2
3. *gl* de los especímenes = 89
4. Diferencias significativas ($p < 0,05$) en negrilla.

Tabla 16. Agrupación de las poblaciones de *Alchisme grossa* según las medias de las medidas de masa de huevos y cuidado maternal. Agrupación realizada según la prueba de significación de Tukey en base a los resultados de ANOVAs sobre las medidas en cuestión.¹

Medida	Menor-----Mayor
Ancho de la masa de huevos	Mindo Yanayacu Tandayapa
Largo de la masa de huevos	Mindo Yanayacu Tandayapa
Superficie de la masa de huevos	Mindo Yanayacu Tandayapa
Número de huevos	Yanayacu Mindo Tandayapa
Proporción de cobertura	Tandayapa Mindo Yanayacu
Coefficiente de cuidado maternal	Tandayapa Yanayacu Mindo

1. Análisis realizados con el software SPSS 17.0

Tabla 17. Estadísticos descriptivos¹ para los datos de masa de huevos y cuidado maternal de *Alchisme grossa* de Mindo, Tandayapa y Yanayacu.

Variable	Mindo ²	Localidad	
		Tandayapa ³	Yanayacu ⁴
	<i>Media ± Error estándar</i>		
Ancho de la masa de huevos ⁵	3,35 ± 0,11	4,46 ± 0,18	3,4 ± 0,15
Largo de la masa de huevos ⁵	8,44 ± 0,24	11,49 ± 0,29	9,77 ± 0,34
Superficie de la masa de huevos ⁵	22,58 ± 1,12	41,49 ± 2,73	26,22 ± 1,62
Número de huevos	93,2 ± 3,9	105,8 ± 3,82	87,36 ± 9,93
Proporción de cobertura	1,15 ± 0,06	0,68 ± 0,03	1 ± 0,08
Coefficiente de cuidado maternal	3,9 ± 0,15	2,87 ± 0,13	3,36 ± 0,24

1. Cifras calculadas en el software SPSS 17.0.
2. $N=50$
3. $N=46$
4. $N=11$
5. Ancho y largo de la masa de huevos medidas en mm. Superficie de la masa de huevos en mm².

Tabla 18. Presencia, uso y porcentaje de especímenes encontrados en plantas hospederas por *Alchisme grossa* en Mindo, Tandayapa y Yanayacu.

Planta hospedera	Mindo		Tandayapa		Yanayacu	
	Presencia	Uso	Presencia	Uso	Presencia	Uso
<i>Brugmansia arborea</i>	Si	Si (2%)	Si	No	No	-
<i>Solanum</i> sp1	Si	Si (42%)	Si	Si (71,7%)	No	-
<i>Cestrum</i> sp	Si	Si (52%)	Si	No	No	-
<i>Iochroma</i> sp	No	-	Si	Si (17,3%)	No	-
<i>Solanum</i> sp2	No	-	Si	Si (10,9%)	No	-
<i>Cuatresia</i> sp	No	-	No	-	Si	Si (81,8%)
<i>Solanum</i> sp3	No	-	No	-	Si	Si (9,1%)
<i>Solanum</i> sp4	No	-	No	-	Si	Si (9,1%)

Tabla 19. Estadísticos descriptivos¹ para los datos de uso de planta hospedera de las hembras de *Alchisme grossa* en Mindo y Tandayapa.

Variable	Localidad					
	Mindo ²			Tandayapa ³		
	<i>Media</i> <i>± Error</i> <i>estándar</i>	<i>Asimetría</i> <i>± Error</i> <i>estándar</i>	<i>Curtosis</i> <i>± Error</i> <i>estándar</i>	<i>Media</i> <i>± Error</i> <i>estándar</i>	<i>Asimetría</i> <i>± Error</i> <i>estándar</i>	<i>Curtosis</i> <i>± Error</i> <i>estándar</i>
Distancia a laplanta hospedera más cercana ⁴	6,2 ± 0,6	-0.515 ± 0.337	-0.514 ± 0.662	21,8 ± 10,2	0.519 ± 0.350	0.955 ± 0.688
Distancia a la hembra con huevos más cercana ⁴	79,1 ± 15,8	1,49 ± 0.361	1,692 ± 0.709	89,5 ± 19,6	0,537 ± 0.388	-0,922 ± 0.759
Número de hembras con huevos en la planta	4,7 ± 0,4	0,405 ± 0,361	-0,668 ± 0,709	2,3 ± 0,2	0,696 ± 0,388	-1,020 ± 0,759

1. Cifras calculadas en el software SPSS 17.0.

2. $N=50$

3. $N=46$

4. Distancia a la planta hospedera más cercana y a la hembra con huevos más cercana en m.

Tabla 20. Correlaciones simultáneas de Pearson^{1,2,3} para los datos de *Alchisme grossa* de Mindo del número de hembras con huevos en la planta, distancia a la planta hospedera más cercana, y distancia a la hembra con huevos más cercana.

	Número de hembras	Planta más cercana	Hembra más cercana
Número de hembras	1	-0,499 ($p<0,001$)	-0,136 ($p=0,192$)
Planta más cercana		1	0,146 ($p=0,174$)
Hembra más cercana			1

1. Análisis realizado con el software SPSS 17.0.
2. Para todas las correlaciones $N=43$
3. Correlaciones significativas ($p<0,05$) en negrilla.

Tabla 21. Correlaciones simultáneas de Pearson^{1,2,3} para los datos de *Alchisme grossa* de Tandayapa del número de hembras con huevos en la planta, distancia a la planta hospedera más cercana, y distancia a la hembra con huevos más cercana.

	Número de hembras	Planta más cercana	Hembra más cercana
Número de hembras	1	-0,135 ($p=0,213$)	-0,4 ($p=0,007$)
Planta más cercana		1	0,129 ($p=0,224$)
Hembra más cercana			1

1. Análisis realizado con el software SPSS 17.0.
2. Para todas las correlaciones $N=37$
3. Correlaciones significativas ($p<0,05$) en negrilla.

Tabla 22. Estadísticos descriptivos¹ para los datos de uso de planta del porcentaje de huevos parasitados por masa de huevos de *Alchisme grossa* en Mindo, Tandayapa y Yanayacu.

Localidad	Media	Error Estándar	Rango
Mindo ²	13,69	±3,24	100
Tandayapa ³	0	±0	0
Yanayacu ⁴	44,9	±13,6	100

1. Cifras calculadas en el software SPSS 17.0.

2. $N=50$

3. $N=46$

4. $N=11$

Tabla 23. Correlaciones simultáneas de Pearson^{1,2,3} para los datos de *Alchisme grossa* de Mindo del Porcentaje de huevos parasitados, coeficiente de cuidado maternal, porcentaje de cobertura de la hembra sobre el nido, número de hembras con huevos en la planta, distancia a la hembra con huevos más cercana y distancia a la planta hospedera más cercana.

	% huevos parasitados	Cuidado maternal	% de cobertura	Número de hembras	Hembra más cercana	Planta más cercana
% huevos parasitados	1	-0,038 (<i>p</i> =0,409)	-0,224 (<i>p</i> =0,088)	-0,38 (<i>p</i> = 0,009)	-0,147 (<i>p</i> =0,19)	0,009 (<i>p</i> =0,479)
Cuidado maternal		1	-0,093 (<i>p</i> =0,29)	0,123 (<i>p</i> =0,23)	0,082 (<i>p</i> =0,312)	0,056 (<i>p</i> =0,369)
% de cobertura			1	0,296 (<i>p</i> =0,036)	-0,081 (<i>p</i> =0,314)	-0,123 (<i>p</i> =0,231)
Número de hembras				1	-0,133 (<i>p</i> =0,213)	-0,273 (<i>p</i> = 0,049)
Hembra más cercana					1	0,184 (<i>p</i> =0,134)
Planta más cercana						1

1. Análisis realizado con el software SPSS 17.0.
2. Para todas las correlaciones *N*=38
3. Correlaciones significativas (*p*<0,05) en negrilla.

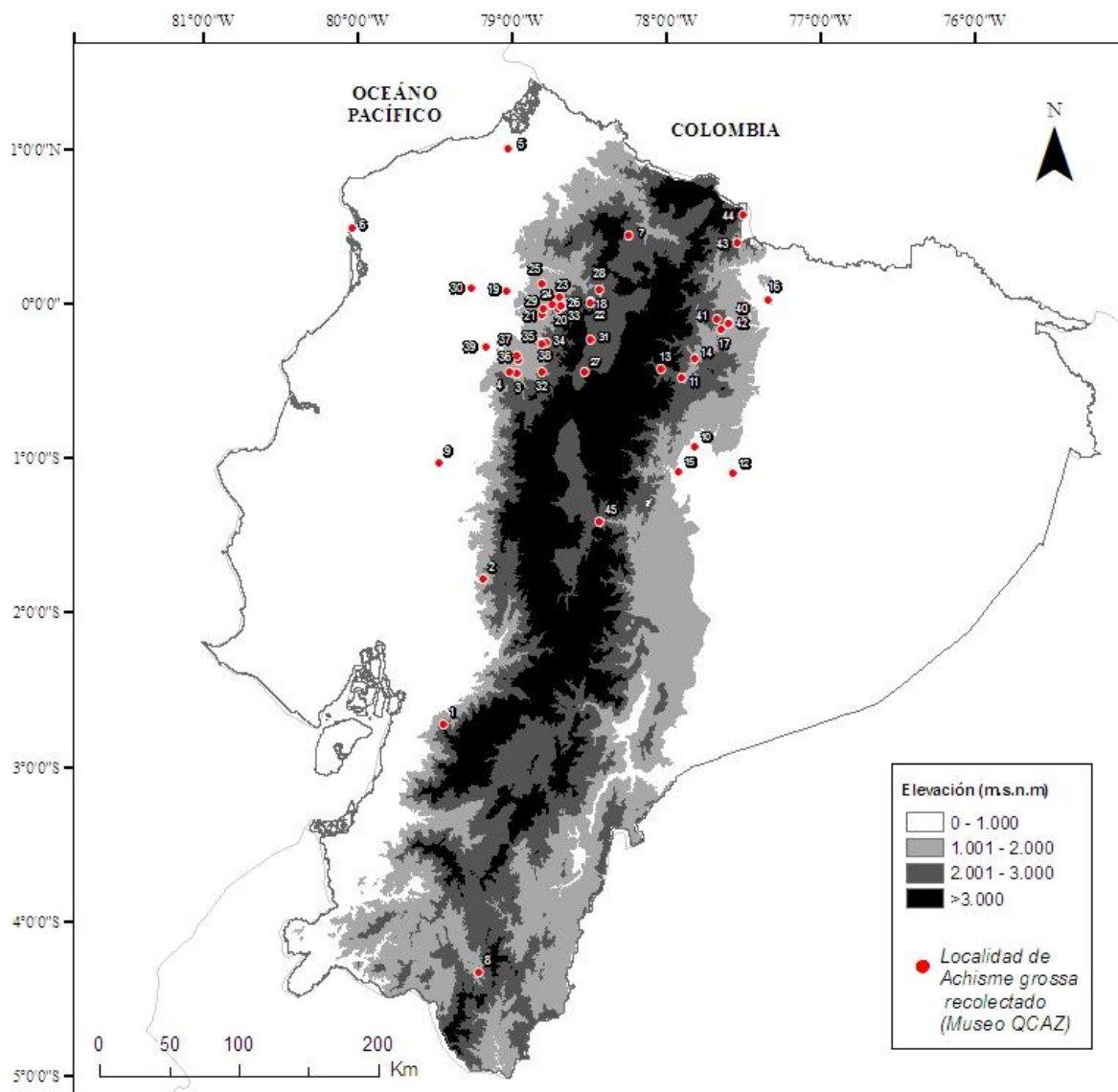
Tabla 24. Correlaciones simultáneas de Pearson^{1,2,3} para los datos de *Alchisme grossa* de Yanayacu del porcentaje de huevos parasitados, coeficiente de cuidado maternal y porcentaje de cobertura de la hembra sobre el nido.

	% huevos parasitados	Cuidado maternal	% de cobertura
Número de hembras	1	0,159 ($p=0,321$)	-0,584 ($p=0,03$)
Cuidado maternal		1	0,155 ($p=0,324$)
% de cobertura			1

1. Análisis realizado con el software SPSS 17.0.
2. Para todas las correlaciones $N=11$
3. Correlaciones significativas ($p<0,05$) en negrilla.

10. ANEXOS

Anexo 1. Mapa con localidades donde se hayan recolectado especímenes de *Alchisme grossa* depositados en el museo de invertebrados QCAZ de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Para información de las localidades ver Anexo 2.



Anexo 2. Lista de localidades donde se hayan recolectado especímenes de *Alchisme grossa* depositados en el museo de invertebrados QCAZ de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

Número	Provincia	Localidad	Altura (msnm)
1	Azuay	Hierba Buena	2427
2	Bolivar	Balsapamba	880
3	Cotopaxi	Las Pampas	1480
4		Otonga	2000
5	Esmeraldas	La Concordia	30
6		Mompiche	5
7	Imbabura	Chachimbiro	2500
8	Loja	Masanamaca	1800
9	Los Ríos	Quevedo	70
10	Napo	Archidona	540
11		Baeza	1880
12		Campanococha	350
13		Cuyuja	2500
14		El Chaco	1560
15		El Talaq	520
16		Lumbaqui	500
17		Río Malo	1298
18	Pichincha	Crater del Pululahua	2500
19		ENDESA	660
20		Est. Bellavista	2300
21		Mindo	1480
22		Moraspungo	2800
23		Nanegalito	1600
24		Pachijal	1720
25		Pacto	1350
26		Pahuma	1740
27		Pasochoa	2800
28		Perucho	1840
29		Publo Nuevo	1520
30		Puerto Quito	140
31		Quito- La Floresta	2560
32		Tandapi	1480
33		Tandayapa	1680

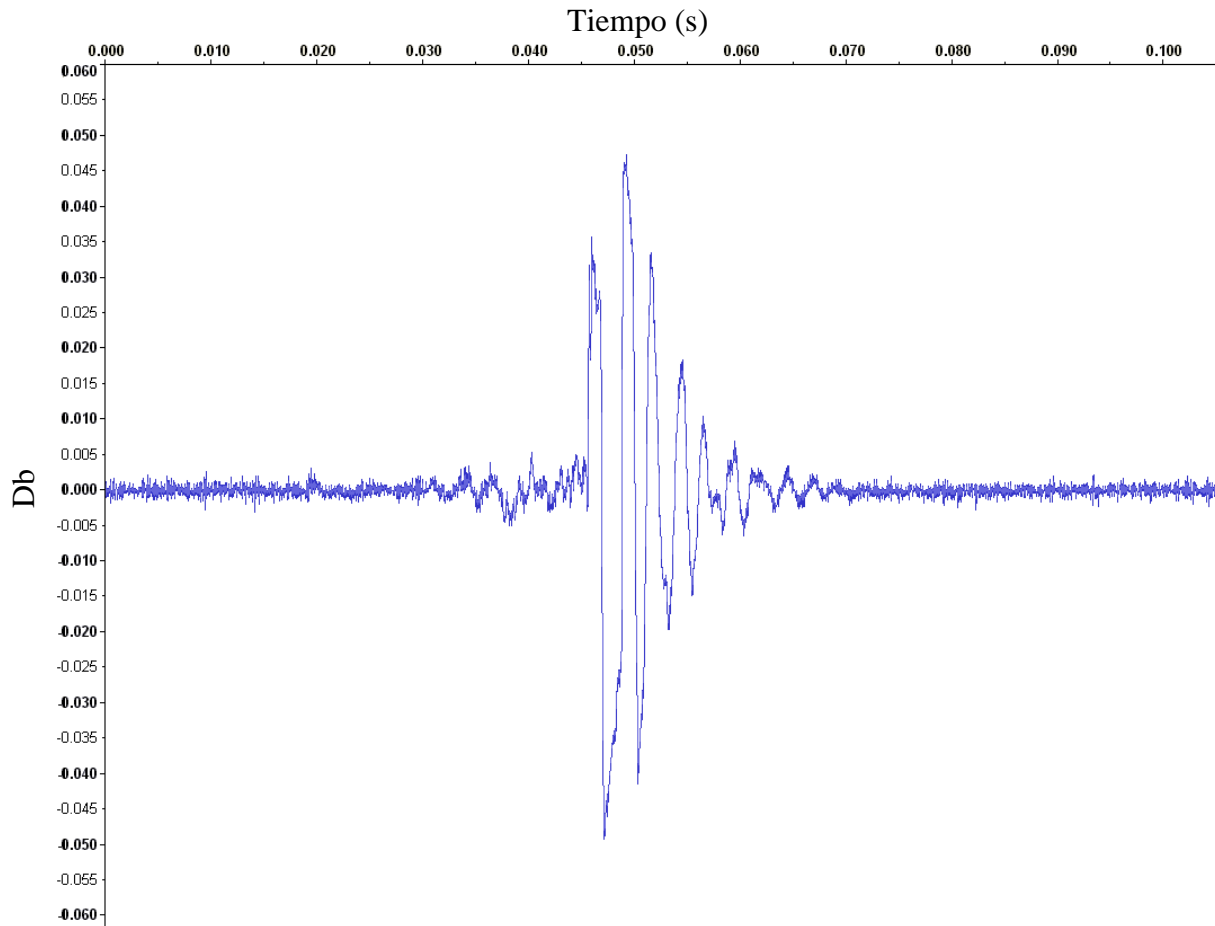
Anexo 2. Continuación.

Número	Provincia	Localidad	Altura (msnm)
34	Santo Domingo	Chiriboga	1800
35	de los Tsáchilas	Guajalito	2320
36		La Unión del Toachi	1280
37		Otongachi	1000
38		Palmeras	1960
39		Santo Domingo de los Colorados	600
40	Sucumbíos	Casacada de San Rafael	1150
41		El Reventador	3280
42		El Reventador	1336
43		Rosa Florida	1280
44		Vía La Bonita, La Fama	2200
45	Tungurahua	Baños	1900

Anexo 3. Grabación de la onda de sonido generada por la vibración del salto de *Alchisme grossa*. Se sujeta una lámina plástica sobre la aguja del cartucho mono y se coloca al insecto sobre la misma para que salten y grabar la onda de sonido que genera la vibración del movimiento.

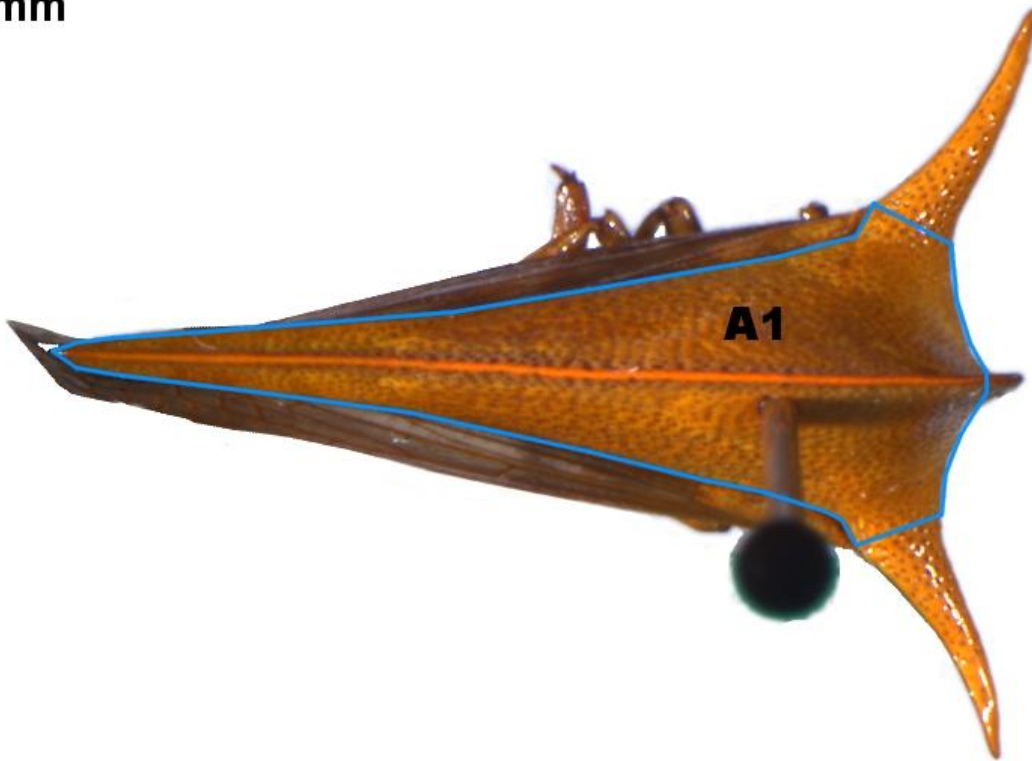


Anexo 4. Onda de sonido generada por el salto de *Alchisme grossa* en Tandayapa. Gráfica obtenida del software gratuito Audacity 1.2.6.



Anexo 5. Medición de la superficie dorsal de las hembras de *Alchisme grossa*.

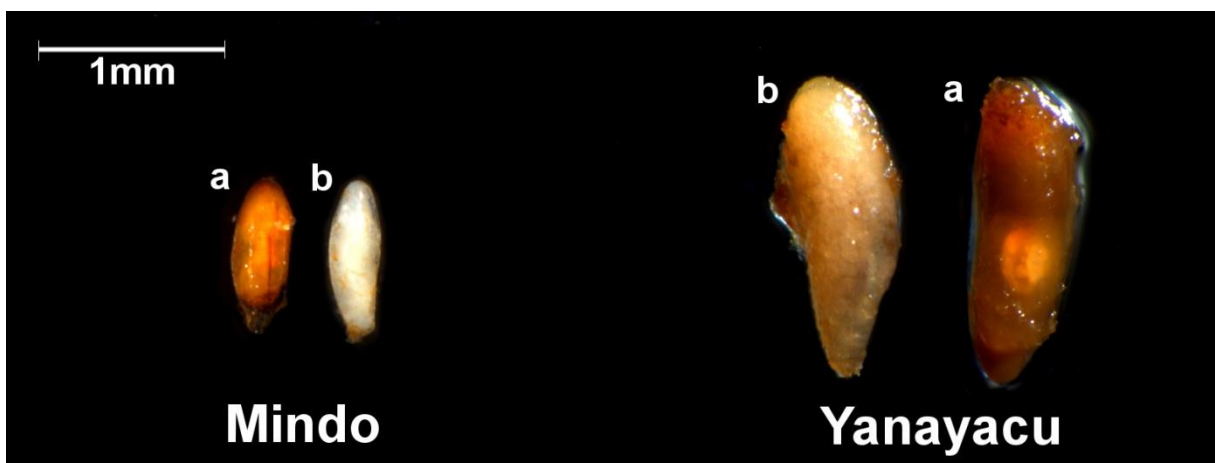
1mm



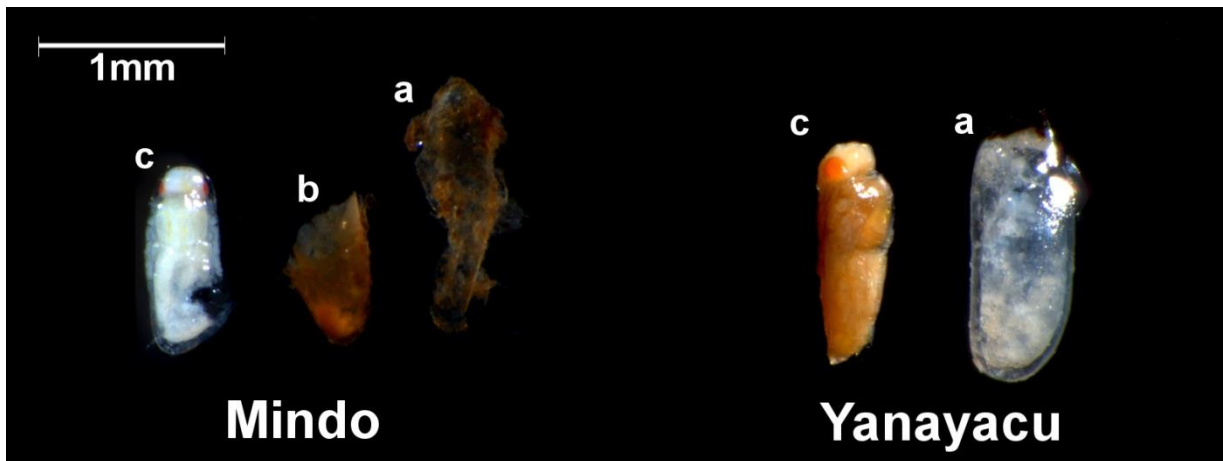
Anexo 6. Medición de las masas de huevos de *Alchisme grossa*.



Anexo 7. Fotografías de huevos sanos y huevos sin parasitar de *Alchisme grossa* de Mindo y Yanayacu. a: Huevos parasitados y b: huevos sanos.



Anexo 8. Fotografías de avispas incubando dentro de los huevos de *Alchisme grossa* de Mindo y Yanayacu. a: Huevo de *Alchisme grossa*, b: pupa de la avispa parasitoidea, y c: avispa parasitoidea pupando.



Anexo 9. *Cestrum* sp. de Mindo. a: muestra seca, y b: planta viva.



a



b

Anexo 10. *Solanum* sp1 de Mindo y Tandayapa. a: muestra seca de hierba juvenil, b: hierba juvenil viva c: muestra seca de árbol adulto, y d: árbol adulto vivo. Las muestras son equivalentes tanto para Mindo como Tandayapa.

**a****b****c****d**

Anexo 11. *Iochroma* sp. en Tandayapa. a: muestra seca, y b: planta viva.



a



b

Anexo 12. *Solanum* sp2. en Tandayapa. a: muestra seca, y b: planta viva.



a



b

Anexo 13. *Cuatresia* sp. en Yanayacu. a: muestra seca, y b: planta viva.



a



b

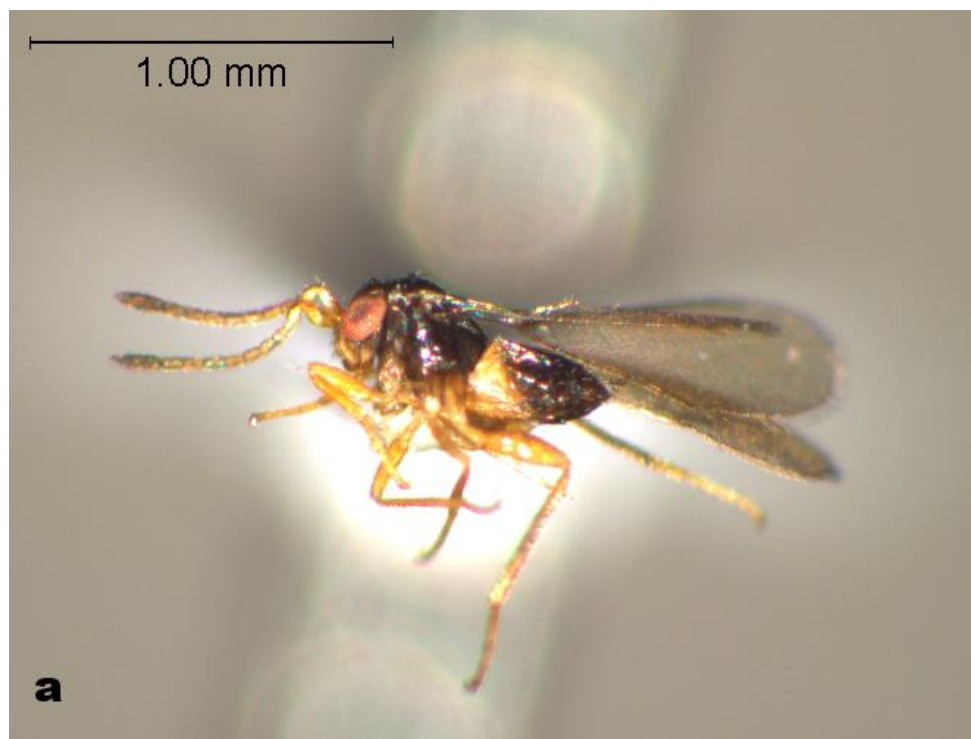
Anexo 14. Muestra seca de *Solanum* sp3. en Yanayacu.



Anexo 15. Muestra seca de *Solanum* sp4. en Yanayacu.



Anexo 16. Avispas parasitoideas de *Alchisme grossa* recolectadas en a: Mindo, y b: Yanayacu.



Anexo 17. Hembra de *Alchisme grossa* sobre tallo de *Solanum* sp1 en Tandayapa.



Anexo 18. Hembra de *Alchisme grossa* con heridas cicatrizadas cuidando sus huevos en Yanayacu.



DECLARACIÓN y AUTORIZACIÓN

Yo, Luis Felipe Camacho Cárdenas, con C.I. 171000749-1, autor del trabajo de graduación intitulado “Diferenciación y datos de la historia biológica de *Alchisme grossa* (Auchenorrhyncha, Membracidae) en poblaciones al noreste y noroeste de los Andes Ecuatorianos” previa a la obtención del grado académico de LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales:

- 1.- Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior, de entregar a la SENECYT en formato digital una copia del referido trabajo de graduación para que sea integrado al Sistema Nacional de Información de la Educación Superior del Ecuador para su difusión pública respetando los derechos de autor.
- 2.- Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través de sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de la Universidad.

Quito, 1 de diciembre de 2011

Sr.

C.I. 171000749-1