

¿ERES COMO LO QUE COMES?: RELACIÓN ENTRE EL USO DE MICROHÁBITAT PARA EL OCULTAMIENTO CRÍPTICO Y LA DIETA EN *LACINIOBETHRA* SPP. (PHASMATODEA: DIAPHEROMERIDAE)

Juanita Gutiérrez-Valencia^{1,3,4}, Yeisson Gutiérrez^{2,3} & Luisa F. Hurtado-Zapata¹

¹ Programa de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Caldas. Calle 65 No 26 - 10, Manizales, Colombia; juanitagutierrezvalencia@gmail.com, bio.luisa9@gmail.com

² Programa de Pós-graduação em Entomologia, Universidade Federal de Viçosa. Minas Gerais 36570-000 Brasil; gutierrez.yeisson@gmail.com

³ Grupo GEBIOME, Universidad de Caldas. ⁴ Grupo Entomológico de la Universidad de Caldas (GEUC).

Resumen: La cripsis es un mecanismo anti-depredatorio unido a una reducción del movimiento, y en consecuencia, limita las oportunidades de forrajeo. Con el objetivo de determinar si *Laciniobethra* spp. ha especializado su dieta hacia los briófitos a los que se asemeja, se evaluaron los comportamientos de ocultamiento y consumo de 30 hembras en relación a siete plantas (cuatro vasculares y tres briófitas). Adicionalmente se midió el acoplamiento cromático entre los individuos evaluados y cada una de las plantas mediante análisis fotográfico en Adobe Photoshop CS5. Los comportamientos exhibidos por estos fásmidos fueron dependientes de la jornada (Chi cuadrado, $p < 0,0001$), el ocultamiento fue exclusivamente diurno y el consumo fue exclusivamente nocturno. Estos comportamientos también dependieron de la planta sobre la que fueron registrados (Chi cuadrado, $p < 0,0001$), dado que las plantas vasculares fueron usadas para consumo y los briófitos para ocultamiento. El acoplamiento cromático fue significativamente diferente sobre las siete plantas (Kruskal-Wallis, $p < 0,001$), y los briófitos presentaron mayor semejanza con la coloración de los fásmidos. Estos resultados sugieren que los individuos de *Laciniobethra* spp. no han especializado su dieta sobre la misma planta que usan para ocultarse. Vincular dos dimensiones de la supervivencia bajo un mismo recurso, es un riesgo ecológico que contrarrestan alimentándose de plantas vasculares durante la noche y ocultándose durante el día sobre musgos y hepáticas foliosas.

Palabras clave: Phasmatodea, Diapheromeridae, *Laciniobethra*, insectos palo, compensación ecológica, comportamiento de selección.

Are you like what you eat?: relationship between microhabitat use for cryptic concealment and the diet in *Laciniobethra* spp. (Phasmatodea: Diapheromeridae)

Abstract: Crypsis is an antipredatory mechanism coupled to movement reduction, and in consequence, it limits foraging opportunities. With the aim of determining if the diet of *Laciniobethra* spp. has become specialized as for the bryophytes which it resembles, concealment and feeding behavior were evaluated in 30 females in relation to seven plants (four vascular species and three bryophytes). Additionally, chromatic match between the individuals and each plant was measured by photographic analysis with Adobe Photoshop CS5. The behaviors exhibited by the phasmids were dependent of the time of the day (Chi square test, $p < 0.0001$), with concealment occurring only at daytime and feeding at nighttime. Those behaviors also depended on the plant on which they were recorded (Chi square test, $p < 0.0001$), given that vascular plants were used for feeding and bryophytes for concealment. The chromatic matching was significantly different on seven plants (Kruskal-Wallis, $p < 0.001$), and bryophytes offered greater resemblance to the coloration of the phasmids. These results suggest that *Laciniobethra* spp. individuals have not specialized its diet on the same plant they use to hide. Linking two dimensions of survival under the same resource is an ecological risk that these insects counteract by feeding on vascular plants during nighttime and hiding at daytime in mosses and leafy liverworts.

Key words: Phasmatodea, Diapheromeridae, *Laciniobethra*, stick insect, ecological trade-off, behavioral choice.

Introducción

El camuflaje es una adaptación que dificulta la detección y/o identificación de un individuo en virtud de su semejanza con elementos del entorno (Starrett, 1993; Stevens & Merilaita, 2011). Entre los mecanismos que dificultan la detección visual, sobresale la cripsis por semejanza con el fondo (Stevens & Merilaita, 2011), descrita como el acoplamiento entre los colores y/o patrones del cuerpo del animal y una sección del sustrato sobre el que se oculta (Endler, 1984; Merilaita & Lind, 2005; Stevens & Cuthill, 2006).

En los mecanismos defensivos constitutivos como la cripsis, son evidentes los costos de oportunidad, cuyas consecuencias más notables son la limitación en el uso de microhábitats (Broom *et al.*, 2010) y la restricción del movimiento (Hall *et al.*, 2013; Watanabe & Yano, 2013). Para una presa que se asemeja drásticamente a su entorno, existe una gama de microhábitats y recursos que, teóricamente, le están restringidos al ser incompatibles con el ocultamiento (Ruxton *et*

al., 2004; Stevens & Merilaita, 2009; Higginson *et al.*, 2012; Magellan & Swartz, 2013). Estas restricciones podrían disminuir la frecuencia de los encuentros reproductivos (Nosil *et al.*, 2006; Skellhorn *et al.*, 2010), dificultar la termorregulación (Carrascal *et al.*, 2001; Ahnesjö & Forsman, 2006) y reducir la cantidad y/o la calidad de recursos alimenticios a los que puede acceder una presa de coloración críptica (Merilaita *et al.*, 1999).

En la evolución de los patrones de coloración críptica, el fenotipo comportamental es seleccionado simultáneamente con la morfología, es decir, la presión por depredación puede ser tan intensa y constante, que sólo aquellos individuos que además de presentar el acople cromático exhiban una integración comportamental y una vinculación permanente con el fondo, pasarán efectivamente inadvertidos (Kang *et al.*, 2012). Los patrones de coloración y la elección de un sustrato adecuado para el ocultamiento estarían genéticamente fijados

y ligados (Murillo-Hiller, 2012), por ejemplo, la selección de la dieta está influenciada por el riesgo de depredación, de manera que los insectos fitófagos crípticos usan determinada planta hospedera para incrementar los beneficios del forrajeo y ocultarse de sus enemigos naturales simultáneamente, obteniendo ventajas nutricionales y defensivas que favorecen su especialización frente a una misma planta (Houtman & Dill, 1998; Singer *et al.*, 2004; Nosil & Crespi, 2006; Mooney *et al.*, 2012) aunque incrementen los costos derivados al hacerse tolerantes a los metabolitos secundarios de la planta (Sotka & Hay, 2002).

Los insectos del orden Phasmatodea representan un modelo idóneo para estudiar este fenómeno adaptativo, dado que sus principales defensas constitutivas son la coloración críptica por imitación del sustrato y la homomorfía con hojas, ramas y corteza como modelos (Tilgner, 2003; Berger, 2004), mecanismos que sugieren la influencia de la presión depredatoria en la historia evolutiva de este grupo. El género *Laciniobethra* Conle, Hennemann & Gutiérrez, 2011 es endémico de los ecosistemas montañosos de la Zona de Transición Suramericana con ocho especies registradas en Colombia. Una de las características morfológicas más notables de las especies de este género, es su semejanza con los briófitos sobre los que han sido hallados en el bosque andino. Presentan coloración variable que incluye tonalidades de verde, amarillo paja y café oscuro, además exhiben patrones de marcas y moteados semejantes a los observados en musgos. En la ornamentación de cabeza y tórax se observan un número variable de espinas y procesos espinulosos, mientras que el abdomen y las extremidades tienen proyecciones laterales foliosas (Conle *et al.*, 2011).

El objetivo de esta investigación fue estudiar si *Laciniobethra* spp., por tratarse de fásmidos briofítomorfos, han especializado su dieta en aquellas plantas a las que se asemejan y sobre las que se encuentran en su hábitat. Proponemos que al confundirse cromáticamente con musgos y hepáticas foliosas, estos insectos han sido constreñidos a alimentarse únicamente de estas plantas, como producto del acoplamiento entre la apariencia y el comportamiento, y garantizando así su orientación hacia los fondos con los que obtienen mayor ocultamiento.

Materiales y métodos

Recolecta de los especímenes: Los especímenes fueron recolectados en un bosque norandino en la localidad de Cerro de Oro (Manizales, Colombia), ubicado en la vertiente occidental de la cordillera central colombiana a 2366 m de elevación con coordenadas latitud 5°03'21.02" N y longitud 75°27'41.40" W.

Fueron colectadas un total de 30 hembras adultas de *Laciniobethra* entre septiembre y noviembre de 2012. En este intervalo, se adelantaron siete jornadas de búsqueda concentrando la actividad entre las 19:00 y 2:00 h, horario definido en función de observaciones preliminares. Este estudio incluyó únicamente hembras adultas ya que se encontraron en mayor número y se alimentan con mayor frecuencia que los machos (Sandlin & Willig, 1993). Los especímenes no fueron identificados al nivel taxonómico de especie debido a que caracteres como las espinas y los lóbulos, informativos para su identificación y utilizados en este estudio como indicadores de la semejanza con plantas, pueden presentar variación con-

siderable entre una serie de ejemplares (O. Conle comunicación personal, 31 de agosto de 2014). En la localidad donde se colectaron los especímenes han sido registradas las especies *L. aculeata*, *L. decorata* y *L. modesta* (Conle *et al.*, 2011).

Selección de Plantas: Las plantas que serían consideradas en los experimentos de consumo, percha y ocultamiento, fueron elegidas en función de su abundancia en cuadrantes de 250 cm² delimitados alrededor de cada espécimen hallado. Fueron seleccionadas 1) *Miconia minutiflora* (Bonpl.) DC., 2) una especie no identificada del género *Palicourea* Aubl., 3) una especie no identificada del género *Cestrum* L., 4) *Miconia papillosa* (Desr.) Naudin, 5) un sustrato compuesto por hepáticas del orden Jungermanniales y musgos del género *Polytrichum* Hedw., 6) un sustrato compuesto por musgos del género *Polytrichum*, 7) un sustrato compuesto por hepáticas del orden Jungermanniales. Las plantas fueron identificadas haciendo uso de las claves taxonómicas de Vargas (2002) para las vasculares y Uribe & Aguirre (1997) para los briófitos.

Uso y consumo de las plantas: Cada hembra adulta fue dispuesta en un recipiente de 5000 cm³ de plástico transparente donde se ubicaron muestras de aproximadamente 60 cm² de las siete plantas seleccionadas. Las observaciones de la actividad de los fásmidos se dividieron entre las jornadas diurna y nocturna. La primera, comprendida entre las 7:00 y 14:00 h, la segunda, entre las 19:00 y las 2:00 h, realizando un registro cada hora, de tal forma que se completaron ocho observaciones diurnas y ocho observaciones nocturnas durante tres días, resultando así veinticuatro registros para cada individuo, donde se anotaba la planta sobre la que se encontraban y el uso que le estaban dando, es decir, la ocurrencia de cada comportamiento.

Cada uno de estos usos fue definido como sigue según el comportamiento exhibido en cada caso: los registros de reposo o percha, se refieren a aquellas observaciones que coincidieron con el animal posado sobre la planta, no se desplazaba y en cambio, se evidenciaba movimiento de las antenas. El ocultamiento, por otra parte, se describe como una posición particular, en la que reducen la cantidad de extremidades expuestas llevando el primer par de patas hacia el frente a cada lado de la cabeza, aferrándose a la superficie y adoptando un comportamiento de inmovilidad total (incluso si son perturbados). Por último, el consumo se define como la actividad donde se observa directamente al individuo consumiendo de las plantas. El interior de cada recipiente fue humedecido con agua dos veces al día haciendo uso de un atomizador y fueron ubicados en un sitio con suministro de luz natural, a una temperatura de 18°C (± 2°C) durante el día y 16°C (± 2°C) durante la noche. Las observaciones se realizaron con luz roja para evitar interferir con la actividad de los individuos y se alteró la posición de las plantas en cada uno de los tres días de observaciones.

Medición de la cripsis sobre cada planta como fondo: Los 30 individuos fueron fotografiados sobre cada una de las siete plantas con el propósito de medir el acoplamiento cromático del animal sobre éstas haciendo las veces de fondo. Las fotos fueron tomadas con flash automático a una distancia aproximada de 10 cm, con una cámara Canon PowerShot (SD1300 IS 12,1 Megapíxeles) y fueron posteriormente analizadas con la función Herramienta Varita Mágica de Adobe Photoshop CS5. Esta herramienta, permitió determinar el nivel de tolerancia requerido para que la coloración del individuo pudiese

ser considerada igual a la del fondo. La medición del nivel de tolerancia se inició con la Herramienta Varita Mágica en cero ubicando el puntero sobre el cuerpo del fásmid, de manera que si se conseguía seleccionar todo el fondo simultáneamente con los tres tagmas, se consideraría que habían alcanzado la homogeneidad cromática. De lo contrario, se aumentaba el nivel progresivamente hasta lograr que el cuerpo del fásmid y el fondo quedaran señalados bajo una trama punteada e intermitente en la que se agrupan los píxeles de un mismo color (Fig. 1-4). La escala de tolerancia cromática incluye valores desde 0 (no se requiere tolerancia para considerar que los píxeles adyacentes son cromáticamente idénticos, es decir, el acoplamiento de los colores es total) hasta 255 (se precisa el máximo de tolerancia para que los píxeles adyacentes puedan ser considerados del mismo color, es decir, la disimilitud entre los colores es total).

Análisis de datos: Se recurrió a un test de independencia Chi cuadrado de Pearson para establecer si existía asociación entre el tipo de actividad y la jornada en la que esta se desarrolla. Esta misma prueba fue empleada para determinar si la actividad era independiente de la planta. Esta sección fue complementada con un Análisis de Correspondencia Simple entre los tres usos (consumo, percha y ocultamiento) y las siete plantas.

Las medianas de tolerancia cromática de cada individuo sobre los siete fondos considerados en este estudio, fueron comparadas mediante la prueba Kruskal-Wallis pues los datos no siguen una distribución normal (Shapiro-Wilk, $p \ll 0.001$). Posteriormente se realizaron pruebas pareadas entre especies de plantas mediante la prueba U de Mann-Whitney. Debido a que se ejecutaron 21 pruebas, resultantes de las posibles combinaciones por duplas entre las siete plantas, las pruebas de significancia se realizaron recurriendo valores α disminuidos de acuerdo a la corrección de Bonferroni (Wright, 1992).

Resultados

Uso y consumo de las plantas: El test de independencia Chi cuadrado de Pearson, con un nivel de confianza del 95%, indica que los comportamientos de uso observados en los fásmidos, fueron dependientes de la jornada en que ocurrieron (Chi cuadrado, $p \ll 0,0001$). La totalidad de los registros de consumo y percha se realizaron durante la noche, mientras las observaciones de ocultamiento fueron exclusivas de la jornada diurna. Respecto a la relación entre el uso registrado y la planta, los comportamientos fueron dependientes de la planta sobre la que ocurrieron (Chi cuadrado, $p \ll 0,0001$). El 87% de los registros de consumo fueron para las plantas vasculares (principalmente *M. minutiflora*) mientras que los briófitos suman en conjunto el 13% de los registros para este uso. Por otra parte, el 83% de los registros de percha fueron sobre briófitos, y para las plantas vasculares, se registró el 17% de

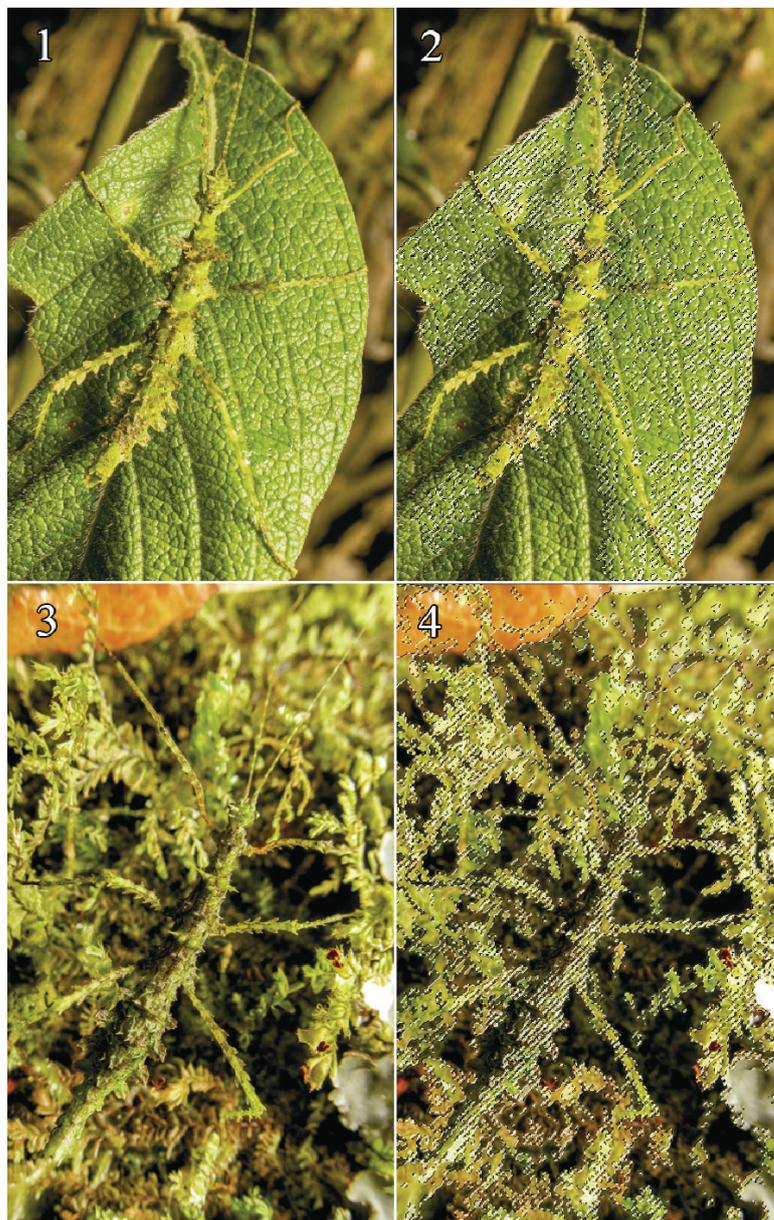


Fig. 1-4. Metodología empleada para medir el grado de acoplamiento cromático entre los fásmidos y el fondo utilizando la Herramienta Varita Mágica de Adobe Photoshop CS5. 1. Sobre una hoja como fondo. 2. Selección realizada con la herramienta, la trama punteada señala todos los píxeles considerados del mismo color para una tolerancia cromática de valor 110. 3. Sobre hepáticas foliosas como fondo (Foto: C. Llano). 4. Selección realizada con la herramienta, la trama punteada señala todos los píxeles considerados del mismo color para una tolerancia cromática de valor 70.

las veces. Finalmente, el uso de ocultamiento fue reportado el 96% de las veces ocurriendo sobre briófitos, mientras que sobre las hojas de las cuatro especies vasculares sumaron un 4% de las observaciones (Fig. 5). El análisis de correspondencia simple permite reforzar estas asociaciones, pues en el primer plano factorial, *Palicourea* sp., *Cestrum* sp., *Miconia minutiflora* y *M. papillosa* están cercanas al uso de consumo, mientras que los briófitos en conjunto están vinculados a los usos de percha y ocultamiento (Fig. 6).

Medición de la cripsis sobre cada planta como fondo: El acoplamiento cromático de estos fásmidos fue significativamente diferente sobre los siete fondos considerados (Kruskall-

Wallis, $p \ll 0,001$). La prueba realizada por pares de plantas indican, con un nivel de confianza del 99.76%, que los fondos considerados pueden agruparse en tres categorías: la primera conformada por las plantas vasculares, *M. minutiflora*, *Palicourea* sp. y *Cestrum* sp. (plantas 1, 2, 3 de la Fig. 7) con los mayores valores de tolerancia cromática (menor acoplamiento cromático); la segunda categoría con las plantas *Cestrum* sp. y *M. papillosa* (planta 3 y 4 de la Fig. 7); y la tercera, por los briófitos (plantas 5, 6 y 7 de la Fig. 7) con los menores valores de tolerancia (mayor acoplamiento cromático).

Las medianas de la tolerancia cromática para lograr que los fásmidos se acoplen a las hojas de plantas vasculares como fondos son mayores en comparación a los briófitos (Fig. 7). Sin embargo, el fondo exclusivamente compuesto por hepáticas foliosas presenta valores de acoplamiento cromático con los fásmidos similares a los que ofrecen las hojas de *Miconia papillosa* y *Cestrum* sp.

Discusión

Segregación en el uso de las plantas como recurso alimenticio y como fondo para la crípsis: no son como lo que comen:

Teóricamente, la crípsis por semejanza con el fondo es una defensa antidepredatoria de tipo primaria, que limita las oportunidades de forrajeo hacia aquellos entornos con los que las presas logran confundirse. Así, cabría esperar que en los individuos *Laciniobethra* spp., cuya morfología y coloración los hace semejantes a briófitos y hepáticas, la dieta estuviera compuesta exclusivamente por este tipo de plantas, como producto de la selección simultánea de la coloración críptica y especialización alimentaria. Los resultados de esta investigación contradicen la hipótesis planteada, ya que la explotación del microhábitat para ocultamiento críptico no ha limitado su dieta: durante la noche, se alimentaron de plantas cuya coloración y morfología distan de su apariencia, mientras que en el día, se ocultaron sobre musgos y hepáticas foliosas a los que se asemejan notablemente.

Los briófitos (plantas 5, 6 y 7) fueron usados con notable preferencia para el ocultamiento críptico diurno. Incluso antes del inicio del fotoperiodo (evento asociado al máximo de exposición y perceptibilidad), los animales se desplazaban activamente en busca de dichos fondos. Aun así, los briófitos también fueron explotados durante la noche como sitio de reposo. Esto podría interpretarse como una manera de dar continuidad a la protección que ofrece el camuflaje, pues la actividad depredatoria no cesa completamente durante los horarios nocturnos. Mientras no se alimentan, estos fásmidos reducen el riesgo por exposición frecuentando musgos y hepáticas foliosas que coinciden con la ornamentación de los tagmas y las extremidades, y adicionalmente, son los que más se asemejan a sus patrones de coloración. Gracias a esto, los briófitos que tapizan gran parte de los troncos del bosque, podrían cumplir una función como corredores que se extienden entre ramas de árboles distintos para facilitar el tránsito hacia otros recursos alimenticios durante la noche.

La alimentación durante la jornada nocturna es común dentro del orden Phasmatodea y es un recurso comportamental ubicuo entre los animales que presentan cualquier tipo de camuflaje (Berger, 2004). Durante la oscuridad disminuye la agudeza visual de los depredadores, entonces las presas interrumpen la selección de sustratos para el ocultamiento e incrementan su actividad sustancialmente. En el día se reduce dramáticamente el desplazamiento, lo que ha sido interpretado

como una adaptación para evitar ser detectados por los depredadores. Este comportamiento persiste aunque el depredador no se encuentre cerca pues se trata de un mecanismo pre-detección (Feltmate & Williams, 1989).

La especialización de la dieta en función de la crípsis ha sido estudiada en algunos insectos, por ejemplo en las orugas de *Nemoria arizonaria* (Grote, 1883) (Lepidoptera: Geometridae), defoliadoras especializadas en el roble, existe polifenismo accionado por sustancias químicas, y aquellos individuos que se alimentan de las hojas desarrollan una morfología semejante a ramas, mientras que las que consumen flores durante la primavera, se asemejan a una rama con brotes (Greene, 1989; Greene *et al.*, 2009); por otra parte, *Timema cristinae* Vickery, 1933 (Phasmatodea: Timematidae) habita en los chaparrales del Sur de California (Estados Unidos) y su población es polimórfica. Cada morfotipo tiene una dieta que se restringe a la misma planta con la que obtienen ocultamiento en función de la crípsis (Sandoval, 1994).

En el caso *Laciniobethra* spp., especializarse en el consumo del musgo *Polytrichum* sp. y hepáticas Jungermanniales, sería una adaptación que podría incrementar el poder de la crípsis, pero afectando otras dimensiones de su supervivencia, pues los briófitos son considerados como plantas pobres en términos nutricionales (valor calórico entre 3.7-4.8 Kcal/g), tienen un elevado contenido de metabolitos secundarios y grandes cantidades de holocelulosa y fibra cruda que dificultan su digestión (Glime, 2013). Adicionalmente, recurrir a una misma planta para alimentarse y defenderse, puede ser un riesgo ecológico en especies defoliadoras como los fásmidos, cuya tasa de consumo puede ser tan elevada, que han provocado la muerte de poblaciones completas de árboles (Bedford, 1978).

Preferencia de fondos complejos para ocultamiento: En la dinámica presa-depredador mediada por la crípsis, se ha descrito un fenómeno denominado formación de la imagen de búsqueda, definida como un incremento transitorio en la habilidad de detección de un depredador respecto a una presa críptica en particular, y que es producto de la experiencia previa y del rastreo de objetos que irrumpen con el patrón cromático del fondo (Endler, 1988; Ruxton *et al.*, 2004). En *Laciniobethra* spp., pueden identificarse varios mecanismos que podrían impedir que sus depredadores formen imágenes de búsqueda, el primero, es la explotación de fondos complejos para el ocultamiento. Las características visuales del sustrato sobre el que se posan las presas influyen tanto en la recepción de la imagen como su procesamiento, y al proporcionar mayor información (variedad de formas, colores y textura) se hace más demandante para el depredador la detección de objetos inusuales dentro del esquema (Merilaita, 2007; Kjærsmo & Merilaita, 2012). Adicionalmente, la complejidad del fondo facilita la adopción del camuflaje como mecanismo defensivo, porque se requiere menor precisión para el acoplamiento sobre un fondo donde predominan la irregularidad y la policromía, es decir, sobre estos fondos hay múltiples formas en las que se puede coincidir (Merilaita, 2003). En contraste, sobre un entorno simple, bastaría visualizar un fragmento del mismo para anticiparse al aspecto de las porciones restantes que se encuentran dentro de la matriz. Así, los elementos inusuales son fácilmente revelados en fondos de información repetitiva.

Las hojas de *Palicourea* sp., *M. minutiflora* y *Cestrum* sp. utilizadas en este estudio no fueron seleccionadas por

Fig. 5. Porcentaje de registros del uso de las plantas para ocultamiento, percha y consumo. Los porcentajes de ocultamiento nocturno, percha diurna y consumo diurno son iguales a cero. (1) *Miconia minutiflora* (2) *Palicourea* sp. (3) *Cestrum* sp. (4) *Miconia papillosa* (5) *Jungermanniales* + *Polytrichum* sp. (6) *Polytrichum* sp. (7) *Jungermanniales*.

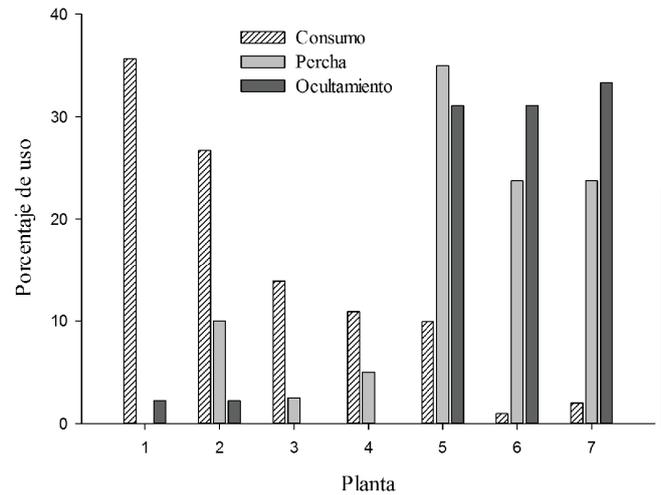


Fig. 6. Análisis de correspondencia simple entre las plantas y los usos. En el primer plano factorial, se evidencia que el consumo está asociado a las hojas de las plantas vasculares, mientras que los usos de percha y ocultamiento se vinculan a los musgos y hepáticas foliosas.

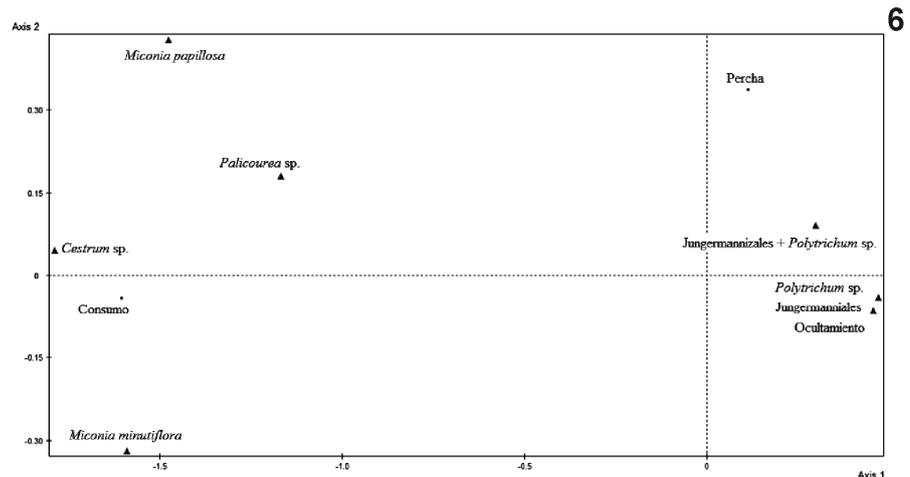
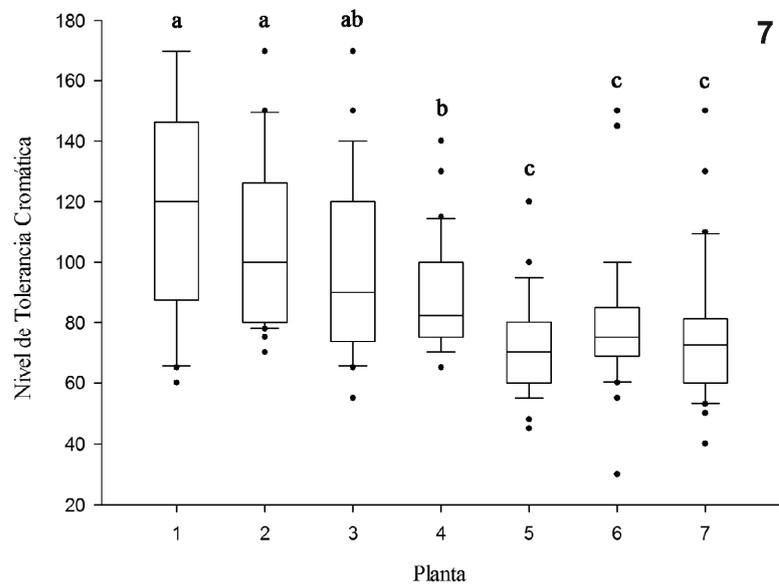


Fig. 7. Nivel de Tolerancia al que los individuos se homogenizan cromáticamente con cada planta como entorno para la cripsis. (1) *Miconia minutiflora* (2) *Palicourea* sp. (3) *Cestrum* sp. (4) *Miconia papillosa* (5) *Jungermanniales* + *Polytrichum* sp. (6) *Polytrichum* sp. (7) *Jungermanniales*.



Laciniobethra spp. para el ocultamiento críptico. Este resultado podría explicarse aduciendo que la simplicidad y regularidad de estas hojas lisas, uniformes y glabras, las convierten en fondos poco aptos para dicho uso, a la vez que hacen de éstas un mejor recurso alimenticio, como lo soportan los resultados. En contraste, los briófitos fueron usados con mayor frecuencia para las actividades de ocultamiento y percha, lo que po-

dría ser interpretado como una preferencia por orientarse hacia fondos de tipo mosaico.

Los especímenes de *Laciniobethra* spp. utilizados en este estudio presentaron gran variación en su coloración. La aparición de policromía en organismos con coloración críptica está ampliamente documentada (Krause-Nehring *et al.*, 2010; Tsurui *et al.*, 2010; Todd *et al.*, 2012; Lovell *et al.*, 2013) y se

ha sugerido que este fenómeno es un recurso adaptativo que permite a cada individuo seleccionar el microhábitat en el que se maximice su camuflaje de acuerdo a su fenotipo (Lovell *et al.*, 2013; Magellan & Swartz, 2013). La diversidad en la coloración también podría ser una respuesta poblacional que impida la formación de imágenes de búsqueda que desencadene selección apostática (Endler, 1988; Greene, 1999). Suggerimos que esta podría ser una de las estrategias que permiten mayor versatilidad en la explotación de fondos para el ocultamiento, sin embargo, es preciso adelantar investigaciones que lo confirmen.

Esta variación en la coloración también se observa en los patrones policromáticos que presenta un mismo individuo (Fig. 8). La cripsis, como sugiere esta investigación, puede satisfacer los requerimientos cromáticos de diferentes microhábitats, adoptando así una estrategia generalista (Merilaita *et al.*, 2001) en la que cada morfotipo puede asemejarse a varios entornos simultáneamente aunque esto le reste fidelidad a la cripsis con uno de ellos (Merilaita *et al.*, 1999; Pellissier *et al.*, 2011; Stevens, 2007), tal y como sucede con el uso de musgos, hepáticas foliosas y comunidades compuestas por ambos, que a pesar de ser diferentes entre sí, proveen valores relativamente bajos de nivel de tolerancia. En este caso, se favorece la aparición de fenotipos donde la gradación del color es continua, es decir, que adopta patrones que podrían considerarse intermedios.

Pese a exhibir un gran similitud cromática y morfológica con musgos y hepáticas foliosas, *Laciniobethra* spp. no ha especializado su dieta en estas plantas, y contrario a varias teorías que hablan de la restricción de oportunidades de forrajeo, presentan hábitos generalistas, es decir, que no ha ocurrido una selección interdependiente entre la morfología y la composición de la dieta. Las estrategias que evitarían el confinamiento ecológico al facilitar su desplazamiento, serían el forrajeo nocturno y asemejarse a los briófitos que recubren los troncos de los bosques norandinos que habita. La elección comportamental de fondos complejos para ocultarse, ha sido previamente descrita como una estrategia que entorpece la detección por parte del depredador, explicando así su orientación hacia estas plantas en los horarios de mayor exposición.

Agradecimiento

A Horacio Gutiérrez, Julián Restrepo, Tatiana Cárdenas, Juan C. De los ríos, Mateo Marín y Luis F. Coca por su ayuda durante la fase de recolecta del material. A Luis F. García por sus aportes al documento, a Carmen Dussán por su asesoramiento en el tratamiento estadístico de los datos y a Camilo Llano por permitirnos usar una fotografía de su autoría.

Referencias

AHNEŠIĆ, J. & A. FORSMAN 2006. Differential habitat selection by pygmy grasshopper color morphs; interactive effects of temperature and predator avoidance. *Evolutionary Ecology*, **20**: 235-257.

BEDFORD, G. O. 1978. Biology and ecology of the Phasmatodea. *Annual review of Entomology*, **23**: 125-149.

BERGER, J. 2004. *Ecology of Phasmids (Phasmatodea) in a Moist Neotropical Forest*. Tesis doctoral, Universidad Kaiserslautern de Tecnología, 139 pp. [no publicada].

BROOM, M., A.D. HIGGINSON & G. D. RUXTON 2010. Optimal investment across different aspects of anti-predator defences. *Journal of Theoretical Biology*, **263**(4): 579-586.

CARRASCAL, L. M., J.A. DIAZ, D.L. HUERTAS & I. MOZETICH 2001. Behavioral thermoregulation by three creepers: Trade-off between saving energy and reducing crypsis. *Ecology*, **82**: 1642-1654.

CONLE, O., F. HENNEMANN & Y. GUTIÉRREZ 2011. *The Stick Insects of Colombia*. Books on Demand, Norderstedt, 406 pp.

ENDLER, J.A. 1984. Progressive background matching in moths, and a quantitative measure of crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society*, **22**(3): 187-231.

ENDLER, J.A. 1988. Frequency-dependent predation, crypsis and aposematic coloration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **319**(1196): 505-523.

FELTMATE, B.W. & D. WILLIAMS 1989. A test of crypsis and predator avoidance in the stonefly *Purugnetina media* (Plecoptera: Perlidae). *Animal Behavior*, **31**: 992-999.

GLIME, J.M. 2013. *Bryophyte Ecology*. Universidad Tecnológica de Michigan, www.bryoecol.mtu.edu

GREENE, E. 1989. A diet-induced developmental polymorphism in a caterpillar. *Science*, **243**: 643-646.

GREENE, E., M. CANFIELD & A. EHMER 2009. Developmental flexibility, phenotypic plasticity, and host plants: a case study with *Nemoria* caterpillars. pp. 135-146, en: Whitman, D.W. *et al.* (eds), *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences*. Science Publishers, Minnesota, 894 pp.

HALL, J.R., I.C. CUTHILL, R. BADDELEY, A.J. SHOHET & N.E. SCOTT-SAMUEL 2013. Camouflage, detection and identification of moving targets. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **280**: 20130064.

HIGGINSON, A.D., L. DE WERT, H.M. ROWLAND, M.P. SPEDD & G.D. RUXTON 2012. Masquerade is associated with polyphagy and larval overwintering in Lepidoptera. *Biological Journal of the Linnean Society*, **106**: 90-103.

HOUTMAN, R. & L.M. DILL 1998. The influence of predation risk on diet selectivity: A theoretical analysis. *Evolutionary Ecology*, **12**: 251-262.

KANG, C.K., J.Y. MOON, S.I. LEE & P.G. JABLONSKI 2012. Camouflage through an active choice of a resting spot and body orientation in moths. *Journal of Evolutionary Biology*, **25**: 1695-1702.

KJERNSMO, K. & S. MERILAITA 2012. Background choice as an anti-predator strategy: the roles of background matching and visual complexity in the habitat choice of the least killifish. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **279**: 4192-4198.

KRAUSE-NEHRING, J., J.M. STARCK & A.R. PALMER 2010. Juvenile color polymorphism in the red rock crab, *Cancer productus*: patterns, causes, and possible adaptive significance. *Zoology*, **113**: 131-139.

LOVELL, P.G., G.D. RUXTON, K.V. LANGRIDGE & K.A. SPENCER 2013. Egg-laying substrate selection for optimal camouflage by quail. *Current Biology*, **23**: 260-264.

MAGELLAN, K. & E.R. SWARTZ 2013. Crypsis in a heterogeneous environment: relationships between changeable polymorphic colour patterns and behaviour in a galaxiid fish. *Freshwater Biology*, **58**: 793-799.

MERILAITA, S. 2003. Visual background complexity facilitates the evolution of camouflage. *Evolution*, **57**(6): 1248-1254.

MERILAITA, S. 2007. Artificial neural networks and the study of evolution of prey coloration. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, **362**(1479): 421-430.

MERILAITA, S. & J. LIND 2005. Background-matching and disruptive coloration, and the evolution of cryptic coloration. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*. **272**: 665-670.

MERILAITA, S., A. LYYTINEN & J. MAPPES 2001. Selection for cryptic coloration in a visually heterogeneous habitat. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **268**(1479): 1925-1929.

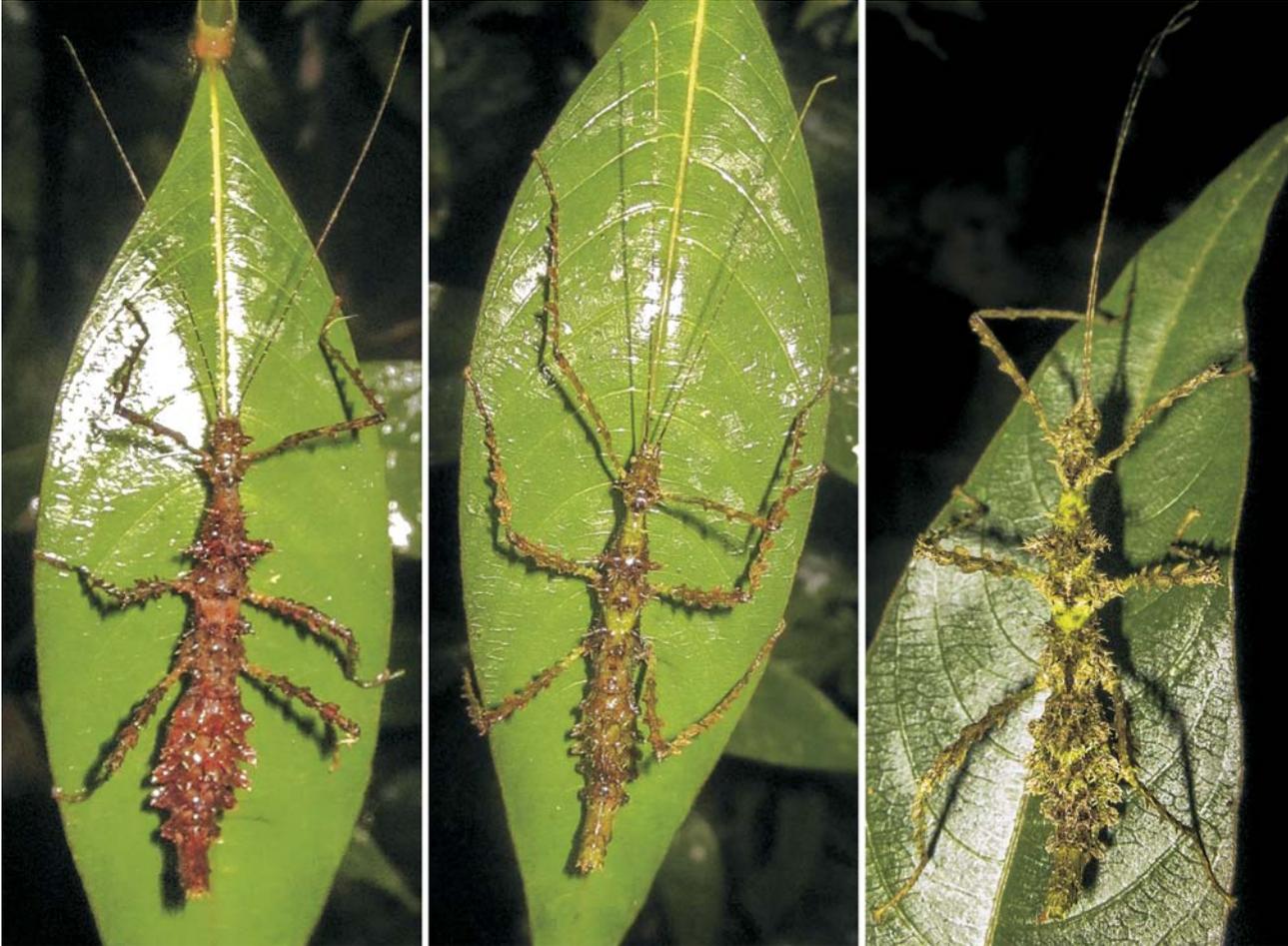


Fig. 8. Variación cromática observada entre los especímenes de *Laciniobethra* spp. del Cerro de Oro (Manizales, Colombia). Individuos posados sobre hoja de *Palicourea* sp.

- MERILAITA, S., J. TUOMI & V. JORMALAINEN 1999. Optimization of cryptic coloration in heterogeneous habitats. *Biological Journal of the Linnean Society*, **67**: 151-161.
- MOONEY, K.A., R.T. PRATT & M.S. SINGER 2012. The Tri-trophic interactions hypothesis: Interactive effects of host plant quality, diet breadth and natural enemies on herbivores. *PLoS ONE*, **7**(4): e34403.
- MURILLO-HILLER, L.R. 2012. Selection of perching site background color by *Hamadryas feronia* (Lepidoptera: Nymphalidae) in Costa Rica: Implications for industrial melanism. *Revista de Biología Tropical*, **60**(3): 1231-1236.
- NOSIL, P. & B.J. CRESPI 2006. Experimental evidence that predation promotes divergence in adaptive radiation. *PNAS*, **103**(24): 9090-9095.
- NOSIL, P., B.J. CRESPI, C.P. SANDOVAL & M. KIRKPATRICK 2006. Migration and the genetic covariance between habitat preference and performance. *The American Naturalist*, **167**(3): E66-E78.
- PELLISSIER, L., J. WASSEF, J. BILAT, G. BRAZZOLA, P. BURI, C. COLLIARD, B. FOURNIER, J. HAUSSER, G. YANNIC & N. PERRIN 2011. Adaptive colour polymorphism of *Acrida ungarica* H. (Orthoptera: Acrididae) in a spatially heterogeneous environment. *Acta Oecologica*, **37**: 93-98.
- RUXTON, G.D., T.N. SHERRATT & M.P. SPEED 2004. *Avoiding Attack: The evolutionary ecology of crypsis, warning signals, and mimicry*. Oxford University Press, New York, 249 pp.
- SANDLIN, E.A. & M.R. WILLIG 1993. Effects of age, sex, prior experience, and intraspecific food variation on diet composition of a tropical folivore (Phasmatodea: Phasmatidae). *Environmental Entomology*, **22**(3): 625-633.
- SANDOVAL, C. P. 1994. Differential visual predation on morphs of *Timema cristinae* (Phasmatodea: Timemidae) and its consequences for host range. *Biological Journal of the Linnean Society*, **52**: 341-356.
- SANDOVAL, C.P. & B.J. CRESPI 2008. Adaptive evolution of cryptic coloration: the shape of host plants and dorsal stripes in *Timema* walking-sticks. *Biological Journal of the Linnean Society*, **94**: 1-5.
- SINGER, M.S., D. RODRIGUES, J.O. STIREMAN III & Y. CARRIÈRE 2004. Roles of food quality and enemy-free space in host use by a generalist insect herbivore. *Ecology*, **85**(10): 2747-2753.
- SKELHORN, J., H.M. ROWLAND & G.D. RUXTON. 2010. The evolution and ecology of masquerade. *Biological Journal of the Linnean Society*, **99**: 1-8.
- SOTKA, E. & M. HAY 2002. Geographic variation among herbivore populations in tolerance for chemical rich seaweed. *Ecology*, **83**(10): 2721-2735.
- STARRETT, A. 1993. Adaptive resemblance: a unifying concept for mimicry and crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society*, **48**: 299-317.
- STEVENS, M. 2007. Predator perception and the interrelation between different forms of protective coloration. *Proceedings of the Royal Society B*, **274**: 1031-1036.

- dings of the Royal Society of London, Series B*, **274**: 1457-1464.
- STEVENS, M. & I.C. CUTHILL 2006. Disruptive coloration, crypsis and edge detection in early visual processing. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **273**(1598): 2141-2147.
- STEVENS, M. & S. MERILAITA 2009. Animal camouflage: current issues and new perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **364**: 423-427.
- STEVENS, M. & S. MERILAITA 2011. *Animal Camouflage*. Cambridge University Press, New York, 357 pp.
- TILGNER, E.H. 2003. Phasmida. (Stick and Leaf Insects). pp. 865-866, en: Resh, V.H. & R.T. Cardé (eds), *Encyclopedia of Insects*, Academic Press, Orlando, 1266 pp.
- TODD, P.A., J. OHA, L.H.L. LOKE & R.J. LADLE 2012. Multi-scale phenotype-substrate matching: Evidence from shore crabs (*Carcinus maenas* L.). *Ecological Complexity*, **12**: 58-61.
- TSURUI, K., A. HONMA & T. NISHIDA 2010. Camouflage effects of various colour-marking morphs against different microhabitat backgrounds in a polymorphic pygmy grasshopper *Tetrix japonica*. *PLoS ONE*, **5**(7): e11446.
- URIBE, J. & J. AGUIRRE 1997. Clave para los géneros de hepáticas de Colombia. *Caldasia*, **19**(1-2): 13-27.
- VARGAS, W.G. 2002. *Guía Ilustrada de la Plantas de las Montañas del Quindío y Los Andes Centrales*. Editorial Universidad de Caldas, Manizales, 815 pp.
- WATANABE, H. & E. YANO 2013. Behavioral response of mantid *Tenodera aridifolia* (Mantodea: Mantidae) to windy conditions as a cryptic approach strategy for approaching prey. *Entomological Science*, **16**: 40-46.
- WRIGHT, S.P. 1992. Adjusted *p*-values for simultaneous inference. *Biometrics*, **48**: 1005-1013.