

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO

**La construcción de un domicilios de seda críptico: patrones
comportamentales de Embiididos (Embioptera) tropicales,
Clothoda longicauda, críptica y Gibocercus napoe, no-críptica.**

Sebastián M. Cruz

Tesis de grado presentada como requisito para la obtención del título
de (B.S) Especialización Ecología Aplicada

Quito

Diciembre de 2007

© Derechos de autor
Sebastián M. Cruz
2008

Resumen

El análisis de los comportamientos de construcción de domicilios de seda reveló similitudes y diferencias entre dos especies de embíidos: Clothoda longicauda (críptica) y Gibocercus napoe (no-críptica). Cada una mostró rutinas similares al tejer seda; mientras la adhieren al sustrato, mientras la tejen sobre su espalada y cuando, posteriormente, la refuerzan. En etapas posteriores, Clothoda longicauda cubre su seda con materiales recolectados; mientras que Gibocercus napoe mantiene sus domicilios únicamente de seda. Se encontraron diferencias significativas entre las dos especies en la duración de dos comportamientos: Caminar y Acicalar. Fue evidente también una gran variabilidad comportamental entre individuos de la misma especie, la cual explica la dificultad de hallar patrones comportamentales que caractericen a las dos especies de embíidos.

Abstract

Analysis of silk domicile construction revealed similarities and differences between two species of embiids: Clothoda longicauda (cryptic) and Gibocercus napoe (non-cryptic). Each species exhibited similar routines while spinning, attaching the silk to a substrate while spinning over their backs, and then reinforcing the silk. In later stages, Clothoda longicauda plastered its silk with gathered materials; whilst Gibocercus napoe maintained a domicile exclusively of silk. Significant differences were found in the duration of two behaviours: Walk and Clean body. Considerable behavioural variability was observed within individuals of the same species. This would explain the difficulty to find behavioural patterns that characterize both species of embiids.

Tabla de Contenido

I. Introducción

1. El tejido de seda en los Embídidos.

II. Hipótesis

III. Justificación

IV. Materiales y Métodos

1. Mantenimiento de colonias en laboratorio y metodología general.
2. Medición de Embídidos.
3. Construcción de domicilios en troncos de Inga insignis.
4. Filmaciones.
5. Análisis de datos.

V. Resultados

1. Construcción de domicilios.
2. Latencias.
3. Relación entre la longitud corporal y la duración de los comportamientos.
4. Construcción de domicilios en troncos.

VI. Discusión

VII. Conclusión

VIII. Recomendaciones

IX. Referencias

X. Anexos

1. Tablas: 1 y 2.
2. Figuras: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11a y 11b.

Introducción

De los diversos órdenes de insectos, los embididos están entre los más desconocidos; aún se conoce poco de su taxonomía, filogenia e historia natural (Edgerly, 2007). Sí es conocido, sin embargo, que producen seda con la que construyen “domicilios” que les sirven de refugio (Ross, 1987). Las diferentes especies de embididos varían en la calidad de su seda, las técnicas de construcción de domicilios, los sustratos para construcción y la tendencia a compartir la seda (Edgerly *et al.* 2002). El objetivo general de esta investigación fue examinar aspectos clave del comportamiento de construcción de domicilios en dos especies de Embididos: Clothoda longicauda y Gibocercus napoe.

Clothoda longicauda es una especie que construye domicilios de seda crípticos, caracterizados por fragmentos de madera, líquenes y musgos adheridos a la seda. Este comportamiento la diferencia de otras especies de embididos simpátricos (J. Edgerly com. pers.). La cripticidad en este orden de insectos ya ha sido descrita, pero todavía no ha sido estudiada. En un estudio anterior realizado en Trinidad, se observó que las colonias de embididos arbóreos son atacadas por aves y hormigas por lo que es posible que la predación haya seleccionado la cripticidad de Clothoda longicauda (Edgerly, 1994).

Gibocercus napoe, ocupa el mismo hábitat y es de tamaño similar a Clothoda, pero construye domicilios exclusivamente de seda, bastante conspicuos en los árboles de bosques tropicales (J. Edgerly com. pers.). Específicamente en este estudio quise determinar las diferencias en los patrones de tejido de domicilios mediante la comparación cuantitativa de los presupuestos de tiempo de cada especie para un conjunto de comportamientos seleccionados durante un episodio de tejido. Asumiendo que la cripticidad de los domicilios de Clothoda es una técnica más elaborada, los análisis buscaron demostrar si: (1) Clothoda longicauda teje seda durante más tiempo, (2) Clothoda longicauda tiene un mayor repertorio de comportamientos de tejido de seda que Gibocercus napoe, (3) los patrones comportamentales en la creación de un domicilio de seda difieren significativamente entre las dos especies.

El tejido de seda en los Embididos

La vida en domicilios de seda define el modo de vida de varios artrópodos, especialmente la de los embididos (Embioptera), un orden de insectos poco estudiado, de aproximadamente 400 especies descritas, aunque se estima que hay alrededor de 2000 especies (Ross, 2000). Habitan en domicilios de seda entretejida salvo cuando los machos alados se dispersan o en los recorridos de las hembras no-aladas (Edgerly, 2002). La seda sirve como material de anidación, refugio, protección y revestimiento de áreas para búsqueda de comida; incluso como material impermeable (Edgerly, 2001). Los domicilios son muy estrechos y aparentemente han moldeado la anatomía de estos insectos, reflejada en las hembras que son delgadas, sin alas, juveniles en forma y muy flexibles (Ross, 2000). La seda es producida por adultos de ambos sexos y ninfas. Entretejen la seda empleando glándulas en sus patas delanteras que secretan varias fibras al contacto con un sustrato (Edgerly *et al.* 2002). Estudios comportamentales demuestran que las hembras adultas son las que más contribuyen con seda a la colonia, y de hecho, el tejer seda es un componente clave del cuidado maternal (Edgerly, 1988).

Los embíidos son principalmente tropicales en su distribución, pero también se encuentran en zonas templadas, áreas semi-desérticas y a altitudes elevadas. Los micro-habitats que ocupan son la superficie de árboles, superficie de rocas y hojarasca (Ross, 2000). Estudios por Edgerly y Ross (1994, 2002, 1987) demuestran que la variedad de habitats que los embíidos ocupan impone presiones selectivas distintivas en su comportamiento, tales como el empleo de la seda, la cantidad de seda y la tendencia a agregarse en grupos comunales. Por ejemplo, cuando la seda es la principal defensa ante amenazas ambientales, la colonialidad podría ser adaptativa. Especies como Australembia incompta, en cambio, que reside en hojarasca, producen poca seda y son solitarias, ya que su refugio son las hojas secas (Edgerly, 1994, 2002). Aparentemente el costo energético-metabólico de la seda es relativamente bajo para los embíidos. Datos de laboratorio demuestran que la producción extra de seda (estimulada al remover diariamente con pinzas la seda de una colonia) no afecta el éxito reproductivo de los embíidos adultos (Edgerly, 2006). Sin embargo, se desconoce si la seda tiene un costo elevado para embíidos con alimentación limitada.

Estudios de laboratorio con tres especies de embíidos mostraron que estos añaden materiales a sus domicilios en menor o mayor grado, dependiendo de la especie (Edgerly, 2002). En estos estudios Edgerly detectó dos técnicas de construcción en embíidos arbóreos: (1) mantas de seda que cubren los domicilios y galerías internas tubulares que son reforzadas por individuos viajando de sus posiciones de descanso a zonas de alimento en la periferia, y (2) la misma configuración más un recubrimiento de partículas de madera (recogida o preparada) y líquenes o musgo (Edgerly, 2002). Estas dos técnicas son claramente observadas en Gibocercus napoe y Clothoda longicauda, respectivamente.

Los embíidos Clothoda longicauda y Gibocercus napoe son especies arbóreas de zonas tropicales. Clothoda longicauda es más grande (ver resultados) y mimetiza sus domicilios con corteza macerada, pedazos de líquenes y restos de musgos (Observaciones personales en el Laboratorio de Ecología y Comportamiento (LEC) USFQ).

El mimetismo de los domicilios de seda también ha sido observado en Oligotoma saundersii, una especie exótica de embíido ampliamente distribuida; sus domicilios son casi imperceptibles (Edgerly, 2002) y en una especie de hormigas que emplea seda, Melisotarsus emeryi (Fisher y Robertson, 1999). La coloración animal críptica o el camuflaje es una adaptación que reduce el riesgo de detección y es, en ciertos casos, el resultado de las relaciones depredador-presa (Harris, 2006; Merilaita, 2005). Por ejemplo, las presas minimizan la información visual que los depredadores reciben y así evitan convertirse en alimento (Merilaita, 2005). El camuflaje de los domicilios de Clothoda longicauda podría ser una adaptación para evitar a depredadores como las aves. En Trinidad se han observado a trepa-troncos (Dendrocincla fuliginosa) y tangaras (Tangara gyrola) alimentándose en colonias de Antipaluria urichi (Edgerly, 1994).

También se ha observado que la depredación puede promover la comunalidad en Antipaluria urichi, a pesar de las varias desventajas que esta presenta y que incluyen un aumento de la competencia intraespecífica por recursos y el riesgo de transmisión de enfermedades o depredadores entre los miembros de un grupo (Alexander, 1974). Sin embargo, los beneficios de la vida en grupo superan a las

desventajas cuando los individuos que viven en grupos tienen mayores probabilidades de sobrevivir por: mayor vigilancia, confusión de predadores y por el efecto de dilución (DaSilva y Terhune, 1988). En Antipaluria urichi se observó beneficios para los grupos que compartían la seda, pues estos tenían áreas de domicilio más grandes y aparentemente sufrían menos efectos de la predación (Edgerly, 1994).

Las diferencias comportamentales en la elaboración de domicilios de los embíidos Clothoda longicauda y Gibocercus napoe merecen ser analizadas en profundidad. Szumik (1996) en un análisis cladístico de Embioptera, posiciona a Clothoda como el género más primitivo. Sobre la base de esta filogenia, solo podemos suponer que el mimetismo fue un comportamiento que se perdió o desechó en las subsiguientes especies ya que Gibocercus napoe es simpátrica con Clothoda longicauda y no expresa el comportamiento. En este estudio predecimos un mayor repertorio de comportamientos de tejido para Clothoda longicauda y un mayor tiempo dedicado por los individuos de esta especie para elaborar sus domicilios, comparado con Gibocercus napoe, cuyos domicilios son exclusivamente de seda.

Hipótesis

Embíidos arbóreos con cuerpos grandes y oscuros tienen un mayor riesgo de ser predados por su conspicuidad, por lo cual requieren de domicilios camuflados o crípticos. Si esto es verdad se espera ver que:

- Clothoda longicauda tiene un repertorio mayor de técnicas de tejido para mimetizar sus domicilios, que incluye: adición activa de materiales, como líquenes o musgos, a la seda que Gibocercus napoe.
- Clothoda longicauda tiene tiempos de tejido más largos que Gibocercus napoe por la complejidad de los domicilios.

Justificación

El orden de insectos Embioptera ha sido poco estudiado, aunque se sabe que es un grupo monofilético y que su carácter apomórfico es la producción de seda. Sin embargo, aun se desconoce la función de la seda a pesar de las sugerencias en la literatura de su función anti-predadora y protectora (Edgerly, 1994; Ross, 1987). Esta investigación busca, de manera preliminar aportar al entendimiento del significado adaptativo del comportamiento críptico de Clothoda longicauda al compararlo con el tejido de Gibocercus napoe, una especie simpátrica. También busca realizar un aporte al entendimiento de estrategias antipredatorias, como la crípticidad, en los insectos, empleando a Clothoda longicauda como modelo.

Se espera que los resultados de este estudio atraigan la atención de otros investigadores a este orden poco conocido e interesante por los diversos fenómenos biológicos que presenta. A más de la construcción de domicilios de seda, los embíidos presentan cuidado maternal y son a menudo coloniales (Edgerly, 2002). Por lo que su estudio podría contribuir al conocimiento que se tiene sobre la evolución de estos comportamientos en el reino animal. Finalmente, la información que se obtenga sobre la ecología y comportamiento de este orden

también es importante para desarrollar futuras estrategias para su conservación y manejo.

Materiales y Métodos

Mantenimiento de colonias en laboratorio y metodología general. Se criaron colonias de embíidos en el Laboratorio de Ecología y Comportamiento de la USFQ, desde Septiembre del 2006 hasta Octubre del 2007. Las colonias crecieron en contenedores plásticos con corteza de madera en su interior. Se alimentó a Clothoda longicauda y Gibocercus napoe con lechuga romana (Lactuca sativa) orgánica cada 3-4 días. La temperatura fue controlada con un calentador eléctrico y mantenida entre 25 y 30 grados centígrados.

Medición de Embíidos. Para cuantificar las diferencias en tamaño de ambas especies de embíidos se realizó una medición general de todas las hembras adultas de las colonias. Se midió el largo total de 12 Clothoda longicauda y 10 Gibocercus napoe. Para facilitar las mediciones, se inmovilizó a los especímenes con CO₂, extraído de hielo seco. Los individuos quedaban inmóviles por aproximadamente 30 segundos, durante lo cual se medía el largo total, de cabeza a cola con un calibrador milimétrico.

Para determinar el tamaño aproximado de individuos filmados (ver abajo) se tomaban puntos de referencia en el compartimento, cuando el embíido estaba quieto y recto y se medía la distancia entre los dos puntos con el calibrador milimétrico.

Construcción de Domicilios en troncos de Inga insignis. Los insectos se criaron en contenedores plásticos con corteza de árbol, pero estas condiciones de cría no permitían observar la apariencia natural de sus domicilios en la corteza de árboles. Para tener una representación más natural de estos domicilios en el laboratorio, se colectaron troncos de guaba Inga insignis de aproximadamente 25cm de alto y 12cm de diámetro. Se escogió esta especie por tener una corteza suave, no tóxica, con líquenes que podían servir de alimento a los embíidos. Los troncos se colocaban dentro de peceras de vidrio y, una vez listos, se ponía a un individuo de una de las dos especies sobre el tronco. Se mantuvieron individuos de ambas especies en troncos separados entre Abril y Junio del 2007 y en 5 ocasiones durante ese periodo se registró el largo (vertical) y el ancho (horizontal) de la superficie cubierta en seda, con una cinta de métrica.

Filmaciones. Se realizaron 7 filmaciones de Clothoda longicauda y 10 de Gibocercus napoe, durante un episodio de tejido (duración de 1-4 horas). Se consideró un episodio de tejido la elaboración inicial de un domicilio de seda en un sustrato desnudo (sin seda). Para cada individuo se anotó la especie, fecha, hora de inicio y fin del episodio. Antes de la filmación se colocó a una hembra dentro de un compartimento (cubo) de plexi-glass, dentro del cual había madera de roble (Quercus) con su corteza. Para las grabaciones de Clothoda longicauda se añadió corteza de Inga insignis sobre el roble, ya que era más suave. También se añadió alimento (pedazo de lechuga) para promover la construcción del domicilio. El compartimento estaba sellado con una lamina acrílica transparente para evitar la fuga del insecto. Este compartimento fue colocado en sentido vertical y frente a él se ubicó la cámara.

Las filmaciones se realizaron con una cámara *Sony* a color, conectada a un monitor conectado a un grabador de DVD *Panasonic*. Se controló el enfoque de la cámara y la iluminación. En el caso de Gibocercus napoe se realizaron

filmaciones de máximo 1,10 horas. Para Clothoda longicauda se grabaron de 1-4 horas continuas de video. Esta prolongación se realizó para intentar capturar las acciones que mimetizan la seda. Al terminar una filmación se extrajo al individuo y se lo marcó con pintura blanca no tóxica en el dorso para no filmar el mismo individuo más de una vez. Después de cada filmación se extraía toda la seda del compartimiento.

Las filmaciones fueron posteriormente analizadas para medir los comportamientos con el programa The Observer de Noldus versión 5.0. El software es un sistema de recolección, análisis, presentación y manejo de datos observacionales, muy similar a un grabador de eventos. En el programa configuré los comportamientos que quise analizar. Al revisar cada una de las filmaciones, registré los comportamientos de interés y el programa automáticamente calculó los tiempos de cada uno. Los comportamientos observados fueron: (1) Tejer, el individuo producía seda y la adhería a un sustrato; (2) Caminar, el individuo caminaba por el compartimiento; (3) Quieto, el individuo estaba completamente quieto en un punto; (4) Morder seda, el individuo mordía la seda para abrir un agujero o quitar un pedazo; (5) Heces a seda, el individuo adhería una pelotilla fecal a la seda (6) Material a seda, el individuo introducía material particulado de la corteza a la seda; (7) Defecar, el individuo defecaba; (8) Morder sustrato, el individuo masticaba el sustrato; (9) Acicalar, el individuo se limpiaba con el aparato bucal el cuerpo o las glándulas de seda y (10) Desconocido, no se reconocía el comportamiento. Estos comportamientos fueron seleccionados por su relevancia en el proceso de la construcción de los domicilios de seda determinados en observaciones y estudios previos (Edgerly, 2002). Adicionalmente, medí la latencia desde la introducción de cada individuo al compartimiento hasta el inicio del tejido.

Análisis de datos. Con los datos de tiempo y ocurrencia, calculé los “Time-event plots”, gráficos en los cuales se presenta la secuencia de los comportamientos en el eje del tiempo de observación. Cada color representa un comportamiento de un individuo durante una observación. El ancho de las barras es proporcional a su duración. Este análisis permite tener una impresión rápida de la naturaleza de los datos, por ejemplo: (1) si los comportamientos están distribuidos regularmente o irregularmente sobre un espacio de tiempo; (2) la variación en la duración de los comportamientos; (3) la relación secuencial entre eventos.

También se calcularon estadísticas descriptivas para interpretar los datos cuantitativos basados sobre todo en la duración de los comportamientos.

Finalmente, usé la prueba de Mann-Whitney U-test (Statview 5.0), para comparar las latencias y la duración de los comportamientos de ambas especies. Para comparar las longitudes corporales de Clothoda longicauda y Gibocercus napoe se realizó una prueba de t no pareada (Statview 5.0).

Debido a que en estudios previos se ha encontrado evidencia de una relación entre la edad de los individuos y su tamaño (Edgerly, 2002), para evaluar si existen relaciones entre el tamaño/edad de un individuo y la duración total de los comportamientos: Tejer, Caminar, Quieto, Acicalar, Morder sustrato y Morder seda se realizaron regresiones lineales entre estas variables, con Statview 5.0.

Resultados

Construcción de domicilios. Los tiempos de observación no difirieron significativamente entre especies ($t=0.920$; $p=0.4047$). Clothoda longicauda fue observada en promedio 59.9 minutos, ese valor fue similar para todos los individuos con la excepción de un individuo que se observó durante 136 minutos. Gibocercus napoe se observó en promedio 56.66 minutos (max: 60.7 minutos; min: 46.74 minutos).

Las hembras de ambas especies tuvieron similares patrones de tejido durante las filmaciones. Cada hembra primero teje seda sobre su espalda, construyendo la estructura que subsecuentemente refuerza. Mientras teje camina hacia atrás y adelante, añadiendo seda. Luego se da la vuelta sobre su espalda para reforzar el recubrimiento de seda. Sin embargo, durante la construcción de los domicilios encontré diferencias significativas entre las dos especies para los comportamientos Caminar (Mann-Whitney $Z=-3.025$; $p=0.0025$; $n=17$) y Acicalar (Mann-Whitney $Z=-2.00$; $p=0.0454$; $n=17$). En promedio Gibocercus napoe caminó más tiempo (7.169 min.; ± 3.94) que Clothoda longicauda (1.415 min.; ± 1.39). Por otro lado, Clothoda longicauda se acicaló en promedio más tiempo (3.89 min.; ± 3.94) que Gibocercus napoe (1.62 min.; ± 4.26). En las observaciones no se diferenció si durante el acicalamiento se limpiaban el cuerpo o los eyectores de seda de sus patas delanteras aunque muchas veces el acicalamiento estaba enfocado en los eyectores, mientras tejían seda.

No encontré diferencias significativas entre las especies Clothoda longicauda y Gibocercus napoe, para los comportamientos: Tejer (Mann-Whitney $Z=-0.195$; $p=0.8453$; $n=17$), Quieto (Mann-Whitney $Z=-1.464$; $p=0.1432$; $n=17$), Morder seda (Mann-Whitney $Z=-1.464$; $p=0.1432$; $n=17$), y Morder sustrato (Mann-Whitney $Z=-1.561$; $p=0.1184$; $n=17$).

No se registraron, en ambas especies, los comportamientos: Defecar, Heces a seda y Material a seda. Esto puede deberse a que las filmaciones solo se realizaron al inicio de la construcción del domicilio, por un tiempo máximo de 4 horas. Es muy posible, entonces, que estos comportamientos ocurran en etapas más avanzadas del domicilio de seda. Cabe mencionar, que son los comportamientos que se esperaban ver con más frecuencia en Clothoda longicauda, por la naturaleza críptica de sus domicilios de seda.

En cada especie, se observó gran variabilidad entre individuos en el tiempo que dedicaban a cada comportamiento durante un episodio de construcción (Fig. 1, 2 y Anexo II). Por ejemplo, la varianza de la duración del tejido de Clothoda longicauda fue de 180.6 minutos; siendo la mediana de 17.38 minutos. Para Gibocercus napoe la varianza de la duración del tejido fue de 142.7 minutos y la mediana fue 16.95 minutos. Para la duración del comportamiento Quieto, la varianza fue 242.45 minutos para Clothoda longicauda, y la mediana fue 37.11 minutos. Para el mismo comportamiento, la varianza de Gibocercus napoe fue 143.45 minutos y la mediana 20.66 minutos. Esta variabilidad dificultó la determinación de un patrón temporal de comportamientos que distinga a cada especie.

Los comportamientos Tejer y Quieto fueron los más observados en ambas especies. En promedio, Clothoda longicauda tejió 33.29% del tiempo (± 21.86) y estuvo quieta 53.31% del tiempo (± 27.1). Es decir, estos dos comportamientos compartieron en promedio 86.6% del tiempo total de observación. Gibocercus napoe tejió en promedio 32.69% del tiempo (± 19.00) y estuvo quieta 37.61%

(± 22.48). Es decir, estos dos comportamientos representaron el 70.3% del tiempo total.

Latencias. Las latencias para la construcción de los domicilios no difirieron significativamente entre las especies (Mann-Whitney U-test: $z = -0.488$, $P = 0.6256$, $n = 17$). De nuevo, se observó una variabilidad considerable entre individuos de la misma especie. Por ejemplo, la varianza de las Latencias de Clothoda longicauda fue de 123.4; la mediana fue 3.14 minutos. La varianza de las latencias de Gibocercus napoe fue 49.00; la mediana fue de 2.47 minutos.

Relación entre la longitud corporal y la duración de los comportamientos. Clothoda longicauda es 40% más grande que Gibocercus napoe ($t = 8.476$; $p < 0.0001$). Cuando se relacionó el tamaño (longitud total) de los individuos con la duración de los comportamientos, no encontré relaciones fuertes, pero todas, excepto dos (Fig 7 y 10) fueron significativas (Fig 3 a 9). En Gibocercus napoe se hallaron relaciones **significativas** entre el tamaño de los individuos y **la duración de** los comportamientos Caminar ($p = 0.0012$; $R^2 = 0.378$), Tejer ($p = 0.0011$; $R^2 = 0.057$), Quieto ($p = 0.0006$; $R^2 = 0.28$) y Morder Sustrato ($p = 0.0436$; $R^2 = 0.078$). En Clothoda longicauda se hallaron relaciones entre el tamaño de los individuos y **la duración de** los comportamientos Tejer ($p = 0.0117$; $R^2 = 0.061$) y Quieto ($p = 0.0018$; $R^2 = 0.147$).

Construcción de domicilios en troncos. En los troncos de Inga insignis, donde se criaron colonias a largo plazo, se observaron diferencias entre las dos especies. Gibocercus napoe, luego de 95 días, tenía un domicilio exclusivamente de seda. La seda cubría una superficie de 10 cm x 19 cm (Fig 11). En cambio, Clothoda longicauda, luego de 95 días, tenía un domicilio de seda recubierto de madera macerada y trozos de líquen. La seda cubría una superficie de 6 cm x 12 cm (Fig 12). El material añadido en esta especie empezó a observarse a partir de la primera semana. Cuando se removieron los domicilios también se constataron diferencias entre ambas especies. El sustrato debajo del domicilio Gibocercus napoe estaba intacto, sin remoción de material, mientras que en el sustrato debajo del domicilio de Clothoda longicauda estaba claramente removido material de la corteza (Fig 13 y 14).

Discusión

Los domicilios crípticos de Clothoda longicauda y los no-crípticos de Gibocercus napoe, sugerían la presencia de diferencias comportamentales entre estas dos especies. Sin embargo, los resultados de este estudio no revelan la totalidad de los contrastes esperados. Al ser Clothoda longicauda más grande y oscura, por ende más conspicua, se hipotetizó que esta especie tenía un mayor riesgo de predación, especialmente de aves y que esto favorecería la crípticidad de sus domicilios. Se predecía que el camuflaje de la seda requería de un repertorio mayor de técnicas de construcción de los domicilios en esta especie, comparada con Gibocercus napoe. Aunque las grabaciones de video no revelaron ningún comportamiento o técnica adicional de Clothoda longicauda, los domicilios en troncos de Inga insignis construidos por hembras de ambas especies durante 95 días, mostraron claras diferencias. La seda de Clothoda longicauda se mezcló extensamente con materiales, como madera y líquenes. A pesar de que no se observó directamente la adición de material, se puede inferir que existe, en etapas posteriores, un comportamiento que resulta en este mimetismo. Además, debe también existir un comportamiento que remueve el material de la corteza de los

troncos. Edgerly (2002) también reportó la adición de materiales a la seda en la especie de embído Oligotoma saundersii. Con estos resultados, nuestra primera predicción no puede ser completamente rechazada. Se requiere más información y observaciones más detalladas de Clothoda longicauda para determinar la manera como camuflan sus domicilios.

No se observaron diferencias significativas en el tiempo que ambas especies tejían. Se esperaba que Clothoda longicauda necesitaría más tiempo por la complejidad de los domicilios camuflados. Sin embargo, en promedio ambas especies tejieron la misma cantidad de tiempo. Por lo cual, nuestra segunda predicción es descartada.

Los comportamientos que sí variaron significativamente entre las dos especies fueron Caminar y Acicalar. Gibocercus napoe camina en promedio más tiempo que Clothoda longicauda, las razones de esta diferencia pueden ser varias:

Selección de hábitat: Las condiciones dentro del compartimiento, donde se realizan las filmaciones fueron menos aceptables para Gibocercus napoe que para C. longicauda por lo que las primeras buscaban un “hábitat” más adecuado antes de tejer. En observaciones de laboratorio, se ha visto que ciertos embídos colocados en cajas Petri sin madera o corteza no tejen durante días hasta que se añada un sustrato (observaciones LEC-USFQ).

Fase de dispersión: Estudios anteriores han mostrado que hembras de Antipaluria urichii en estado pre-productivo entran en una fase de dispersión en la cual se alejan de su colonia natal para establecerse en una nueva área (Edgerly, 1988). Es posible que las hembras de Gibocercus napoe escogidas para el estudio fueran jóvenes y estuvieran en fase de dispersión. No existe una metodología clara para determinar hembras en este período de su desarrollo. Otras investigaciones tratan de buscar las hembras de mayor tamaño en la colonia para su análisis (Edgerly, 2002); esto no se hizo en esta investigación ya que las colonias eran pequeñas (limitando el número de hembras adultas disponibles) y se quería filmar el mayor número de individuos posible. Además, los ciclos reproductivos de ambas especies no están sincronizados, por lo que las colonias de Gibocercus napoe podrían estar (durante el estudio) en un relevo generacional, es decir, con una mayor concentración de adultos jóvenes.

Comportamiento anti-predador: Los embídos que provienen de lugares con mucha depredación tienden a tejer más rápido cuando se colocan en un espacio abierto (Edgerly, 1994). Podría ser que el peligro de ser predado es demasiado alto para andar circulando cuando los individuos son más grandes, esto explicaría por qué Clothoda longicauda camina menos.

En promedio Clothoda longicauda se acicala más que Gibocercus napoe. Observaciones filmadas sugieren que la limpieza se focalizó principalmente en los eyectores de seda de las patas delanteras, los animales dejaban de tejer por un momento para limpiarse los eyectores y luego continuaban tejiendo. A veces se acicalaban el cuerpo y las articulaciones de sus patas traseras. Este comportamiento podría servir para mejorar el tejido de la seda. También podría relacionarse con la limpieza corporal como estrategia para evitar hongos, ya que estos insectos provienen de áreas muy húmedas (J. Edgerly com. pers.). Sin embargo, no es posible, con los datos actuales, explicar la diferencia en los tiempos de acicalamiento entre las dos especies.

En otros estudios, se realizaron las filmaciones con las hembras más grandes por la relación del tamaño con la edad; las hembras más grandes son las de mayor

edad (Edgerly, 2002). En este estudio se probó la hipótesis de una relación entre tamaño/edad y la duración de los comportamientos en los embíidos. Los resultados de este estudio muestran que las relaciones entre el tamaño y la duración de ciertos comportamientos si son significativas, lo cual sugiere que el tamaño y su correspondencia con la edad o experiencia, influye significativamente en los comportamientos. Sin embargo, el tamaño/edad solo explica un porcentaje bajo de la variabilidad en la duración de los comportamientos (los valores de R^2 son bajos). El tamaño de los individuos de Gibocercus napoe parece haber influenciado en más comportamientos (4 total) que en Clothoda longicauda (2 total). En ambas especies hay relación entre el tamaño y la duración de los comportamientos Tejer y Quieto. Es posible que los individuos de mayor tamaño tengan más energía disponible (Edgerly, 2002) para realizar comportamientos complejos como tejer, lo cual explicaría la relación significativa registrada; sin embargo, dado que el tamaño también está relacionado con comportamientos que no requieren de energía, como “quieto” debe haber otros factores que pueden explicar las relaciones observadas. Uno de ellos podría ser la habilidad de aprender, que se ha observado en diversos insectos que incluyen abejas, saltamontes, cucarachas y moscas (Hayden, 2005). Los resultados muestran una relación preliminar entre edad o la mayor experiencia y la duración de los comportamientos, sugiriendo que los embíidos también experimentan procesos de aprendizaje y/o de desarrollo ontogenético (Hayden, 2005), que afectan en el desempeño de la construcción de sus domicilios de seda.

En general no fue posible observar un patrón temporal de comportamientos que distinga a cada especie. Esto se debe principalmente a la variabilidad entre individuos de la misma especie en el tiempo que dedican a cada comportamiento y se refleja en una elevada varianza para la duración de los comportamientos Tejer seda y Quieto en ambas especies. El polimorfismo comportamental dentro una especie de insectos se ha reportado en orugas del orden Lepidoptera (Edgerly, 1982); sin embargo, desconocemos la razón de esta variabilidad en el orden Embioptera.

Los presupuestos de tiempo analizados en las filmaciones sugieren que la construcción de domicilios de seda por parte de hembras es inicialmente similar entre las especies Clothoda longicauda y Gibocercus napoe. Cada hembra primero teje seda sobre su espalda, construyendo la estructura que subsecuentemente refuerza. Mientras teje camina hacia atrás y adelante, añadiendo seda. Luego se da la vuelta sobre su espalda para reforzar el recubrimiento de seda. Este resultado también se obtuvo en otros estudios con tres especies de Embioptera: Antipaluria urichii, Oligotoma saundersii y Pararhagadochir saundersii (Edgerly, 2002). Lo cual indica que los comportamientos básicos e iniciales están sumamente preservados en este orden de insectos. Las diferencias se encuentran a niveles más específicos, como el patrón de movimiento de las patas delanteras, y en las etapas más avanzadas de la construcción de un domicilio.

Conclusiones

Se encontraron similitudes generales en las etapas iniciales de la construcción de domicilios de seda de Clothoda longicauda y Gibocercus napoe. Ambas especies tejen seda adherida a un sustrato, que refuerzan paulatinamente. Las diferencias entre la especie críptica y la no-críptica parecen darse en etapas más avanzadas

en la construcción de los domicilios, cuando aparecen materiales como madera macerada y fragmentos de líquenes, sobre la seda de Clothoda longicauda.

Las principales diferencias comportamentales halladas en el estudio son la duración de los comportamientos Caminar y Acicalar. Las razones para éstas podrían estar relacionadas a: (1) selección de hábitat, al moverse, los individuos estarían buscando áreas ideales para un domicilio; (2) fase de dispersión, hembras pre-productivas buscando nuevas áreas, más evidente en Gibocercus napoe; (3) comportamiento anti-depredador, minimizar los movimientos para no atraer depredadores para Clothoda longicauda.

Se hallaron relaciones significativas entre el tamaño de los individuos y la duración de los comportamientos: Caminar, Tejer, Quieto y Morder sustrato en la especie Gibocercus napoe; Tejer y Quieto en la especie Clothoda longicauda. Estos cambios en la duración de los comportamientos con la edad/tamaño podrían explicarse por factores relacionados con gasto energético, aprendizaje y desarrollo ontogenético.

Se observó gran variabilidad comportamental entre las hembras de una misma especie, lo cual explica parcialmente por qué no se encontraron patrones particulares de comportamiento que caractericen a cada especie. Tampoco se encontraron relaciones entre la duración de los comportamientos y el tamaño de los individuos, a pesar de que existe una correspondencia entre tamaño y edad (Edgerly, 2002).

Este estudio es una contribución al conocimiento sobre el comportamiento y la ecología del Orden Embioptera y evidencia la necesidad de estudiar más a fondo aspectos como la taxonomía, filogenia e historia natural de estos insectos. La deficiencia de información para este grupo es desafortunada ya que exhiben una amplia gama de comportamientos biológicamente importantes. Los embíidos tienen comportamientos de cuidado maternal complejos y son a menudo coloniales. Emplean la seda para construir galerías grandes y complicadas donde residen y se conoce muy poco de la composición de proteínas de la seda y la base genética para la producción de seda (Edgerly, 2002).

Recomendaciones

Para un estudio más detallado de las características del comportamiento y construcción de los domicilios crípticos de Clothoda longicauda, se recomienda:

- Filmaciones subsecuentes a las etapas iniciales del tejido de seda; posiblemente sobre sustratos como troncos o ramas.
- Observaciones y filmaciones en la noche. Se conoce que los insectos del Orden Embioptera son principalmente nocturnos, la construcción de los domicilios se hace durante la noche (Edgerly, 1987).

Referencias

- Alexander, R.D. 1974. The evolution of social behaviour. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 325-383.
- Edgerly, J. S. 1987. Colony composition and some costs and benefits of facultatively communal behavior in a Trinidadian webspinner (Embiidina: Clothodidae). *Annals of the Entomological Society of America.* 80: 29-34.
- Edgerly, J. S. 1988. Maternal behaviour of a webspinner (Order Embiidina): mother-nymph associations. *Ecological Entomology.* 13: 263-272.
- Edgerly, J. S. 1997. Life Beneath Silk Walls: A Review of the Primitively Social Embiidina. En: *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*, (Eds. J. Choe and B. Crespi). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 14-25.
- Edgerly, J. S., J. A. Davilla, y N. Schoenfeld. 2002. Silk spinning behavior and domicile construction in webspinners. *Journal of Insect Behavior.* 15: 219-242.
- Edgerly, J.S. 2004. Lichens, Sun, and Fire: A Search for an Embiid-Environment Connection in Australia (Order Embiidina: Australembiidae and Botoligototmidae). *Environmental Entomology.* vol. 33(4): 907-920.

- Edgerly, J.S. 1994. Is Group Living an Antipredator Defense in a Facultatively Comunal Webspinner (Embiidina: Clothodidae)? *Insect Behaviour*, vol. 7(2): 135-147.
- Edgerly, J.S., y Fitzgerald, T.D. 1982. An investigation of Behavioral Variability within Colonies of the Eastern Tent Caterpillar *Malacosoma americanum* (Lepidoptera: Lasiocampidae). *The Kansas Entomological Society*. 55(1),: 145-155.
- Fisher, B. L., y Robertson, H. G. (1999). Silk production by adult workers of the ant *Melissotarsus emeryi* (Hymenoptera, Formicidae) in South African fynbos. *Insectes Soc.* 46: 78–83.
- Hayden, A. M. (2005). The role of learning in the feeding behaviour of antlions. Unpublished Senior Honors Thesis, Mount Holyoke College, South Hadley, MA.
- Merilaita, Sami. 2005. Visual background complexity facilitates the evolution of camouflage. *Evolution* 59: 1, 38-45.
- Ross, E. S. 1984. A classification of the Embiidina of Mexico with descriptions of new taxa. *Occas. Pap. Calif. Acad. Sci.* 140: 1–56.
- Ross, E. S. 1987. Studies in the insect order Embiidina: A revision of the family Clothodidae. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 45: 9–34.
- Szumik, C. A. 1996. The higher classification of the Order Embioptera: A cladistic analysis. *Cladistics* 12: 41-64.

ANEXO I**Tabla 1.** Latencia (en min) de construcción de nido de cada hembra de Gibocercus napoe, y estadísticas descriptivas.

INDIVIDUO	LATENCIA (MIN)
GN001	16.15
GN002	7.67
GN003	9.58
GN004	1.85
GN005	1.67
GN006	0.26
GN007	3.09
GN008	0.29
GN009	1.31
GN011	30.59
Promedio	7.246
Desviación Promedio	7.0012
MAX	30.59
MIN	0.26
Mediana	2.47

Tabla 2. Latencia (en min) de construcción de nido de cada individuo de Clothoda longicauda, y estadísticas descriptivas.

INDIVIDUO	LATENCIA (MIN)
CL001	2.0425
CL002	1.6765
CL003	11.4278
CL004	5.164
CL005	3.136166667
CL006	0.2642
CL007	47.946
CL008	
Promedio	10.2367381
Desviación Promedio	11.11437823
MAX	47.946
MIN	0.2642
Mediana	3.136166667

Figura 1. Actividad comportamental durante un episodio de construcción de domicilio en función del tiempo, hembras Clothoda longicauda (CL). El número indica el número de cada hembra observada.

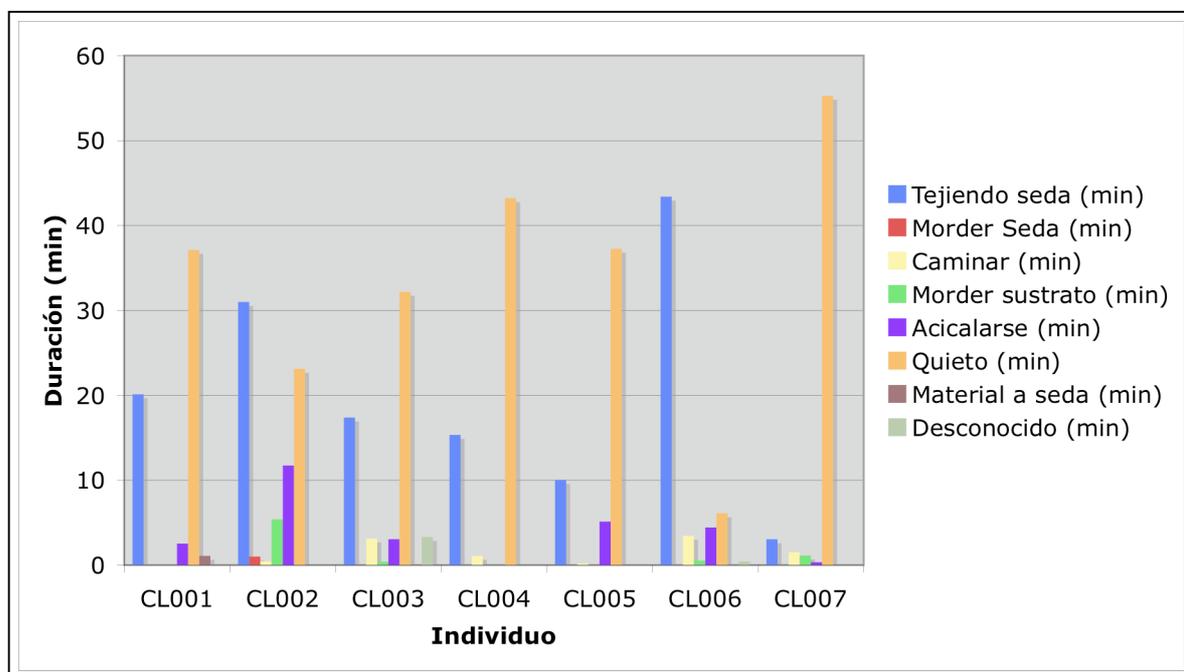


Figura 2. Actividad comportamental durante un episodio de construcción de domicilio en función del tiempo, hembras Gibocercus napoe (GN). El número indica el número de cada hembra observada.

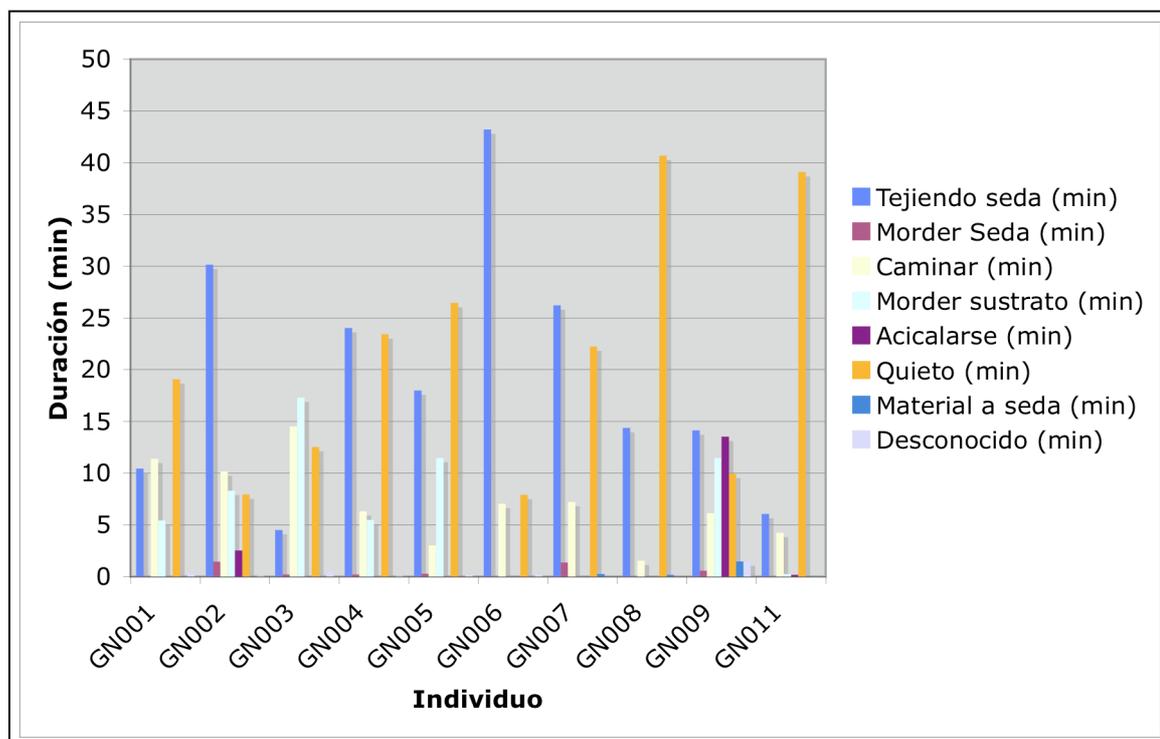


Figura 3. Regresión bi-variada entre la duración del comportamiento Caminar y la longitud (en cm) de Gibocercus napoe ($p= 0.0012$).

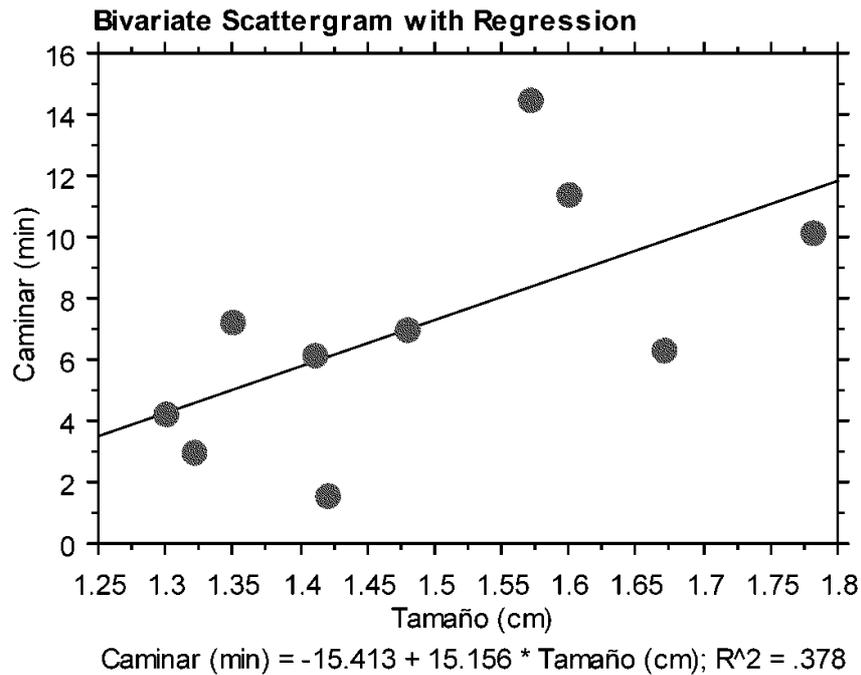


Figura 4. Regresión bi-variada entre la duración del comportamiento Tejer y la longitud (en cm) de Gibocercus napoe ($p= 0.0011$).

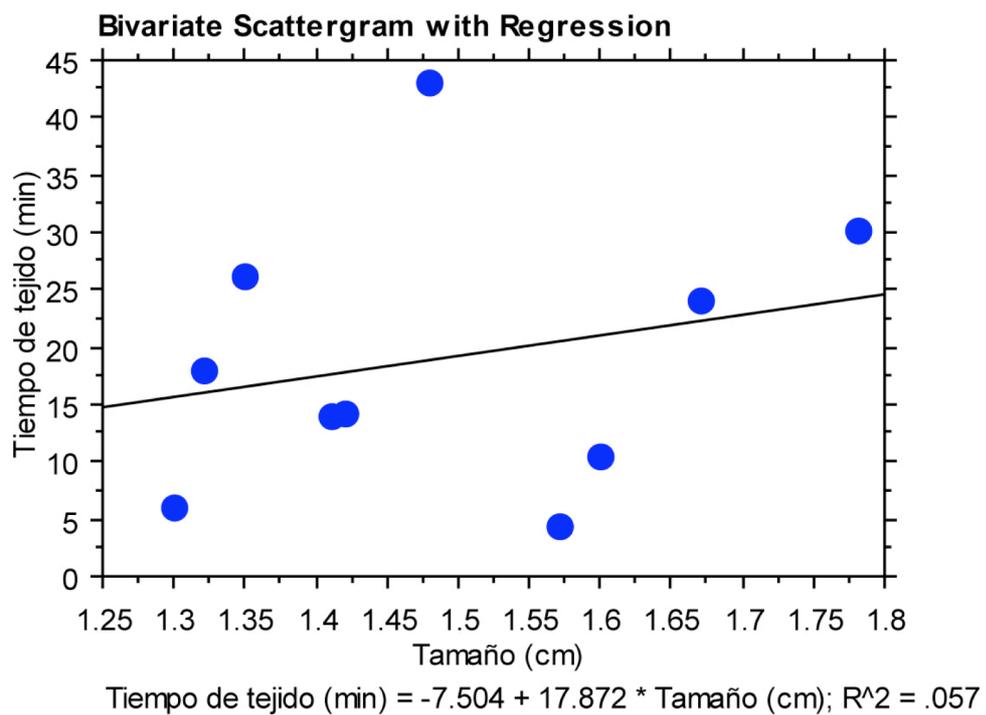


Figura 5. Regresión bi-variada entre tiempo Quieto y tamaño de Gibocercus napoe ($p= 0.0006$).

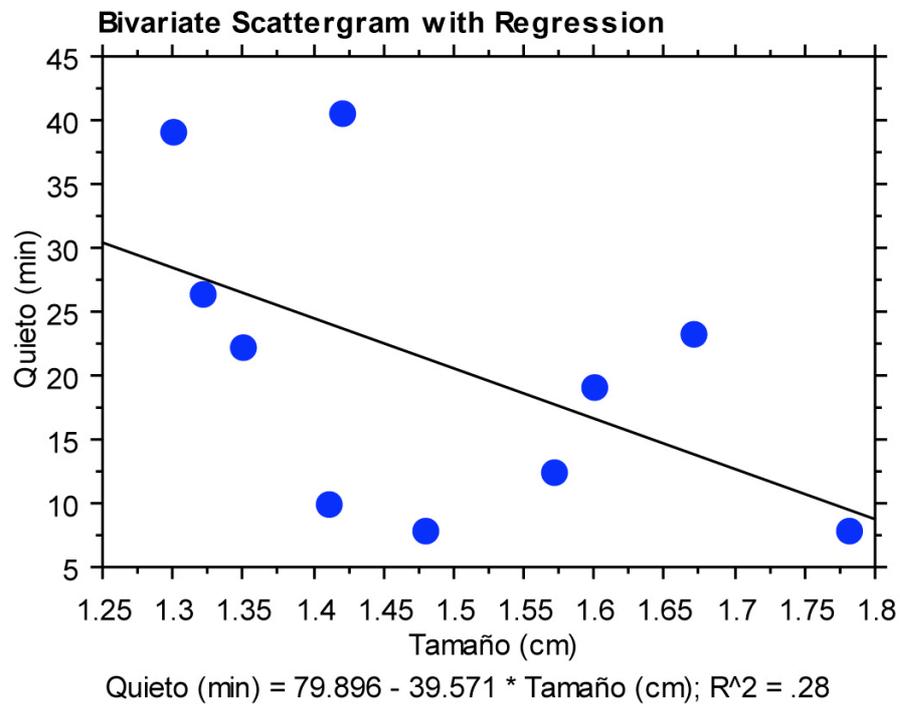


Figura 6. Regresión bi-variada entre tiempo Morder Sustrato y tamaño de Gibocercus napoe ($p= 0.0436$).

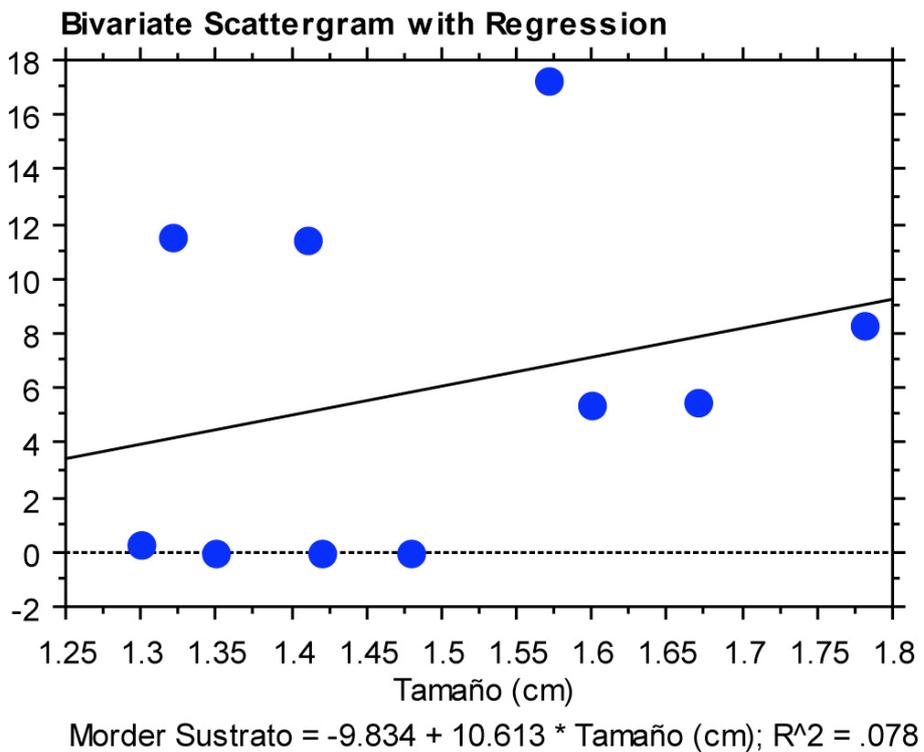


Figura 7. Regresión bi-variada entre tiempo Caminar y tamaño de Clothoda longicauda ($p= 0.3843$).

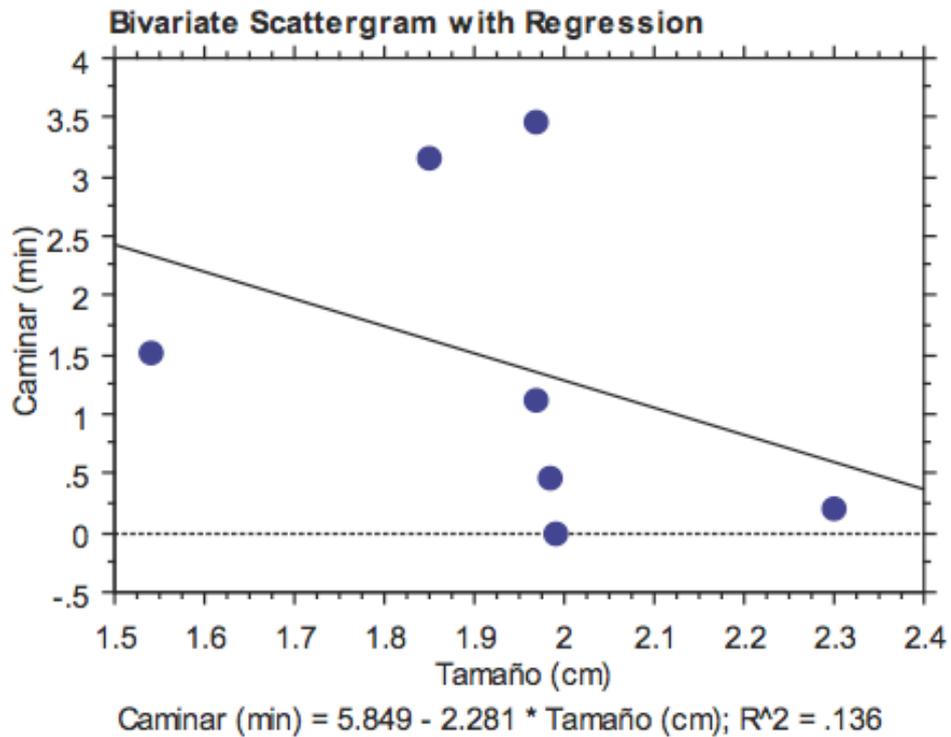


Figura 8. Regresión bi-variada entre tiempo Tejer y tamaño de Clothoda longicauda ($p= 0.0117$).

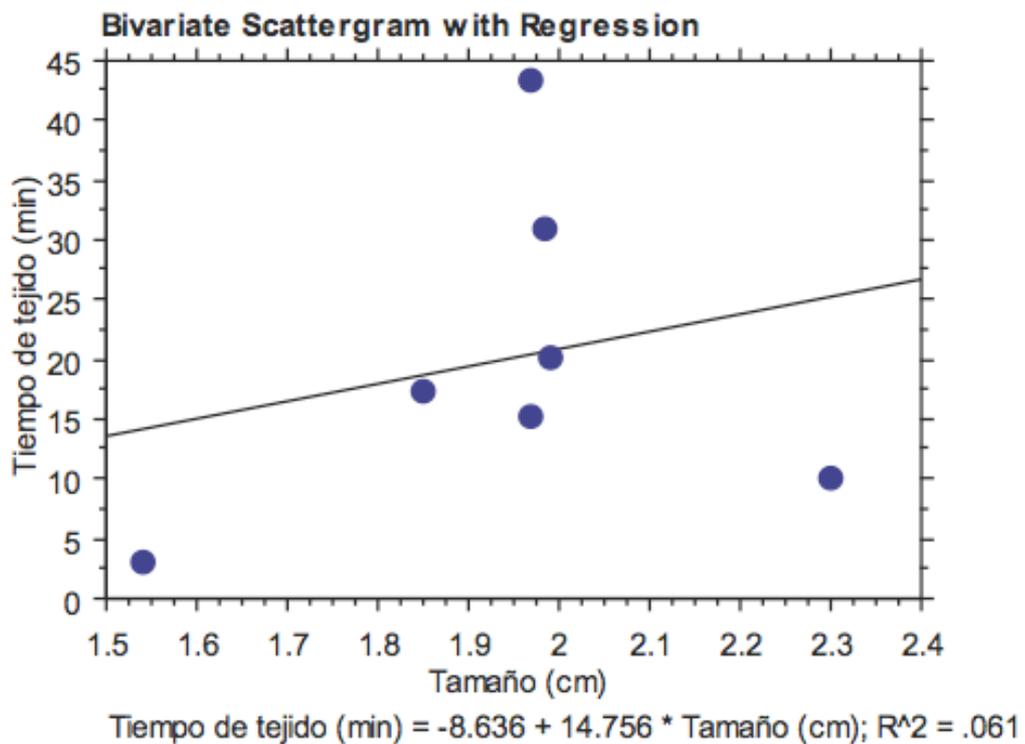


Figura 9. Regresión bi-variada entre tiempo Quieto y tamaño de Clothoda longicauda ($p= 0.0018$).

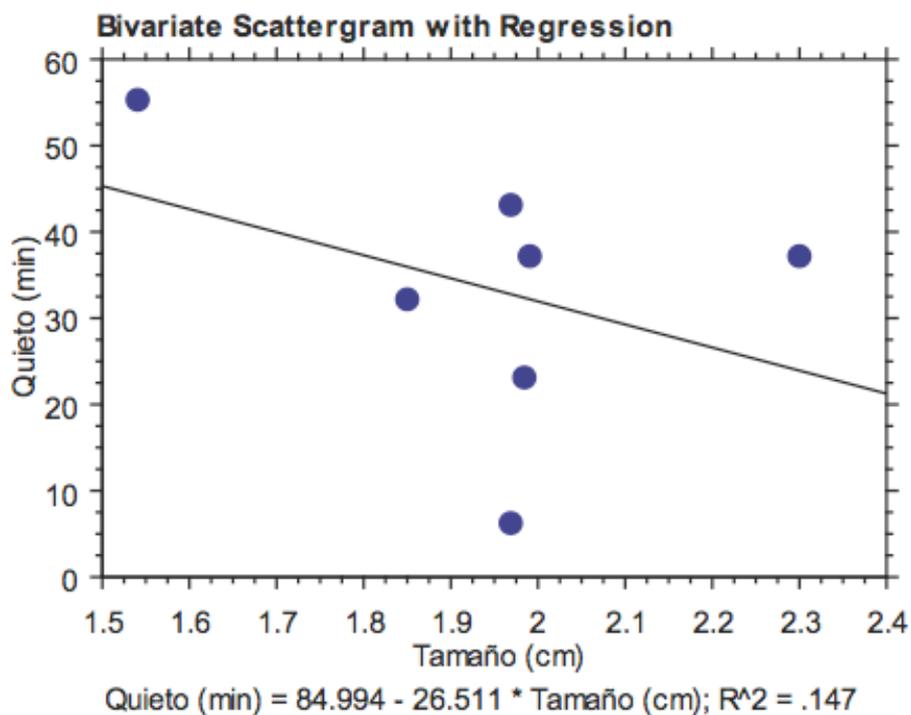


Figura 10. Regresión bi-variada entre tiempo Morder Sustrato y tamaño de Clothoda longicauda ($p= 0.2855$).

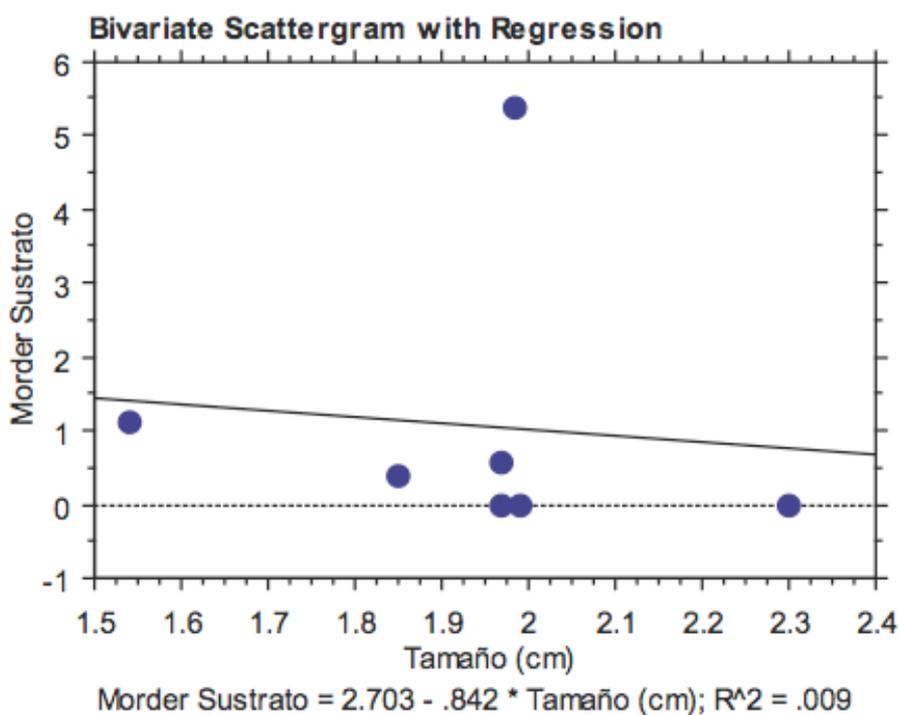


Figura 11 a. Domicilio de Gibocercus napoe en un tronco de Inga insignis, sin material añadido a la seda.

Figura 11 b. Domicilio de Clothoda longicauda, las flechas indican corteza macerada añadida a la seda. Los domicilios tenían 30 días en estas imágenes.



Figura 12 a. Luego de 95 días se removió el domicilio de *Gibocercus napoe* del tronco de *Inga insignis*, notar la corteza intacta bajo el lugar donde estaba el domicilio (indicado con el círculo).

Figura 12 b. Luego de 95 días se removió el domicilio de *Clothoda longicauda* en la foto, indicado con flechas, se puede observar un despejado del material de corteza. Se asume que el material fue removido por las hembras para mimetizar la seda.

