

UNIVERSIDAD FEDERAL DE LA INTEGRACIÓN LATINO-AMERICANA  
INSTITUTO LATINO AMERICANO DE CIENCIAS DE LA VIDA Y DE LA  
NATURALEZA

CECILIO LUIS CORREA PÉREZ

**RELACIÓN SEÑAL/RUIDO Y NIVELES DE DEPREDACIÓN POR AVES EN DOS  
MODELOS ARTIFICIALES DE ORUGAS DE MARIPOSAS (LEPIDÓPTERA)**

FOZ DE IGUAZÚ – PR  
2017

CECILIO LUIS CORREA PÉREZ

**RELACIÓN SEÑAL/RUIDO Y NIVELES DE DEPREDACIÓN EN DOS MODELOS  
ARTIFICIALES DE ORUGAS DE MARIPOSAS (LEPIDÓPTERA)**

Trabajo de Conclusión de Curso presentado al Instituto Latinoamericano de Ciencias de la Vida y de la Naturaleza de la Universidad Federal de la Integración Latinoamericana, como requisito parcial para la obtención del título de Licenciado en Ciencias Biológicas – Ecología y Biodiversidad.

**Orientador:** Prof. Dr. Luiz Roberto Ribeiro Faria Jr.

CECILIO LUIS CORREA PÉREZ

**RELACIÓN SEÑAL/RUIDO Y NIVELES DE PREDACIÓN EN DOS MODELOS  
ARTIFICIALES DE ORUGAS DE MARIPOSAS (LEPIDOPTERA)**

Trabajo de Conclusión de Curso presentado al Instituto Latinoamericano de Ciencias de la Vida y de la Naturaleza de la Universidad Federal de la Integración Latinoamericana, como requisito parcial para la obtención del título de Licenciado en Ciencias Biológicas – Ecología y Biodiversidad.

Aprobado en           , de           de           .

**BANCA EXAMINADORA:**

---

**Prof. Dr. Luiz Roberto Ribeiro Faria Jr.**

**Universidad Federal de la Integración Latino-americana**

**Orientador**

---

**Prof. Dr. Alexandre Vogliotti**

**Universidad Federal de la Integración Latino-americana**

**Examinador**

---

**Prof. Dr. Fernando César Vieira Zanella**

**Universidad Federal de la Integración Latino-americana**

**Examinador**

*“... Aprende-se a resistir porque não resistir é entregar o mundo na mão deles, e eles são menos que nada.*

*Resistir significa simplesmente mostrar a que veio, e quanto pior a disputa, mais prazerosa é a vitória....*

*...Para resistir é preciso um pouco de sorte, algum conhecimento e um razoável senso de humor, porque os insensíveis se tornaram mais insensíveis, os fortes mais fortes, os que tinham coragem menos corajosos e tudo que nos resta é considerar o jeito que o elefante fica em silêncio na floresta esperando para morrer, o jeito que o homem fracassa de novo e de novo e de novo, o jeito que o padre esquece suas preces, o jeito que o amor pode se tornar uma loucura, ou o jeito que a chuva fria penetra no túmulo de Mozart.*

*Apesar disso e de tantas outras coisas é que finalmente se aprende a resistir... ”*

(Charles Bukowski – “As nossas vidas um buquê de sangue”).

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco a mi orientador el Profesor Luiz Roberto Ribeiro Faria Jr. por las enseñanzas, apoyo, conocimientos compartidos y amistad en el transcurso mi jornada universitaria.

A la Profesora Danúbia Frasson Furtado por los años de orientación y las oportunidades proporcionadas en el ámbito académico, así también por la atención, preocupación, consejos y amistad brindados.

De forma general a todos los profesores y compañeros de graduación por sus valiosas enseñanzas, paciencia y momentos compartidos durante estos años.

Agradezco especialmente a mis amigos Jhonatan de Almeida, Beatriz Arcain, Gustavo Carvalho, Ricardo Monsores, Flavia Braga, Belén Reguera, Fernanda Hussni, Katherine Bombi y Pedro Delfino por la paciencia, momentos compartidos, convivencia y amistad diarias durante todo este tiempo, que hicieron de esta travesía algo más llevadero, grato y divertido.

Agradezco también a toda mi familia por el constate apoyo y comprometimiento en hacer lo posible para que yo consiga alcanzar mis metas, objetivos y para que continuase desarrollando mis conocimientos.

A todos ellos, mis más grandes y sinceros agradecimientos.

## RESUMEN

La visibilidad de los diversos patrones de coloración de un determinado organismo se ve afectada no apenas por las características inherentes del patrón, sino también, por ejemplo, por el plano de fondo ambiental. Las interacciones entre presas y sus depredadores pueden llevar a diferentes mecanismos de evitación/reconocimiento o estrategias que maximicen la sobrevivencia de las presas, entre aquellas asociadas a la coloración de los organismos se encuentran: la coloración críptica y aposemática. Ambas estrategias se relacionan con la selección del hábitat, ya que el grado de conspicuidad de los organismos dependerá del color y características del ambiente seleccionado. En este contexto, la efectividad de las estrategias anti-depredatorias puede ser desglosada en dos componentes, la señal emitida (S) y el ruido de fondo (N). El “Efecto Waldo” se basa en la diferencia resultante en la percepción de una misma intensidad de señal presentada en distintos niveles de ruido (variaciones en la relación S/N únicamente por alteración en el ruido de fondo). Abordamos las predicciones del Efecto Waldo al presentar dos modelos de presas artificiales, que imitan orugas del orden Lepidóptera con distintas estrategias de coloración tradicionalmente asumidas como “críptico” y “aposemático”. El objetivo fue intentar responder si la hipótesis propuesta por el Efecto Waldo describe un efecto real y si es aplicable a un modelo de orugas de masas, describir la relación existente entre la señal expresada por los organismos y el ruido de fondo ambiental, y determinar el grado de influencia que genera la heterogeneidad del hábitat, en la delimitación y efectividad de las estrategias de defensa ligadas a la coloración. Fue encontrado que, para ambos modelos de presas artificiales utilizadas, las mayores tasas de depredación se encontraban en niveles intermediarios de la relación S/N, pudiendo dar algún soporte a nuestra hipótesis y lo propuesto por el modelo teórico del Efecto Waldo, proporcionando de esta manera evidencia empírica para el mismo y demostrando que el ambiente o fondo posee un efecto significativo en las tasas de depredación dentro de los modelos testados.

## LISTA DE FIGURAS

Oruga de <i>Caligo illioneus</i> , en su penúltimo instar, largo de 65 mm.....	18
Oruga de <i>Danaus gilippus</i> .....	18
Presas artificiales de masa que simulan orugas de: <i>Caligo illioneus</i> y <i>Danaus gilippus</i> .....	20
Tramas con el padrón de tablero de ajedrez que fueron pegadas a las plataformas terminadas.....	20
Plataformas de los siete tratamientos colocadas en las ramas de los árboles.....	21
Oruga colocada y pegada en el centro de la plataforma.....	22
Cantidad de ataques por aves a tratamientos, para los siete tratamientos presentados con la presa del modelo CI.....	25
Cantidad de marcas de ataques registrados en las presas artificiales realizados por aves en cada tratamiento para el modelo CI.....	25
Bx plot-jitterplot presentando el número de ataques registrados en las presas artificiales realizados por aves en cada tratamiento para el modelo CI.....	26
Cantidad de ataques por aves a tratamientos, para los siete tratamientos presentados con la presa del modelo DG.....	27
Cantidad de marcas de ataques registrados en las presas artificiales realizados por aves en cada tratamiento para el modelo DG.....	28
Bx plot-jitterplot presentando el número de ataques registrados en las presas artificiales realizados por aves en cada tratamiento para el modelo DG.....	29

## LISTA DE TABLAS

Matriz triangular con los valores del test de Wilcoxon para los tratamientos con presas del modelo CI. *=Valores significativos para un $p < 0.05$ .....	26
Matriz triangular con los valores del test de Wilcoxon para los tratamientos con presas del modelo DG. *=Valores significativos para un $p < 0.05$ .....	28



## SUMARIO

<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	09
1.1 Estrategias anti-depredación: aposematismo y crípsis.....	10
1.2 Sistemas de comunicación animal: señal, receptor, ruido de fondo y sus interacciones.	11
1.3 Efecto Waldo.....	12
1.4 Modelo de estudio.....	14
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	16
2.1 Objetivo general.....	16
2.2 Objetivos específicos.....	16
<b>3. MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	17
3.1 Organismos modelo.....	17
3.2 Área de estudio.....	19
3.3 Elaboración de la presa artificial.....	19
3.4 Diseño experimental y presentación de las presas artificiales en campo.....	20
3.5 Análisis de datos.....	23
<b>4 RESULTADOS</b> .....	24
4.1 Modelo <i>Caligo illioneus</i> (CI).....	24
4.2 Modelo <i>Danaus gilippus</i> (DG).....	26
<b>5 DISCUSIÓN</b> .....	29
5.1 Modelo CI.....	30
5.2 Modelo DG.....	32
<b>6 CONCLUSIÓN</b> .....	35
<b>7 REFERENCIAS</b> .....	36

## 1. INTRODUCCIÓN

Existe una diversidad de especies inmensa y parte de esta enorme variación es el resultado de la diversidad de señales visuales, sonoras, comportamentales, etc. que son utilizadas en las diversas formas de comunicación, incluyendo el cortejo y atracción de potenciales compañeros, manutención y defensa de territorio, cohesión de grupos y estrategias que visan minimizar la depredación (BARBER, 2012).

De entre las diversas características que son encontradas en los animales, la coloración y sus muchos patrones fueron y son un tema fascinante y todavía estudiado. La coloración animal y sus patrones representan importantes atributos de las poblaciones en sus ambientes naturales. De entre sus principales funciones ecológicas, están la termorregulación, la evasión a la depredación y las relacionadas a la comunicación inter e intraespecífica (WALDBAUER, 1988; DEJONG & BRAKEFIELD, 1998; WILSON et al., 2001), así también otras como protección contra rayos ultravioletas y camuflaje (JOHNSEN & WIDDER, 2001; SAZIMA, 2002).

Varios autores (GUILFORD, 1990; GUILFORD & DAWKINS, 1991; RUXTON et al., 2004) han sugerido que señales visuales, en especial las de advertencia, poseen varias funciones posibles, tales como promover la detección, la discriminación o incluso el aprendizaje y memoria de potenciales depredadores.

Aspectos como la visibilidad de los diversos patrones de coloración de un determinado organismo se ven afectadas no apenas por las características inherentes del patrón, sino también por otros como la capacidad de visión de sus predadores, táctica de caza, el comportamiento de las presas y el plano de fondo ambiental (ENDLER, 1978). Siendo que, en ambientes naturales, existen diversos requisitos exigidos para la sobrevivencia y reproducción de los seres vivos, estas funciones y variables pueden trabajar en conjunto para la fijación o cambio de los patrones de coloración (SPEED & RUXTON, 2005; RATCLIFFE & NYDAM, 2008; RUXTON et al., 2008).

Existen varios estudios realizados en este campo, sin embargo, la influencia de la selección impuesta por depredadores guiados visualmente sobre la evolución y direccionamiento de los patrones de coloración animal, sus dinámicas dentro de las poblaciones y sus posibles orígenes (ENDLER, 1986, 1992) siguen siendo una vívida línea de investigación dentro de la biología evolutiva.

### **1.1 Estrategias anti-depredación: aposematismo y cripsis**

Las interacciones entre presas y sus depredadores pueden llevar a diferentes mecanismos de evitación y reconocimiento o estrategias que maximicen la sobrevivencia de las presas, entre aquellas asociadas a la coloración de los organismos se encuentran: la coloración críptica y aposemática (ENDLER, 1988).

El aposematismo es un término propuesto por Poulton (1890), fuertemente ligado a la coloración, indicando principalmente la combinación entre señales de advertencia y defensas secundarias, con el fin de informar a los enemigos el potencial de defensa de la presa y advertir por medio de colores, estructuras o señales, sobre su impalatabilidad, de modo a facilitar el aprendizaje de aversión a esa presa en específico (WALLACE, 1867; ENDLER, 1988; RUXTON et al., 2004). Estas señales de advertencia pueden ser reconocidas por potenciales depredadores que, de forma innata (SMITH, 1975) o por aprendizaje (ENDLER, 1988; RUXTON et al., 2004), evitan realizar el ataque, aumentando las probabilidades de que las presas potenciales sobrevivan (EDMUNDS, 1974).

Poulton (1890) sugirió que las señales de advertencia podrían haber surgido a partir de señalizaciones sociales o, en algunos casos, de selección sexual. Según Ruxton et al. (2004) el aposematismo resultó de un proceso evolutivo donde animales con defensas químicas pasaron a tener una coloración vistosa, ganando ventaja por alertar a sus posibles depredadores sobre su impalatabilidad.

En el caso de la coloración críptica, ésta generalmente es una estrategia de los animales palatables, que combinan su color, patrón, forma o composición química del tegumento con el de sus alrededores, con el fin de asemejarse al ambiente y ser menos perceptibles a sus depredadores (EDMUNDS, 1974; STEVENS & MERILAITA, 2009).

Ambas estrategias se relacionan con la selección del hábitat, ya que el grado de conspicuidad de los organismos dependerá del color y características del ambiente seleccionado (EDMUNDS, 1974). La selección de un hábitat para un determinado organismo puede ser definida como un proceso comportamental por el cual elige un hábitat particular que aumente sus probabilidades de sobrevivencia y reproducción (STAMPS, 2009). Los varios factores que condicionan la selección de un hábitat por un organismo pueden estar relacionados a la disponibilidad de refugio, alimento, a la posibilidad de encontrar una pareja, a la competición inter e intraespecífica y a la presencia de depredadores (BEGON et al., 2006; STAMPS, 2009). Además de las influencias en la elección del hábitat, la presión de depredación puede inducir cambios fenotípicos que pueden ser morfológicos, fisiológicos e incluso comportamentales (EDMUNDS, 1974; BUSKIRK, 2000; SCHMIDT & AMÉZQUITA, 2001).

Según Endler (1992) el comportamiento de señalización adoptado por un determinado organismo o grupo de organismos puede afectar en la elección general del micro-hábitat. Si una especie pasa gran parte de su tiempo en un micro-hábitat particular y emite señales bajo ciertas condiciones específicas, el sistema sensorial puede adaptarse a las condiciones ofrecidas en ese medio. También sostiene que existen varias pruebas de que los sistemas sensoriales han evolucionado para “sintonizarse” o coincidir con las características promedio propias del medio, y bajo esta perspectiva los organismos pueden optimizar la “sintonía” tanto modificando las señales que emiten, así como “eligiendo” ambientes o locales que coincidan mejor con sus estrategias.

Según lo expuesto, bajo la perspectiva de Pie (2005) y el modelo sensorial propuesto por Endler (1992), el mecanismo por detrás de estas estrategias puede desglosarse en dos términos: el color y patrón de coloración de los organismos, entendido como “señal” (S); y el ambiente o fondo, entendido como “ruido” (N), siendo éste la interferencia o nivel de degradación sobre las señales y que es provocado por el entorno. De esta forma las estrategias de cripsis y aposematismo pueden ser consideradas como dependientes del balance de la relación señal y ruido (S/N), donde es esperado que los animales con estas estrategias evolucionen en pro a optimizar una u otra (ENDLER, 1992), o incluso adquirir la cualidad de ser intercambiables, como lo propuesto por el Efecto Waldo (PIE, 2015; ver abajo) en función de cuan visualmente ruidoso/heterogéneo o conspicuo/simple pueda ser el ambiente o entorno que elijan o se encuentren insertos (JEFFRIES & LAWTON, 1984).

## **1.2 Sistemas de comunicación animal: señal, receptor, ruido de fondo y sus interacciones**

Las señales pueden ser entendidas como siendo cambios en el entorno y que son causados por un individuo (el emisor) y pueden transmitir información a otro (el receptor) (CAMPOS, 2004). Los mecanismos receptores probablemente evolucionan de forma a aumentar la eficiencia y la fiabilidad de la información que es recibida, mientras que las señales probablemente evolucionan en pro de maximizar la eficacia y la confiabilidad de la información repasada (ENDLER, 1992). En muchos casos los intereses del receptor y del emisor no necesariamente coinciden, esto incluso dentro de las especies (DAWKINS & KREBS, 1978; WAGNER, 1992).

La selección natural favorece las señales, receptores y comportamientos de señalización que optimicen la señal emitida y recibida en relación al ruido de fondo y así minimizar su degradación. Las condiciones durante la transmisión y detección de las señales pueden afectar la calidad y efectividad de las señales recibidas (ENDLER, 1992). Así, en un medio ambiente

que es espacialmente y temporalmente heterogéneo, las propiedades físicas del medio afectan las tasas de atenuación y degradación de las señales (WILEY & RICHARDS, 1982; RYAN, 1985, 1988; ENDLER, 1986, 1990).

Por lo tanto, la eficacia de una determinada señal dependerá de la forma de la señal, el diseño del receptor y el comportamiento, lo que determina las condiciones ambientales durante la transmisión (ENDLER, 1992). La dirección de la evolución conjunta de señales, receptores y comportamiento de señalización según Endler (1992), se ve afectada por la física ambiental, la biofísica y la neurobiología; y los procesos que conducen esta dirección de la evolución los denomina vagamente como “impulso sensorial”. Esto sugiere que los sistemas sensoriales y las condiciones sensoriales “impulsan” la evolución en direcciones particulares (ENDLER, 1988).

Muchos animales no emiten una señal continua, más bien, la transmiten en determinadas estaciones y/o dentro de hábitats o micro-hábitats particulares; esto se debe al efecto de la necesidad de asegurar un conjunto específico de condiciones para asegurar la transmisión. Para una dada especie, con una determinada señal, esta última, muchas veces puede ser transmitida con efectividad únicamente en ciertos momentos y/o lugares (ENDLER, 1992).

Las señales que son emitidas, de un modo general, deben evolucionar de tal forma a encontrar la relación de señal/ruido (S/N) adecuada, teniendo en cuenta las condiciones en que se envían y se reciben (ENDLER, 1978). Una de las maneras más simples de lograr esto es la apuntada por Capranica & Moffat (1983), que consiste en aumentar la intensidad o amplitud de la señal. Así como una señal es dada contra el ruido de fondo (intenso o leve), la señal real vendría a ser aquella resultante entre la señal emitida y el “agujero” que provoca el ruido de fondo en la misma (ENDLER, 1978). Por ejemplo, los animales negros u oscuros contra fondos blancos o brillantes, este tipo de contraste entre la señal y el ruido de fondo puede ser utilizado por los posibles depredadores para discriminar una potencial presa. Sin embargo, la diferencia entre el patrón de luz enviado por un animal y el resultante del contraste visual entre el animal y el fondo ilustra que se debe tener un cierto cuidado con lo que se entiende por “señal”, ya que la misma es dependiente de un contexto (ENDLER, 1986, 1990).

### **1.3 Efecto Waldo**

Las varias obras de Endler (1978, 1986, 1988, 1992) proporcionan un marco que puede ser utilizado para el reconocimiento de estrategias y mecanismos de defensa y los posibles escenarios que las moldearon. De entre sus ideas surgió que la variación en las estrategias anti-depredación podría considerarse en términos de las relaciones señal-ruido (S/N, del inglés *Signal/ Noise*). Según Pie (2005) este modelo sensorial desarrollado por Endler (1992, 1993)

podría aplicarse al contexto de las interacciones presa-depredador, ya que una vez que las estrategias de defensa pueden describirse en términos de la relación S/N, los organismos pueden evolucionar hacia estrategias que visen minimizar (ejemplo: coloración críptica) o maximizar (ejemplo: coloración aposemática) dicha relación.

En este contexto, la efectividad de las estrategias anti-depredatorias puede ser desglosada en dos componentes, la señal emitida y el ruido de fondo. Por lo general, los organismos poseen mayor control sobre el primero de los componentes, ya que el ruido ambiental o de fondo es independiente de su presencia, es más, el componente ruido puede variar según las diferencias en la heterogeneidad del hábitat (PIE, 2015). Por ejemplo, ambientes más sencillos proporcionarían menos ruido de fondo que ambientes altamente heterogéneos.

Una vez que asumimos esta idea, es esperado que el ruido de fondo aumente en función de la heterogeneidad del hábitat y viceversa (PIE, 2015). En este sentido, para una misma cantidad de señal son esperados distintos valores de la relación S/N para ambientes con niveles distintos de heterogeneidad ambiental. Cabe resaltar que el nivel de heterogeneidad de un hábitat depende en gran medida de factores tales como la escala (GARCÍA, 2006) y el sistema sensorial de los organismos (ENDLER, 1992).

Esta relación S/N fue apodada por Pie (2015) como “Efecto Waldo”, el cual remite al personaje del libro de dibujos animados de Martin Handford (1997), donde el personaje era presentado con las mismas características físicas y vistiendo siempre el mismo atuendo con franjas blancas y rojas (misma cantidad de señal) en las más diversas situaciones y escenarios. De esta forma, la detección del personaje por parte del lector se veía facilitada o dificultada de acuerdo con la situación o entorno de fondo (cantidades variables de ruido) en el que era representado, análogamente estas situaciones proporcionarían diferentes valores de S/N.

Bajo el referencial teórico del Efecto Waldo es esperado entonces, que las mayores tasas de predación sean encontradas en situaciones donde el balance de S/N sea intermediario. En un caso donde la cantidad de señal sea muy alta frente al ruido de fondo, la presa acabaría siendo evitada por ser muy conspicua (aposemática) y, contrariamente, en situaciones donde el balance S/N fuese muy bajo, de forma que la señal acabaría perdiéndose en medio del ruido, los niveles de predación también serían menores (la presa no sería encontrada, situaciones de crípsis).

La existencia de niveles tan distintos de S/N en hábitat naturales próximos llevan a pensar en algo parecido a un “espacio libre del enemigo” (JEFFRIES & LAWTON, 1984), es decir, un espacio donde la efectividad de la estrategia anti-depredación adoptada sea optimizada. De modo que una especie determinada, puede adquirir la cualidad de ser críptica o

aposemática en función de cuán visualmente ruidoso/heterogéneo o conspicuo/simple sea el fondo o medio en donde se encuentra inserto (JEFFRIES & LAWTON, 1984).

#### 1.4 Modelo de estudio

Varios trabajos (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; REMMEL et al., 2009; MAPPE et al., 2014; KOH & MENGE, 2006; ROWLAND et al., 2008; FERRANTE, LO CACCIATO & LÖVEI, 2014) que intentaron responder preguntas relacionadas a la depredación o a las estrategias de coloración animal han optado por utilizar modelos de insectos y más específicamente modelos de orugas de insectos, mostrándose satisfactorios en alcance de sus resultados. La depredación es una fuente importante de mortalidad de larvas de distintos insectos herbívoros (CORNELL & HAWKINS, 1995) y puede afectar la evolución de los rasgos de los insectos, como el tamaño, la adquisición de defensas directas o indirectas y el comportamiento (NISHIDA, 2002; SINGER et al., 2014).

En el caso de las orugas de insectos, los artrópodos se muestran como sus principales depredadores en los bosques tropicales (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; FLOREN et al., 2002; EWERS et al., 2015), mientras que en regiones tropicales montañosas y templadas, las aves se presentan como depredadores dominantes de las orugas (REMMEL et al., 2009; DROZDOVÁ et al., 2013; MAPPE et al., 2014; KRISTIN & PATOCKA, 1997), especialmente durante la temporada de cría, cuando la proporción de orugas en la dieta de los polluelos puede superar el 90% (SEKI & TAKANO, 1998). Van Bael et al. (2003) encontraron que las aves son relativamente poco importantes en las regiones de sotobosques tropicales a diferencia de los artrópodos y que las aves cazan principalmente de forma visual, en contraste a los depredadores artrópodos, para los cuales pistas químicas desprendidas por las orugas son más importantes.

Las orugas evitan la depredación de dos maneras: defensas físicas y/o químicas (WHELAN et al., 1989; PETSCHENKA & AGRAWAL, 2015) y camuflaje (BABER, 2012). Muchas especies de orugas se encuentran cubiertas con “espinas” o pelos urticantes que desalientan a sus principales depredadores de comerlas (WHELAN et al., 1989). Otras contienen sustancias químicas tóxicas que hacen que sus predadores enfermen, estos productos químicos tóxicos son generalmente producidos por las plantas hospederas de las orugas y que las mismas secuestran de forma a que se incorporen y concentren dentro de sus cuerpos (BARBER, 2012). Un caso conocido es el de la mariposa monarca (*Danaus plexippus*, Linnaeus, 1758), cuyas orugas secuestran un tipo de alcaloide venenoso, los denominados glucósidos cardíacos, que provocan el vómito en aves. Esta estrategia también viene

acompañada de patrones audaces y coloridos para advertir a los posibles depredadores que las eviten (BROWER et al., 1968; PETSCHENKA & AGRAWAL, 2015).

Las orugas camufladas usan patrones de coloración que les permiten mezclarse con hojas, ramas u otros fondos con el fin de pasar desapercibidas por los predadores. Algunas especies marrones y grises descansan sobre las ramas y se extienden para imitar hábilmente pequeñas ramas, otras se muestran moteadas en verde o marrón y se disponen a lo largo de los bordes de las hojas que han estado comiendo con el propósito de asemejarte a partes necrosadas de la misma hoja o incluso a excremento de otros organismos (BARBER, 2012).

Dentro de lo expuesto, un método que se utiliza de modelos de orugas de insectos reales y las interacciones de depredación sobre los mismos, bastante utilizado y que se ha mostrado suficientemente fiel es el conocido como “Oruga Centinela”, que permite, a través de la interpretación del daño infringido a orugas ficticias, obtener conocimiento sobre la depredación de insectos (HITCHCOCK, 2004; REMMEL & TAMMARU, 2009; LOW et al., 2014; HOWE et al., 2015). Las presas de pastelería o presas artificiales han sido utilizadas en una serie de estudios experimentales que buscan investigar el papel de la depredación selectiva en la evolución de los patrones de coloración animal (ALLEN et al., 1998; THOMAS et al., 2003; ROWLAND et al., 2008).

Este enfoque consiste en la creación de orugas o presas artificiales a partir de materiales maleables y que no endurecen, usualmente modeladas con arcilla (KOH & MENGE, 2006; POSA et al., 2007) o masa (SPEED et al., 2005; ROWLAND et al., 2008), y desplegarlas en campo, para luego inferir la predación que sufren a través de las impresiones dejadas en los modelos utilizados (HITCHCOCK, 2004; REMMEL & TAMMARU, 2009). Sin embargo, todavía faltan informaciones sobre hasta qué punto estos estudios reflejan los niveles reales de depredación y la importancia relativa de los detalles metodológicos (SAM et al., 2015). Por ejemplo, un inconveniente intrínseco a la presa artificial puede aparecer en estudios que usan esta metodología, el cual es que las presas no se “comportan”, o, más bien, se comportan de una manera fija. La selección impuesta por los depredadores orientados visualmente no actúa necesariamente y únicamente sobre la coloración de las presas, sino que el valor de protección de un patrón de coloración se determina de forma interactiva con otros rasgos (BRODIE, 1992; FORSMAN, 1995; FORSMAN & APPELQVIST, 1998).

Aquí abordamos el tema de estudio al presentar dos modelos de presas artificiales, que imitan orugas del orden Lepidóptera con distintas estrategias de coloración, donde tradicionalmente y asumido *a priori*, un modelo se adjudica la característica de ser “críptico” y el otro de ser “aposemático, expuestas sobre superficies artificiales montadas en las ramas de



los árboles, de tal manera que estuvieran expuestas a la depredación por aves e insectos de vida libre en condiciones naturales.

Dentro del marco expuesto, el objetivo de este trabajo será responder si la hipótesis propuesta por el Efecto Waldo describe un efecto real y si es aplicable a un modelo de orugas de masas que proporcione informaciones relevantes sobre la relación existente entre la señal expresada por los organismos y el ruido de fondo o ambiental (S/N). Con el fin de determinar el grado de influencia que genera la heterogeneidad del hábitat y las características ambientales en la delimitación y efectividad de las estrategias de defensa ligadas a la coloración. Así también si los organismos pueden caracterizarse como crípticos o aposemáticos simplemente en función del hábitat y los correspondientes niveles de ruido de fondo.

Es esperado que niveles intermedios de la relación S/N en ambos modelos de organismos considerados dentro de un modelo de presas artificiales, presenten mayores niveles de depredación. De este modo presas que en relación al medio expuesto son consideradas aposemáticas o crípticas sufrirán menos ataques por parte de los depredadores, en contraposición, presas que se encuentren en posiciones/niveles intermedios dentro de este gradiente de coloración presa-medio sufrirán ataques más frecuentemente. Así también, para los resultados que serán obtenidos la expectativa es la misma en ambos modelos, ya que los mismos fueron determinados inicialmente en base a lo tradicionalmente asumido como “críptico” y/o “aposemático”.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1 Objetivo general**

El objetivo general de este trabajo es testear empíricamente la predicción de que la depredación por aves sería mayor en niveles intermedios de la relación S/N, como descrito por el Efecto Waldo a través de dos modelos de orugas de masa.

### **2.3 Objetivos específicos**

- Describir la relevancia del plano de fondo (o medio circundante) para la determinación de la condición aposemática o críptica.
- Analizar el efecto de la heterogeneidad del fondo (ambiente) sobre las tasas de depredación.

### 3. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1 Organismos modelos

En el trabajo han sido utilizadas como organismos modelo las fases de 4<sup>o</sup> instar, basado en el tamaño aproximado de los organismos reales para esa fase, de orugas de dos especies de mariposas presentes en la región: *Caligo illioneus* (CRAMER, 1775) y *Danaus gilippus* (CRAMER, 1775). El levantamiento realizado por Núñez (2009) muestra que ambas especies se encuentran presentes en la región de la realización del estudio.

*Caligo illioneus* es una especie comúnmente encontrada en Brasil, donde según Brown (1992) la especie está presente en Bosques Semidecíduos Mesófilos. En estos ambientes se alimentan de especies de monocotiledóneas pertenecientes a las familias Poaceae, Cyperaceae, Amaranthaceae y Heliconiaceae (SPECHT & PALUCH, 2009).

El aspecto general de las orugas es de un tono amarronado entre tonos castaño claro y oscuro con mezclas en tonos verde oliva, rosa o blanco para algunas subespecies. Varios puntos y áreas ennegrecidas que están distribuidas en todas las regiones del cuerpo. Este aspecto es semejante al que se puede observar en la fase ventral de las alas de los adultos (CASAGRANDE & MIELKE, 2000). El tórax, incluyendo las protuberantes tecas alares, son un poco más anaranjadas y nítidamente delimitadas por una línea oscura. Lateralmente, próximo a la mitad de las tecas alares, poseen dos manchas triangulares y espejadas. Varias cerdas están distribuidas por todo el cuerpo, siendo algunas mayores y más oscuras en la línea media dorsal, en el vértice y próximo a los ojos (CASAGRANDE & MIELKE, 2000) como se puede observar en la Figura 1.

*Danaus gilippus*, también conocida como mariposa reina tiene un rango de distribución geográfico que va desde los trópicos en América del Sur hasta América del Norte, ciertas partes de Asia y África (RITLAND, 1991).

Aunque su distribución se extienda desde Brasil hasta los EE.UU., la mariposa reina no realiza grandes migraciones como su pariente cercana la mariposa monarca (*Danaus plexippus*), no obstante, durante las estaciones secas emigra para regiones más altas (MCLAUGHLIN & MYERS, 1970). En los trópicos, mariposa reina se encuentra en tierras abiertas, campos, prados y ocasionalmente en pantanos (MORANZ & BROWER, 1998). Es una especie diurna y que revolotea alrededor de las áreas secas, cálidas y con vegetación baja (MYERS, 1968).

El color de las alas en la fase adulta es de un marrón oscuro. Las alas delanteras son largas y tienen un contorno triangular. Las alas posteriores son bien redondeadas y menores.

Poseen bordes negros con manchas blancas en toda la longitud de las alas (PARENTI, 1997). En la etapa de oruga, tiene una cabeza pequeña y el cuerpo es grande y cilíndrico, sin pelos y con rayas oscuras en toda su longitud, presenta tonalidades de oro, verde claro, negro y blanco (Figura 2) y la crisálida es corta, gruesa y arredondeada. (EHRlich & EHRlich, 1961).



Figura 1: Oruga de *Caligo illioneus*, en su penúltimo (4°) instar, largo de 65 mm. Colectado en Costa Rica: Alajuela Prov.: Área de Conservación Guanacaste. Fuente: <http://janzen.sas.upenn.edu/>.



Figura 2: Oruga de *Danaus gilippus*. Tequesta, FL, USA. Fuente: <http://butterfliesofamerica.com/>

La elección de estos organismos modelo pasa por cada uno presentar una estrategia anti-predatoria registrada como distinta, en el caso de *Caligo illioneus* la cripsis como método de camuflaje; y en el caso de *Danaus gilippus* el aposematismo. Ambas estrategias son asumidas a priori para los fines y objetivos del trabajo, llevando en consideración que tales características no son fijas ni inmutables en el contexto teórico del Efecto Waldo. Considerando ambas estrategias como siendo condiciones contexto dependientes (PIE, 2015); así también porque ambos son organismos que se encuentran presentes de forma natural en el área o región de realización del estudio (NÚÑEZ, 2009).

### **3.2 Área de estudio**

La localidad de realización del estudio se encuentra en la ciudad de Foz do Iguacu, Brasil, ubicada en el extremo oeste del estado de Paraná. La fitofisionomía original de la región donde se encuentra la ciudad es caracterizada como Bosque semi-decidual (IBGE, 2012). El área exacta se encuentra en el predio sede provisorio de la Universidad Federal de la Integración Latinoamericana (UNILA), un área peri-urbana, mostrándose como una interfaz entre el campo y la ciudad y con una considerable carga de infraestructura edilicia.

### **3.3 Elaboración de la presa artificial**

Fueron elaboradas dos modelos de presas artificiales de manera similar a las fabricadas por Marples et al. (1998), Wennersten & Forsman (2009) y Sam et al. (2015) que simularon orugas de mariposas de las especies *Caligo illioneus* y *Danaus gilippus*, formadas por cilindros de 1,3 centímetros de diámetro y 4,5 centímetros de longitud. Para la fabricación de las orugas fueron utilizadas masas de modelar a base de almidón, no tóxico de la marca “Uti Guti” en los colores blanco, piel y marrón, también fue utilizada pintura mate para artesanía a base de agua de la marca “Acrilex” en los colores negro 520 y amarillo oro 505. Las orugas fueron fabricadas en moldes plásticos con las dimensiones antes mencionadas. Durante todo el proceso de amasado y moldado se utilizaron guantes de látex a fin de evitar la contaminación con el olor humano.

Una vez que las orugas poseían la forma y dimensiones correctas fueron cuidadosamente revisadas en busca de marcas que pudieran haber quedado impresas y que posteriormente complicarían la determinación de marcas dejadas por eventos de depredación. Seguidamente fueron pintadas a mano con ayuda de pinceles, los padrones de coloración propios de cada modelo teniendo en cuenta los padrones de los organismos reales (Figura 3).



Figura 3: Presas artificiales de masa que simulan orugas de 1) *Caligo illioneus* y 2) *Danaus gilippus*.

### 3.4 Diseño experimental y presentación de las presas artificiales en campo

Se utilizó un diseño que representa condiciones naturales y ecológicamente diversas y que consiste en presas artificiales que son expuestas a la depredación por depredadores de vida libre contra una gama de fondos visuales en diferentes sitios, en una misma región/hábitat.

El uso de depredadores de vida libre, al testear hipótesis envolviendo depredación, se muestra como un factor importante, por ejemplo, aves individuales varían en su selección de presas (MARPLES et al., 1998). También se ha encontrado que el patrón de depredación impuesto por un solo individuo o especie de depredador puede diferir de lo impuesto por una comunidad de depredadores (MERILAITA, 2006) y los comportamientos de forrajeo de las aves silvestres de vida libre pueden diferir de los de las aves cautivas en aviarios (THOMAS et al., 2004).

Fueron montados siete tratamientos que consisten en plataformas con una trama impresa en patrón de tabla de ajedrez con los colores blanco y negro con tramas proporcionales de 32x32, 16x16, 8x8, 4x4, 2x2 y una monocromática para cada color individual (Figura 4). Las plataformas fueron fabricadas a partir de planchas de madera MDF con un tamaño de 10x10 centímetros y fueron recubiertas con Papel Contact transparente a fin de evitar que la superficie sufriera daños por lluvia o incidencia solar directa.

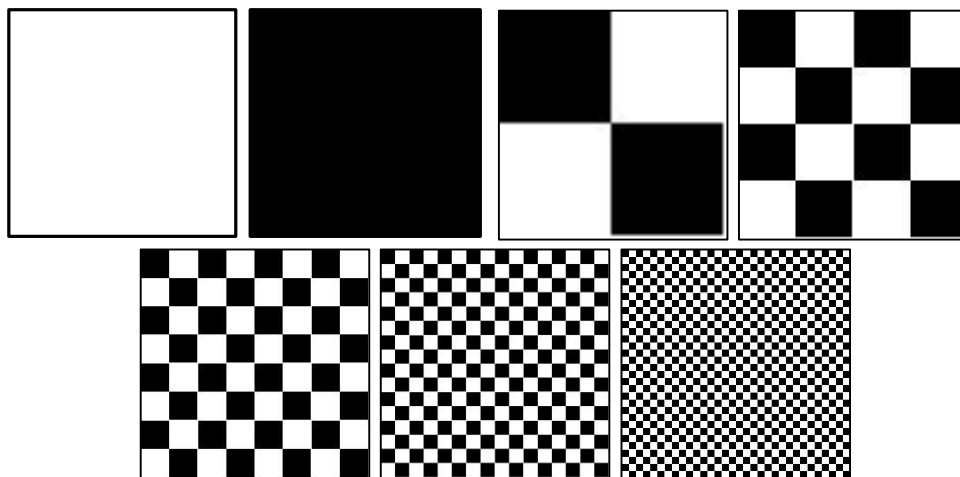


Figura 4: Tramas con el padrón de tablero de ajedrez que fueron pegadas a las plataformas terminadas. Corresponden a los siete tratamientos utilizados (Blanco, Negro, 2x2, 4x4, 8x8, 16x16 y 32x32, respectivamente).

Seguidamente, se realizó un mapeamiento del área de estudio, en busca de árboles que posibilitaran la instalación de todos los tratamientos y que permitieran un espacio mínimo entre cada uno de ellos. Fueron registrados un total de veinte árboles que cumplieran con esos requisitos, los cuales fueron identificados espacialmente y les fue asignado un número (1 al 20) para su tipificación.

Posteriormente fue montado en cada árbol una única plataforma de cada uno de los siete tratamientos, por lo tanto, cada árbol o unidad muestral soportaba un total de 7 plataformas, una de cada tratamiento. Para ello se seleccionaron las ramas que se encontraban por arriba de 1,5 metros del suelo en cada árbol, en las cuales las plataformas fueron fijadas mediante abrazaderas plásticas transparentes sujetas al dorso de las mismas (Figura 5), las ramas y las zonas de las ramas fueron asignadas al azar para cada tratamiento en cada árbol.



Figura 5: Plataformas de los siete tratamientos colocadas en las ramas de los árboles seleccionados.

Se optó por realizar la colocación de los modelos de orugas de forma alternada con un total de dos repeticiones para cada modelo, y para la determinación del orden de colocación fue realizado un sorteo al azar entre ambos modelos. El primer modelo que fue colocado fueron las presas que simulaban orugas de *Caligo illioneus* seguidamente las que simulaban las orugas de *Danaus gilippus* y así sucesivamente. La colocación y colecta de las presas fue realizada en el periodo de los meses de mayo y junio del presente año. Las presas artificiales para cada réplica, fueron dejadas en exposición por tres días (72 horas) aproximadamente.

Las orugas artificiales se desplegaron en el periodo de la mañana del primer día en todos los sitios de réplica, totalizando 140 orugas para cada réplica; en cada plataforma fue colocada una presa artificial, posicionada en el centro de la misma y pegada a la plataforma mediante el uso de una cinta doble faz (Figura 6).



Figura 6: Oruga colocada en el centro de la plataforma y pegada a la misma mediante cinta doble faz.

Una presa artificial fue considerada depredada/atacada cuando ya no se encontraba presente, total o parcialmente, cuando presentaba señales de picos u otras señales de ataque. En todos los casos en que las presas faltasen, se buscaría a las mismas o sus trozos en las ramas inferiores y el suelo alrededor del árbol. Al cabo del periodo de exposición estipulado todas las presas fueron recogidas cuidadosamente, identificando a que tratamiento y árbol pertenecían cada una de ellas para su posterior análisis en laboratorio.

Seguidamente, y con ayuda de una lupa estereoscópica binocular, cada una de las orugas fue examinada cuidadosamente en busca de signos de depredación. Fueron identificadas cuales orugas fueron atacadas y se realizó una discriminación general de los posibles atacantes, separando las marcas asociadas a ataques realizados por aves y los realizados por insectos siguiendo los criterios descritos por Low et al. (2014). A la par, todas las orugas examinadas fueron fotografiadas para poseer un registro visual y más duradero.

Los daños en las orugas fueron identificados de forma directa a través de la examinación de las mismas y a través de la comparación de las fotografías tomadas con las principales referencias bibliográficas (LOW et al., 2014; BARBER, 2012) que tratan sobre la caracterización de las marcas de predación de varios taxa en modelos de orugas de masa. Por ejemplo, para Barber (2012), un signo revelador del ataque de aves son incisiones lineares que se inclinan una hacia a la otra, creadas por el borde los picos. Y resalta el cuidado que se debe tener con las marcas realizadas por hojas y/o ramas que podrían haber chocado con la masa y que pueden dar origen a marcas similares. También caracteriza los ataques de insectos como regiones donde son arrancados pequeños trozos de masa del modelo.

Los ataques de los pájaros resultan en picaduras y gubias que varían en extensión. Las marcas pueden tener forma de “u” o forma de “v”, que ocurren en ambos lados del modelo. En algunos casos, una huella de la cresta de la mandíbula superior puede ser percibida. Tentativas de ataque pueden dejar pequeñas impresiones que podrían ser confundidas con el ataque de

artrópodos. Ataques más vigorosos dan como resultado que se eliminen trozos del modelo o, en algunos casos, todo el modelo puede verse eliminado (LOW et al., 2014).

Todo el proceso se replicó cuatro veces (dos veces para cada modelo de presa), totalizando así 560 orugas, siendo 280 correspondientes a cada modelo y siendo utilizadas 140 para cada repetición realizada. Cada réplica y colecta fue realizada con una diferencia temporal mínima de una semana, llevándose a cabo en los mismos árboles en todos los casos.

### 3.5 Análisis de datos

Para fines analíticos, a cada tratamiento le fue asignado una denominación: Negro (N), Blanco (B), 2x2 (2), 4x4 (4), 8x8 (8), 16x16 (16) y 32x32 (32), así también los modelos de presas, el modelo “críptico” que simula orugas de *Caligo illioneus* (modelo CI) y el modelo “aposemático” que simula orugas de *Danaus gilippus* (modelo DG). Los datos correspondientes a la incidencia de ataques, entendida como la cantidad de veces que un determinado tratamiento fue atacado, y la frecuencia de ataques, entendida como el número de ataques registrado en las orugas artificiales, para cada modelo y para cada colecta fueron tabulados. Se procedió a la suma y combinación de los datos de ambas colectas para cada tipo de modelo de presa con el intuito de tener una visión general e única de los datos de cada modelo. De aquí en adelante fueron utilizados únicamente los datos que correspondían a ataques por aves para la realización de los test. Tanto para los datos de incidencia como para los de frecuencia de ataques fue testada la normalidad de los datos utilizando el test de Jarque-Bera (JARQUE & BERA, 1980).

Para los datos de incidencia de ataques a plataformas de ambos modelos fue realizado un test de chi cuadrado a fin de analizar si existía una diferencia significativa entre los datos observados. Para ello, posteriormente se realizó el Test de Marascuilo (e.g. WAGH & RAZVI, 2016) ya que este nos permite realizar comparaciones simultáneas entre todos los pares de grupos de datos encontrados para cada plataforma.

Para los datos de frecuencia de eventos de depredación fue realizado un Test de Friedman. Tal decisión tiene como base la naturaleza de no normalidad de los datos y por considerar que el diseño muestral permite la adopción de una técnica donde los datos sean asumidos como pareados. A posteriori, los tratamientos fueron comparados par a par a través del test de Wilcoxon, el cual es utilizado para comparar el rango medio de dos muestras relacionadas y determinar si existen diferencias entre ellas (ver ZAR, 2007).

Los análisis estadísticos fueron realizados en el programa Past3 (HAMMER et al., 2001) y los gráficos de bx plot y jitterplot fueron generados en el paquete beeswarm 0.2.3. (ECKLUND, 2016) del programa R 3.1.3. (R CORE TEAM, 2015).



## 4 RESULTADOS

Un total de 230 (41%) de las presas artificiales presentaron signos de ataques. De estas, fue encontrado que 81 (35,2%) orugas presentaron signos claros de ataques por depredadores aviares y 169 (64,8%) orugas presentaron daños por artrópodos.

### 4.1 Modelo *Caligo illioneus* (CI)

Del total de presas atacadas por aves (81), 32 (39,5%) corresponden al modelo CI.

De acuerdo con el chi cuadrado, hubo una diferencia significativa entre los datos de incidencia de ataques de aves por tratamiento, refiriéndose a la cantidad de veces que un dado tratamiento fue atacado, y por lo tanto se encontraron independientes ( $\chi^2= 12.78$ ,  $p= <0.05$ ) mostrando que la cantidad de eventos de depredación por tratamiento posee una diferencia significativa. Fue observado que para el modelo CI se produjo un mayor número de ataques en los tratamientos N, 4 y 2 (9, 8 y 5 plataformas atacadas, respectivamente) (Figura 7).

Los datos de frecuencia de ataques por tratamiento, entendido como el número de ataques por aves registrados en cada presa por cada tratamiento (Figura 8), fueron comparados por el test de Friedman, y se encontró que fue diferente entre los siete tratamientos estudiados ( $\chi^2= 6,857$ ;  $p= 0,015$ ). Comparaciones a posteriori, a través del test de Wilcoxon, mostraron que para el modelo CI el rango medio de los ataques que sufrieron las presas artificiales en los tratamientos B, 16 y 32, cuando comparados par a par con el tratamiento N, fue significativamente menor en cada caso, así también que el rango medio de ataques a las presas colocadas en el tratamiento 4 fue significativamente mayor que las que se encontraban en el tratamiento 32 (Tabla 1). Los ataques se concentraron en las presas sobre los tratamientos N, 8 y 4, con 26, 24 y 13 marcas de ataques, respectivamente (Figura 8).

En la distribución de los ataques por tratamiento se observa que la mayor parte de las presas artificiales correspondientes al modelo CI no presentó señales de depredación por aves (248 presas), representado por el primer cuartil y mediana para todos los tratamientos. El 25% de las presas en los tratamientos N, 2 y 4 (6, 5 y 8 presas, respectivamente) sufrieron ataques, indicado por el tercer cuartil, que a su vez muestra que en su mayoría estas presas mostraban una única marca de depredación. El tercer cuartil para los tratamientos B, 8, 16 y 32 se encuentra sobrepuesto al primer cuartil y mediana, mostrando que, para estos tratamientos, el 75% de las presas no sufrieron ataques (Figura 9).

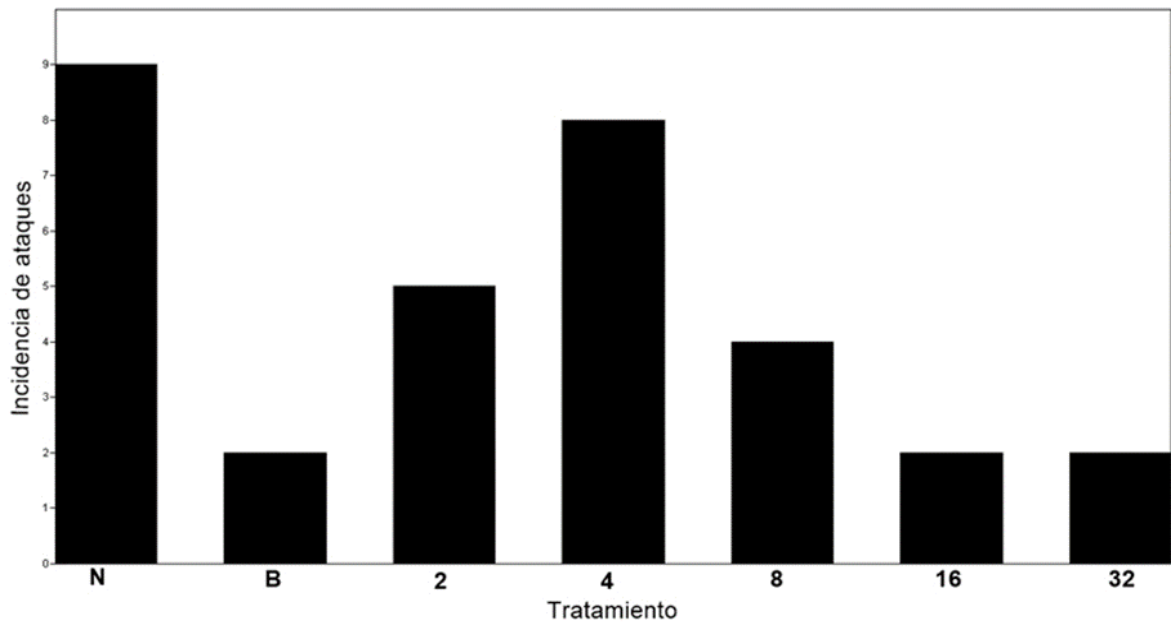


Figura 7. Cantidad de ataques por aves a tratamientos, para los siete tratamientos presentados con la presa del modelo CI.

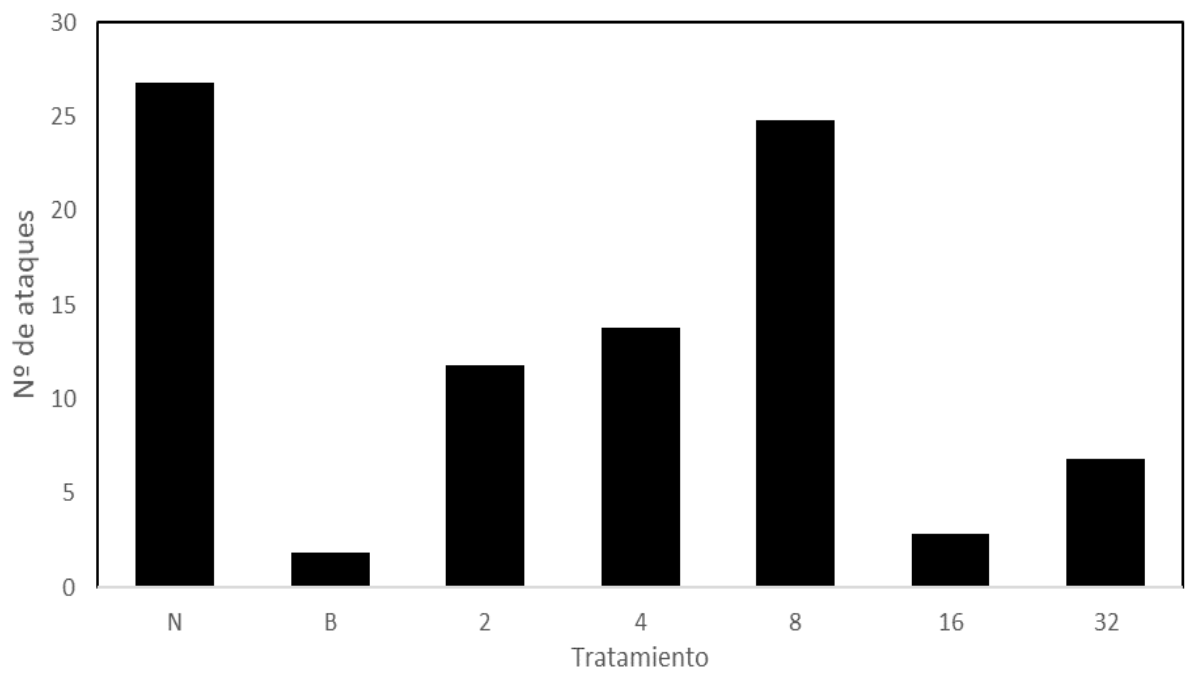


Figura 8: Cantidad de marcas de ataques registrados en las presas artificiales realizados por aves en cada tratamiento para el modelo CI.

Tabla 1. Matriz triangular con los valores del test de Wilcoxon para los tratamientos con presas del modelo CI.  
 \*=Valores significativos para un  $p < 0.05$ .

		TRATAMIENTOS					
	NEGRO	BLANCO	2X2	4X4	8X8	16X16	32X32
NEGRO		0.02534*	0.3138	0.2008	0.6978	0.04615*	0.02326*
BLANCO	-		0.08527	0.05837	0.1765	1	1
2X2	-	-		0.7726	0.7198	0.1385	0.2403
4X4	-	-	-		0.8888	0.1008	0.04615*
8X8	-	-	-	-		0.2615	0.2727
16X16	-	-	-	-	-		1
32X32	-	-	-	-	-	-	

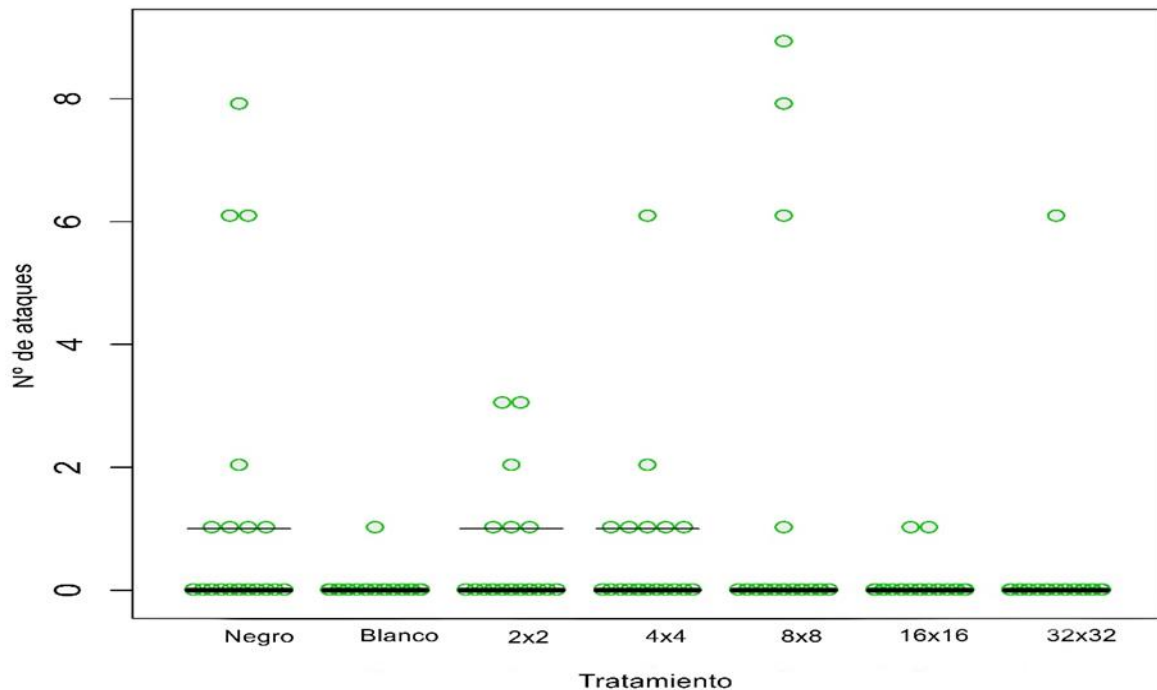


Figura 9: Bx plot-jitterplot presentando el número de ataques registrados en las presas artificiales realizados por aves en cada tratamiento para el modelo CI. Las barras representan el primer cuartil, mediana y tercer cuartil y pueden aparecer sobrepuestas, los círculos representan el número de ataques registrados en cada presa artificial.

#### 4.2 Modelo *Danaus gilippus* (DG)

Del total de presas atacadas por aves (81), 49 (60,5%) corresponden al modelo DG.

De acuerdo con el chi cuadrado, no hubo una diferencia significativa entre los datos de incidencia de ataques de aves por tratamiento, refiriéndose a la cantidad de veces que un dado tratamiento fue atacado ( $\chi^2 = 10.99$ ,  $p = >0.05$ ) mostrando que la cantidad de eventos de depredación por tratamiento no posee una diferencia significativa.

Fue observado que para el modelo DG se produjo un mayor número de ataques en los tratamientos 2 y 32 (10 y 12 plataformas atacadas, respectivamente); los tratamientos B y N presentaron un menor e igual incidencia de ataques por depredadores aviares (Figura 10).

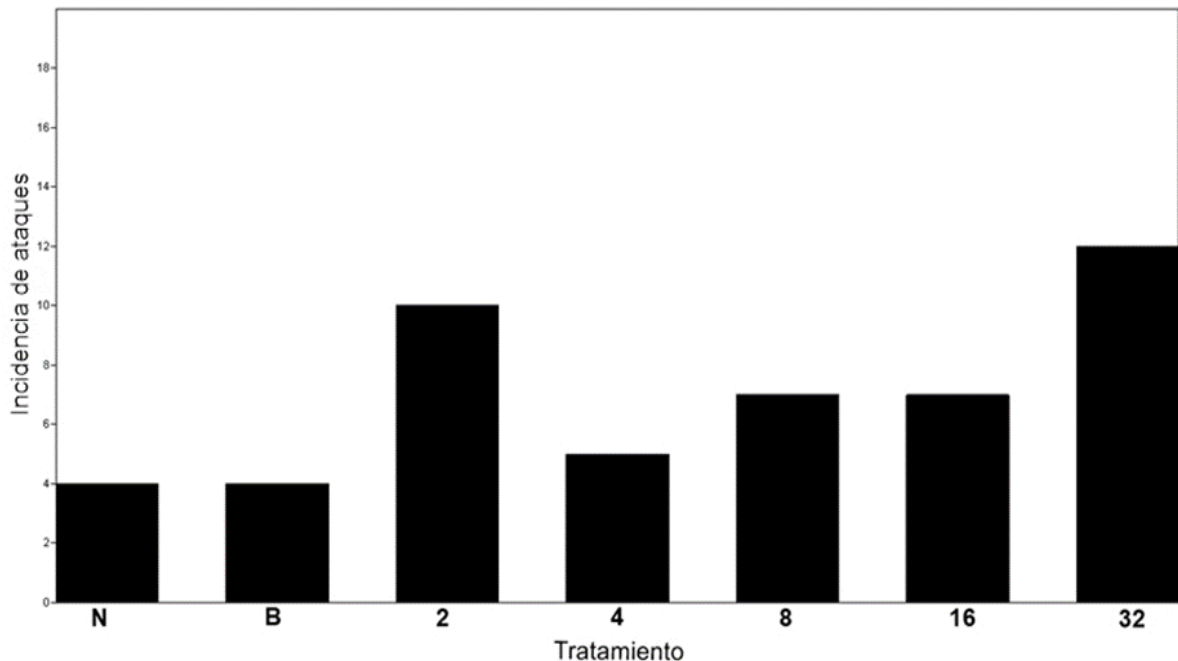


Figura 10: Cantidad de ataques por aves a tratamientos, para los siete tratamientos presentados con la presa del modelo DG.

Los datos de frecuencia de ataques por tratamiento según el test de Friedman, mostraron que para el modelo DG el número total de ataques que sufrieron las presas artificiales fue diferente entre los siete tratamientos estudiados ( $\chi^2= 7,028$ ;  $p= 0,041$ ). Comparaciones *a posteriori*, a través del test de Wilcoxon revelaron que el rango medio de ataques de los tratamientos B, N y 8, cuando comparados par a par con el tratamiento 2, fue significativamente menor en cada caso, así también que el rango medio de ataques de las presas colocadas en el tratamiento 4 fue significativamente menor que las que se encontraban en el tratamiento 32 (Tabla 2). Los ataques se concentraron en las presas sobre los tratamientos 2, y 32, con 27 y 23 marcas de ataques, respectivamente (Figura 11).

En la distribución de los ataques por tratamiento se observa que la mayor parte de las presas artificiales correspondientes al modelo DG no presentó señales de depredación por aves (231 presas), representado por el primer cuartil y mediana, para todos los tratamientos excepto el 32. El 25% de las presas en los tratamientos 16 y 32 (9 y 23 presas, respectivamente) sufrieron ataques, indicado por el tercer cuartil. El tercer cuartil para los tratamientos N, B, 4, y 8 se encuentra sobrepuesto al primer cuartil y mediana, mostrando que, para estos tratamientos, el 75% de las presas no sufrieron ataques (Figura 12).

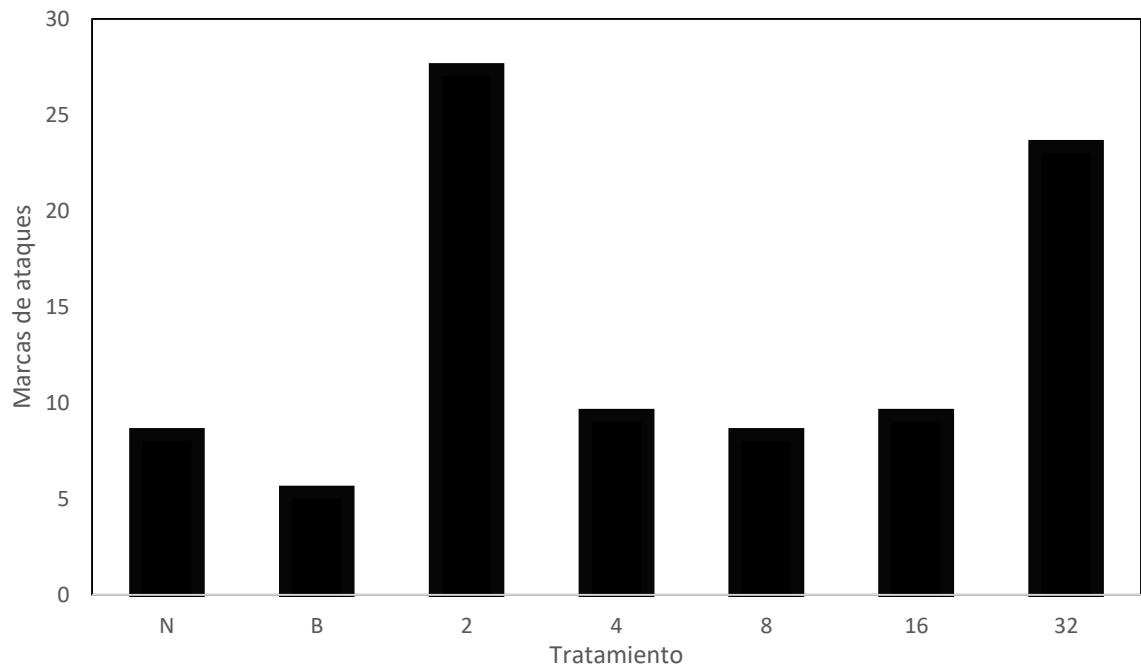


Figura 11: Cantidad de marcas de ataques registrados en las presas artificiales realizados por aves en cada tratamiento para el modelo DG.

Tabla 2. Matriz triangular con los valores del test de Wilcoxon para los tratamientos con presas del modelo CI. \*=Valores significativos para un  $p < 0.05$ .

TRATAMIENTOS	
	NEGRO    BLANCO    2X2    4X4    8X8    16X16    32X32
NEGRO	0.6615    0.02144*    0.9692    1    0.7973    0.1824
BLANCO	-    0.01659*    0.6615    0.3939    0.5194    0.07393
2X2	-    -    0.1005    0.0216*    0.1134    0.7691
4X4	-    -    -    1    0.9611    0.03805*
8X8	-    -    -    -    1    0.1317
16X16	-    -    -    -    -    0.1579
32X32	-    -    -    -    -    -

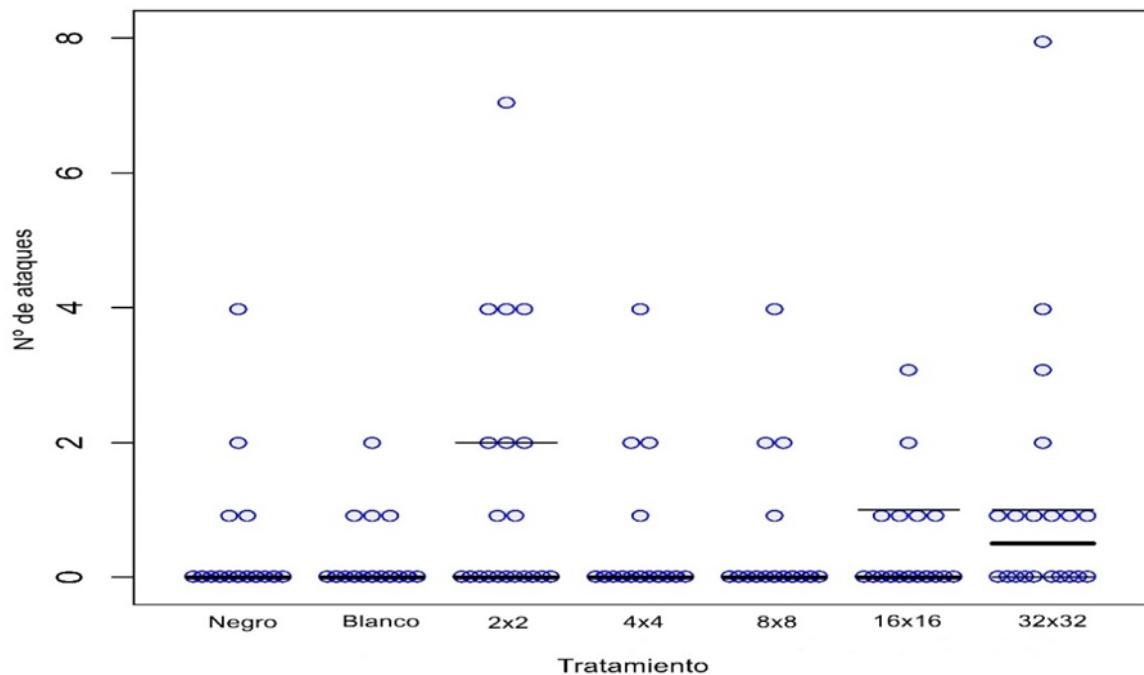


Figura 12: Bx plot-jitterplot presentando el número de ataques registrados en las presas artificiales realizados por aves en cada tratamiento para el modelo DG. Las barras representan el primer cuartil, mediana y tercer cuartil y pueden aparecer sobrepuestas, los círculos representan el número de ataques registrados en cada presa artificial.

## 5. DISCUSIÓN

Según los parámetros y datos analizados, los resultados obtenidos para ambos modelos de presas artificiales (CI y DG) parecen dar un indicio de soporte a nuestra hipótesis de que en niveles intermediarios de la relación S/N la depredación sería mayor, teniendo correspondencia con los resultados esperados y lo propuesto por el modelo teórico del Efecto Waldo, proporcionando de esta manera posible evidencia empírica para el mismo. Los análisis dan soporte a la interpretación de que los mayores valores de número de marcas fueron, de una forma general, encontrados en niveles intermediarios de complejidad en los planos de fondo. Y considerando que la cantidad de señal presentada es siempre la misma, esto haría con que la mayor intensidad de depredación tendiese a ser encontrada en valores intermedio de S/N.

Para el modelo CI los resultados inesperados corresponden a la alta predación observada en el tratamiento N, en cuanto al modelo DG la alta predación observada en el tratamiento 32. Parece razonable pensar que los niveles de depredación en ambos tratamientos para cada modelo, podrían deberse a la elección de los modelos de organismos utilizados. Ya que la oruga del modelo CI presenta una faja negra longitudinal, y la oruga del modelo DG presenta un padrón de coloración con los mismos colores utilizados en los tratamientos; esto puede haber sido un factor importante en la estructuración de los resultados encontrados.

Con relación a la frecuencia de depredación en orugas artificiales los datos obtenidos se mostraron consistentes con otros estudios similares y refuerzan que los resultados observados se encuentran dentro de lo esperado para estudios con un diseño muestral semejante al utilizado, dando cierta confiabilidad a las hipótesis que fuesen generadas sobre los mismos. La proporción observada del total de presas atacadas (41%), se aproxima al de otros estudios que utilizaron modelos de presas de artificiales de masa (e.g. LEMESSA et al., 2015, HOSSIE & SHERRATT, 2012). En cuanto que la proporción de presas atacadas por aves (14,4%) observada, es similar a la proporción encontrada por Rowland et al. (2007) (13,5%) que utilizaron un diseño muestral similar y un modelo de orugas de masas.

Los ataques por artrópodos fueron significativamente mayores que los ataques realizados por aves. Esto concuerda con lo encontrado en la literatura para regiones de bosques tropicales, donde los artrópodos suelen ser los depredadores dominantes de las orugas de insectos (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; FLOREN et al., 2002; EWERS et al., 2015), y las aves son consideradas como depredadores relativamente poco importantes de orugas de artrópodos en esta región (VAN BAEL et., al 2009). Un factor a ser llevado en cuenta que puede haber influenciado esta diferencia en la depredación es el ambiente donde fue realizado el estudio, ya que varios trabajos muestran que la urbanización del hábitat tiene efectos adversos y benéficos sobre las tasas de depredación para varios taxa (PERFECTO et al., 2004, GUNNARSSON, 1996, GUERRA et al., 2012).

Según Perfecto et al. (2004) y Johnson et al. (2010) la mayor depredación por aves fue encontrada en los hábitats con mayor cobertura de árboles, en contraposición Gunnarsson (1996) y Van Bael & Brawn (2005) encontraron un menor efecto de la estructura vegetal en la depredación de aves, así también existe evidencia de una mayor depredación por aves en sistemas agroforestales que en bosques naturales (GUERRA et al., 2012; ZAVIEZO et al., 2006). Esto muestra que existen varios factores a ser considerados al intentar entender las consecuencias de la urbanización en las tasas de depredación de aves y lo heterogéneos que pueden mostrarse los resultados y/o los efectos observados.

## **5.1 Modelo CI**

Para este modelo fue encontrada que orugas en tratamientos con niveles intermediarios de ruido de fondo (4, 2 y 8) presentaron mayor frecuencia de depredación, lo que coincide con nuestra hipótesis y resultados esperados.

El padrón encontrado para los datos de frecuencia de ataques en los tratamientos 8, 4 y 2, coinciden con la hipótesis y resultado esperado, de que los eventos o tasas de depredación

serían mayores en niveles intermediarios de la relación S/N. De este modo, esta correspondencia se da una vez que abordamos las estrategias de coloración animal en términos de la relación S/N como sugerido por Pie (2015). Donde para una oruga del modelo CI presentada bajo distintas cantidades de ruido de fondo, son esperados mayor cantidad de eventos de predación en aquellos casos en que dicha relación ponga en duda la señal que es repasada de la presa al depredador. De este modo llevando al posible depredador a desenvolver una duda de aceptación razonable (en este caso en particular) del riesgo que puede conllevar la tentativa de ataque (PIE, 2005).

Así también, y en este contexto, la presa podría perder, de forma gradual o abrupta, la característica de ser lo que tradicionalmente es asumida como “críptica”, incluso pudiendo, por ejemplo, ser percibida como un organismo “aposemático” bajo ciertas circunstancias en los que los niveles de la relación S/N promovieran este escenario (PIE, 2015). Dicho esto, y de modo general, es posible imaginar que la caracterización de un organismo como poseedor de una u otra estrategia de coloración puede depender únicamente de los niveles de S/N que presente en un determinado contexto, pudiendo adquirir una y otra cualidad bajo contextos/fondos distintos, resaltando estas estrategias como contexto-dependientes y que se encuentran relacionadas también a otro organismo que realice la discriminación o discernimiento de tal caracterización (PIE, 2015).

Para los tratamientos N y B, intuitivamente es esperado que las presas artificiales colocadas fueran fácilmente visibles o localizables, no obstante, el alto número de eventos de predación observada en el tratamiento N, y aún más, cuando comparado con el bajo número de eventos de predación en el tratamiento B fueron resultados inesperados y no previstos en nuestras hipótesis; este escenario podría ser explicado cuando asumimos la posibilidad de que presas, con una misma cantidad de señal, y presentadas bajo condiciones de poco (o nulo) ruido de fondo (heterogeneidad ambiental) hayan adquirido características diferentes en cada tratamiento, relacionadas a los distintos niveles efectivos de la relación S/N que pudieran darse en cada situación o tipo de tratamiento (PIE, 2015). En otras palabras, puede que los niveles de S/N hayan sido distintamente “equilibradas” en cada tratamiento, de tal forma que la señal emitida y la percepción de los depredadores se vio afectada de manera distinta y sustancial en cada caso.

Se podría asociar esta hipótesis y los resultados a la posibilidad de que para ese nivel de S/N presente en el tratamiento N, dado por la relación entre el color de la plataforma y el color y patrón de coloración de la presa, los predadores aviares, al visualizar la presa artificial acabarían por dando lugar a dos escenarios posibles. Primero, confundir su padrón de



coloración con el medio en el que se encontraba expuesta, pudiendo comprometer su percepción sobre: el número de posibles presas que se encontraban sobre la plataforma, su tamaño, coloración real, etc. Y segundo, ayudar/optimizar en gran medida la identificación de las orugas como posibles y/o rentables presas.

Dentro de este marco y para los niveles de depredación observados en el tratamiento N, otra explicación que conjuntamente con la posibilidad de que los depredadores aviares tuvieran alterada su capacidad de definir con claridad las cualidades reales de las presas en ese tratamiento, se encuentra la teoría del forrajeamiento óptimo. Esta teoría se basa en líneas generales, en el principio de maximización y optimización de la eficacia en el forrajeo, medida en términos de costos y beneficios (e.g. MAC ARTHUR & PIANKA, 1996). Bajo esta perspectiva y en escenarios hipotéticos donde los depredadores pudiesen confundir una única presa dudosamente palatable, con dos presas levemente más pequeñas y con una mayor “seguridad” aparente, la teoría prevé que los depredadores “decidirían” y seleccionarían la/s presa/s que, en el balance de costos y beneficios, pudiesen proporcionar un mayor retorno energético (MAC ARTHUR & PIANKA, 1966).

Una teoría explorada para la presa presentada en el tratamiento B, es que la misma podría estar optimizando de tal modo la señal emitida, que para ese nivel de S/N resultante, la presa podría pasar a ser percibida, por parte de los depredadores, como una presa que tiende a lo que es tradicionalmente concebida como una presa “aposemática”. Por lo tanto, se generaría una duda/error de rechazo razonable en los depredadores (PIE, 2005), de si la posible presa es o no palatable y si vale la pena invertir energía o no, depredándola.

Según Jeffries & Lawton (1984) la existencia de niveles distintos de S/N en hábitat naturales, llevan a pensar en que estrategias ligadas a la coloración pueden ser optimizadas en función del ambiente. Y por este motivo, un determinado organismo con una determinada estrategia, puede adquirir la cualidad de ser “críptica” o “aposemática” en función de cuán visualmente ruidoso/heterogéneo o conspicuo/simple sea el fondo o medio ambiente en donde se encuentra.

## **5.2 Modelo DG**

Para este modelo DG fue encontrada que orugas en el tratamiento con nivel intermedio de ruido de fondo (tratamiento 2) presentó mayor frecuencia de depredación, lo que de alguna manera era esperado por nuestra hipótesis, de que tasas de depredación serían mayores en niveles intermedios de S/N.

Fue observado que la frecuencia de ataques fue bastante alta para los tratamientos 2 y 32. Los altos valores del tratamiento 2 y cuando comparado con los valores de los tratamientos N y B muestran un aumento abrupto entre ellos. Esto podría traducirse en que con un aparente y mínimo aumento del ruido de fondo a partir del tratamiento 2, los depredadores aviares pasaron a no estar seguros de las características y/o señal de las presas y pudieron desenvolver una duda/error de aceptación (PIE, 2005) sobre la cualidad de las presas artificiales ofrecidas. Pudiendo pasar a percibir presas que inicialmente se encuadraban como “aposemáticas” como presas más “seguras” o palatables.

El tratamiento 32 presenta la mayor incidencia y la segunda mayor frecuencia de ataques, esto podría deberse a que la presa del modelo DG para ese determinado nivel de ruido de fondo y en conjunto con el padrón de coloración propio del modelo escogido, que también presenta los colores utilizados (blanco y negro) en los tratamientos, diera como resultado un nivel desventajoso de S/N. En otras palabras, los depredadores podrían estar localizando la presa con relativa facilidad, no obstante, tendrían dificultad para determinar la señal repasada, no pudiendo discernir la cualidad de la presa.

La visión de las aves también puede jugar un papel importante, las aves de modo general poseen un cuarto tipo de pigmento en la retina, lo que da lugar a un cuarto tipo de fotorreceptor, extendiendo su capacidad de ver colores y pudiéndolos definir con mayor claridad, sin embargo, no poseen una mayor capacidad, en relación a los colores blanco y negro, que los mamíferos (PÉREZ, 2009). En este contexto, la facilidad de determinar la presencia de una potencial presa, aliada con la coloración/heterogeneidad de las plataformas en el tratamiento 32, podrían predisponer un escenario en donde la presa fuese visible en relación al medio, pero con una señal suficientemente distorsionada que es incapaz de repasar el mensaje de posible “aposematismo”.

Así, para ese nivel de S/N, la presa no sería percibida como una presa potencialmente “aposemática” (por transmitir una señal débil) dando margen al error/duda de aceptación (PIE, 2005), ni tampoco como una presa potencialmente y totalmente “críptica” (al no maximizar el ruido de fondo por sobre la señalemitida). En este caso, tanto las bases de la relación S/N propuestas por Endler (1988, 1992) y la teoría por tras del Efecto Waldo podrían explicar cómo se daría esta posible transición entre las estrategias de coloración tradicionalmente entendidas, en función del ruido de fondo ambiental y los distintos niveles de S/N que pueden ser expresados (PIE, 2015).

Los tratamientos N y B presentaron, aunque no significativa, una menor incidencia de ataques, así también las menores frecuencias de eventos de depredación. Esto coincide con lo esperado, ya que para una presa del modelo DG es esperado que en niveles bajos (o nulos) de ruido ambiental la señal repasada se vea favorecida o maximizada y consecuentemente los depredadores consigan determinar que dicha presa podría ser impalatable o no rentable, desistiendo del ataque.

Los resultados observados nos llevan a pensar que las variaciones a gran escala, como las diferencias entre hábitats, seleccionan la coloración de los organismos en función de su correspondencia con un hábitat en particular. En el caso de que los hábitats adyacentes al organismo sean muy diferentes entre sí; pero, así también, con una alta similitud entre hábitats es más probable que la selección favorezca una coloración que combine los requerimientos de más de uno de ellos (MERILAITA et al., 1999, 2001). También las variaciones a pequeña escala en el fondo, es decir, la variación entre los parches más pequeños, pueden afectar la precisión necesaria para producir un buen camuflaje (MERILAITA, 2003).

Dicho esto, una otra estrategia ligada a la coloración animal y focada a disminuir el riesgo de detección se hace presente, y es la denominada coloración disruptiva (COTT, 1940; EDMUNDS, 1974), la cual consiste en colores contrastantes con el entorno y que irrumpen la noción de continuidad de la línea exterior de un animal dificultando el reconocimiento o detección de su forma (ZUG et al., 2001; MERILAITA & LIND, 2005). Según Cott (1940), es la continuidad de la superficie, delimitada por un contorno específico, lo que principalmente permite el reconocimiento de objetos, por lo que, si una superficie está cubierta con manchas/parches irregulares de colores y tonos contrastantes, estas manchas/parches tienden a atraer al ojo del observador y a apartar su atención de la forma o estructura que los soporta.

Merilaita & Lind (2005) encontraron que la coloración adaptada a un fondo específico no proporciona a una determinada presa, la coloración críptica “necesaria” para los fondos posibles (o una muestra aleatoria) en un mismo hábitat, y que, bajo algunas circunstancias, presas con cierta coloración podían llegar a ser más o menos crípticas que en otras. Por lo tanto, la coloración de una presa que coincide con un mayor número de hábitats y/o parches podría minimizar la probabilidad de detección en una gama mayor de fondos/ambientes. De este modo, la coloración disruptiva podría considerarse como una estrategia que visa tornar un organismo más difícil de ser percibido como una presa potencial y disminuyendo el grado de dependencia con el plano de fondo. En el contexto de la variación de la relación S/N y del Efecto Waldo, es tentador especular que la coloración disruptiva pueda disminuir el intervalo de posibilidades donde el balance de S/N sea interpretado como favorable por el depredador. Dicho de otro

modo, para un modelo de coloración disruptiva, serían más frecuentes las situaciones donde el organismo sería muy (valores elevados de S/N, condición aposemática) o poco notado (valores reducidos de S/N, condición críptica) por los depredadores guiados por estímulos visuales.

Es bajo todo el contexto analizado, que se encuentra lo ingenioso y análogamente correcto del nombre “Efecto Waldo”. Donde el personaje, siempre vistiendo franjas blancas y rojas pone a prueba sus cazadores en los más variados y distintos ambientes, interactuando con los escenarios y dando como resultado para los lectores distintos niveles de dificultad para encontrarlo.

## **6 CONCLUSIÓN**

Fueron encontradas evidencias a favor de que las mayores tasas de depredación son encontradas en niveles intermediarios de la relación S/N para el modelo de presas artificiales utilizado. Y fueron constatadas las predicciones propuestas por el modelo teórico del Efecto Waldo, demostrando que el ambiente o fondo posee un efecto significativo en las tasas de depredación dentro de los modelos testados.

El modelo teórico propuesto por el Efecto Waldo nos brinda otra perspectiva sobre el entendimiento de los complejos mecanismos que se encuentran por detrás de las estrategias de coloración animal, sus diversas interacciones y desmembramientos, así también resalta la falta de estudios empíricos que pongan a prueba los aciertos y limitaciones de otras teorías propuestas en este ámbito. En el presente estudio se pudo observar que la delimitación y caracterización de las estrategias de coloración anti-depredatorias, como es el caso de la cripsis y el aposematismo, puede ser más difícil de lo que se cree, una vez que ambas estrategias pueden depender mucho más de las interacciones con el fondo o entorno y los correspondientes niveles de la relación S/N, de este modo dando soporte a las hipótesis propuestas por el Efecto Waldo.

## 7 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLEN, J. A.; RAISON, H. E.; WEALE, M. E. The influence of density on frequency-dependent selection by wild birds feeding on artificial prey. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 265, n. 1400, p. 1031-1035, 1998.
- BARBER, N. A. Clay caterpillars: a tool for ecology & evolution laboratories. **The American Biology Teacher**, v. 74, n. 7, p. 513-517, 2012.
- BEGON M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecology: from individuals to ecosystems**, 4. ed. Oxford, Blackwell Publishing, 2006.
- BRODIE, E. D. Correlational selection for color pattern and antipredator behavior in the garter snake *Thamnophis ordinoides*. **Evolution**, v. 46, n. 5, p. 1284-1298, 1992.
- BROWER, L. P. et al. Ecological chemistry and the palatability spectrum. **Science**, v. 161, n. 3848, p. 1349-1350, 1968.
- BROWN JR, K. S. Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal. In: MORELLATO, L. P. C. (ed.). **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. São Paulo, Editora da UNICAMP/FAPESP, p. 321, 1992.
- BUSKIRK, V. J. The cost of an inducible defense in anuran larvae. **Ecology**, v. 81, n. 10, p. 2813-2821, 2000.
- BUSTOS, E. O N. Mariposas diurnas (Lepidoptera: Papilionoidea Y Hesperioidea) del Parque Nacional Iguazú, Provincia de Misiones, Argentina. **Tropical Lepidoptera Research**, v. 19, n. 2, p. 71-81, 2009.
- CAMPOS, J. J. B. La evolución de la inteligencia. In: BAQUEDANO, E.; JARA, S. R. (eds). **Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre**, 1. ed., Comunidad de Madrid, Museu Arqueológico Regional, v. 2, p. 102-119, 2004.
- CAPRANICA, R. R.; MOFFAT, A. J. M. Neurobehavioral correlates of sound communication in anurans. En: EWERT J.P.; CAPRANICA, R. R.; INGLE, D. J. (eds). **Advances in vertebrate neuroethology**. Springer, Boston, 1 ed., vol 56, 1983.
- CASAGRANDE, M. M.; MIELKE, O. H. H. Fifth larval instar and pupa of *Caligo martia* (Godart) (Lepidoptera, Nymphalidae, Brassolinae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 17, n. 1, p. 75-79, 2000.
- CORNELL, H. V.; HAWKINS, B. A. Survival patterns and mortality sources of herbivorous insects: some demographic trends. **American Naturalist**, v. 145, n. 4, p. 563-593, 1995.
- COTT, H. B. **Adaptive coloration in animals**. London: Methuen, 1940.
- CRAMER P. De uitlandsche kapellen, voorkomende in de drie waereld-deelen Asia, África en América (Papillons exotiques des trois parties du monde, l'Asie, l'Afrique et l'Amérique). **Amsterdam, Chez S. J. Baade**, v 1, p. 132, 1775.

DAWKINS, R.; KREBS, J. R. Animal signals: information or manipulation. En: KREBS, J. R.; DAVIES, N. B. (eds.). **Behavioural ecology, an evolutionary approach**, 4. ed, Sunderland, Massachusetts: Sinauer, 2009.

DEJONG, P. W.; BRAKEFIELD, P. M. Climate and change in clines for melanism in the two-spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 265, n. 1390, p. 39-43, 1998.

DROZDOVÁ, M.; SIPOS, J.; DROZD, P. Key factors affecting the predation risk on insects on leaves in temperate floodplain forest. **European Journal of Entomology**, v. 110, n. 3, p. 469, 2013.

EDMUNDS, M. **Defense in animals: a survey of antipredator defences**. Logman Group Limited, Great Britain, 1974.

EKLUND, A. Beeswarm: The Bee Swarm Plot, an Alternative to Stripchart [Internet]. 2016. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/web/packages/beeswarm/index.html>>. Acesso em: 20 junho 2017.

ENDLER, J. A. A predator's view of animal color patterns. In: HECHT, M. K.; STEERE, W. C.; WALLACE, B. (eds.). **Evolutionary biology**, v. 11. Springer, Boston, MA, 1978.

ENDLER, J. A. Defense against predators. en: FEDER, M. E.; LAUDER, G. V. (eds.). **Predator-prey relationships: perspectives and approaches from the study of lower vertebrates**. Chicago, The University of Chicago Press, 1986.

ENDLER, J. A. Frequency dependent predation, crypsis, and aposematic coloration. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 319, n. 1196, p. 505-523, 1988.

ENDLER, J. A. On the measurement and classification of colour studies of animal colour patterns. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 41, n. 4, p. 315-352, 1990.

ENDLER, J. A. Signals, signal conditions and the direction of evolution. **The American Naturalist**, v. 139, p. S125-S153, 1992.

ENDLER, J. A. Some general comments on the evolution and design of animal communication systems. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 340, n. 1292, p. 215-225, 1993.

EWERS, R. M. et al. Logging cuts the functional importance of invertebrates in tropical rainforest. **Nature communications**, v. 6, n. 6836, 2015.

FLOREN, A.; BIUN, A.; LINSENMAIR, E. K. Arboreal ants as key predators in tropical lowland rainforest trees. **Oecologia**, v. 131, n. 1, p. 137-144, 2002.

FORSMAN, A. Opposing fitness consequences of colour pattern in male and female snakes. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 8, n. 1, p. 53-70, 1995.

FORSMAN, A.; APPELQVIST, S. Visual predators impose correlational selection on prey color pattern and behavior. **Behavioral Ecology**, v. 9, n. 4, p. 409-413, 1998.

GARCÍA, D. La escala y su importancia en el análisis espacial. **Ecosistemas**, v. 15, n. 3, p. 7-18, 2006.

GUERRA, B. R.; RENTON, K.; DIRZO, R. Consequences of fragmentation of tropical moist forest for birds and their role in predation of herbivorous insects. **Biotropica**, v. 44, n. 2, p. 228-236, 2012.

GUILFORD, T. Evolutionary pathways to aposematism. **Acta Oecologica-International Journal of Ecology**, v. 11, n. 6, p. 835-841, 1990.

GUILFORD, T.; DAWKINS, M. S. Receiver psychology and the evolution of animal signal. **Animal behaviour**, v. 42, n. 1, p. 1-14, 1991.

GUNNARSSON, B. Bird predation and vegetation structure affecting spruce-living arthropods in a temperate forest. **Journal of Animal Ecology**, vol. 65, n. 3, p. 389-397, 1996.

HAMMER, Ř.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis - **Palaeontologia Electronica**, v. 4, n. 1, art. 4, p 9, 2001.

HANDFORD, M. **Where's Waldo? The Wonder Book**. Candlewick Press, Cambridge, MA, 1997.

HITCHCOCK, C. B. **Survival of caterpillars in the face of predation by birds: predator-free space, caterpillar mimicry and protective colouration**. 2004. Dissertação (Doutorado) - University of Pennsylvania, Philadelphia, PA, USA, 2004.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. 1. ed. Springer, Berlin, Germany, 1990.

HOSSIE, T. J.; SHERRATT, T. N. Eyespots interact with body colour to protect caterpillar-like prey from avian predators. **Animal Behaviour**, v. 84, n. 1, p. 167-173, 2012.

HOWE, A. G.; NACHMAN, G.; LÖVEI, G. L. Predation pressure in Ugandan cotton fields measured by a sentinel prey method. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 154, n. 2, p. 161-170, 2015.

JARQUE, C. M.; BERA, A. K. Efficient tests for normality, homoscedasticity and serial independence of regression residuals. **Economics letters**, v. 6, n. 3, p. 255-259, 1980.

JEFFRIES, M. J.; LAWTON, J. H. Enemy free space and the structure of ecological communities. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 23, n. 4, p. 269-286, 1984.

JOHNSEN, S.; WIDDER, E. A. Ultraviolet absorption in transparent zooplankton and its implications for depth distribution and visual predation. **Marine Biology**, v. 138, n. 4, p. 717-730, 2001.

JOHNSON, M. D.; KELLERMANN, J. L.; STERCHO, A. M. Pest reduction services by birds in shade and sun coffee in Jamaica. **Animal conservation**, v. 13, n. 2, p. 140-147, 2010.

KOH, L. P.; MENGE, D. N. L. Rapid assessment of Lepidoptera predation rates in neotropical forest fragments. **Biotropica**, v. 38, n. 1, p. 132-134, 2006.

KRISTIN, A.; PATOCKA, J. Birds as predators of Lepidoptera: selected examples. *Biologia*, v. 52, p. 319-326, 1997.

LEMESSA, D.; HAMBÄCK, P. A.; HYLANDER, K. Arthropod but not bird predation in Ethiopian homegardens is higher in tree-poor than in tree-rich landscapes. **PloS one**, v. 10, n. 5, p. e0126639, 2015.

LOW, P. A. et al. Determining predator identity from attack marks left in model caterpillars: guidelines for best practice. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 152, n. 2, p. 120-126, 2014.

MACARTHUR, R. H.; PIANKA, E. R. On optimal use of a patchy environment. **The American Naturalist**, v. 100, n. 916, p. 603-609, 1966.

MAPPES, J.; KOKKO, H.; OJALA, K.; LINDSTRÖM, L. Seasonal changes in predator community switch the direction of selection for prey defences. **Nature Communications**, v. 5, n. 5016, 2014.

MARPLES, N. M.; ROPER, T. J.; HARPER, D. G. C. Responses of wild birds to novel prey: evidence of dietary conservatism. **Oikos**, v. 83, n. 1, p. 161-165, 1998.

MERILAITA, S. Visual background complexity facilitates the evolution of camouflage. **Evolution**, v. 57, n. 6, p. 1248-1254, 2003.

MERILAITA, S.; LIND, J. Background-matching and disruptive coloration, and the evolution of cryptic coloration. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 272, n. 1563, p. 665-670, 2005.

MERILAITA, S.; LYYTINEN, A.; MAPPES, J. Selection for cryptic coloration in a visually heterogeneous habitat. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 268, n. 1479, p. 1925-1929, 2001.

MERILAITA, S.; TUOMI, J.; JORMALAINEN, V. Optimization of cryptic coloration in heterogeneous habitats. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 67, n. 2, p. 151-161, 1999.

NISHIDA, R. Sequestration of defensive substances from plants by Lepidoptera. **Annual review of entomology**, v. 47, n. 1, p. 57-92, 2002.

NÚÑEZ, E. O. Mariposas diurnas (Lepidoptera: Papilionoidea y Hesperioidea) del Parque Nacional Iguazú, provincia de Misiones, Argentina. **Tropical Lepidoptera Research**, v. 19, n. 2, p. 71-81, 2009.



PeerJ PrePrints: Pie M. R. The role of habitat heterogeneity on signal evolution in predator–prey interactions, with implications for the evolution of crypsis and aposematism. Universidade Federal do Paraná. Curitiba, PR, Brazil. 2015. (doi: <https://peerj.com/preprints/865.pdf>).

PERFECTO, I. et al. Greater predation in shaded coffee farms: the role of resident neotropical birds. **Ecology**, v. 85, n. 10, p. 2677-2681, 2004.

PETSCHENKA, G.; AGRAWAL, A. A. Milkweed butterfly resistance to plant toxins is linked to sequestration, not coping with a toxic diet. In: **Proc. R. Soc. B**. The Royal Society, v. 282, n. 1818, p. 20151865, 2015.

PIE, M. R. Signal evolution in prey recognition systems. **Behavioural Processes**, v. 68, p. 47-50, 2005.

POSA, M. R. C.; SODHI, N. S.; KOH, L. P. Predation on artificial nests and caterpillar models across a disturbance gradient in Subic Bay. **Journal of Tropical Ecology**, Philippines, v. 23, n. 1, p. 27–33, 2007.

POULTON, E. B. **The colours of animals: their meaning and use especially considered in the case of insects**. New York: D. Appleton and Company, 1890.

RATCLIFFE, J. M.; NYDAM, M. L. Multimodal warning signals for a multiple predator world. **Nature**, v. 455, p. 96-99, 2008.

REMMEL, T.; TAMMARU, T. Size-dependent predation risk in tree-feeding insects with different colouration strategies: a field experiment. **Journal of Animal Ecology**, v. 78, p. 973-980, 2009.

REMMEL, T.; TAMMARU, T.; MAGI, M. Seasonal mortality trends in tree-feeding insects: a field experiment. **Ecological Entomology**, v. 34, p. 98–106, 2009.

ROWLAND, H. M. et al. Can't tell the caterpillars from the trees: countershading enhances survival in a woodland. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 275, p. 2539–2545, 2008.

ROWLAND, H. M. et al. Countershading enhances cryptic protection: an experiment with wild birds and artificial prey. **Animal Behaviour**, v. 74, p. 1249-1258, 2007.

RUXTON, G. D. et al. Evolutionary implications of the form of predator generalization for aposematic signals and mimicry in prey. **Evolution**, v. 62, p. 2913-2921, 2008.

RUXTON, G. D.; SPEED, M. P.; KELLY, D. J. What, if anything, is the adaptive function of countershading? **Animal Behaviour**, v. 68, p. 445-451, 2004.

RYAN, M. J. Constraints and patterns in the evolution of anuran acoustic communication. p. 637-675 en B. Fritzsche, M. Ryan J., Wilczynski W., Hetherington T. E., W. Walkowiak, eds. **The evolution of the amphibian auditory system**. Wiley, New York, 1988.

RYAN, M. J. The tungara frog: a study in sexual selection and communication. **University of Chicago Press**: Chicago, 1985.

SAM, K.; REMME, T.; MOLLEMAN, F. Material affects attack rates on dummy caterpillars in tropical forest where arthropod predators dominate: an experiment using clay and dough dummies with green colourants on various plant species. **Entomologia Experimentalis et Applicata, Kerala**, v. 157, p. 317-324, 2015.

SAZIMA, I. Juvenile snooks (Centropomidae) as mimics of mojarras (Gerreidae), with a review of aggressive mimicry in fishes. **Environmental Biology of Fishes**, v. 65, p. 37-45, 2002.

SCHMIDT, B. R.; AMÉZQUITA, A. Predator induced behavioural responses: tadpoles of the neotropical frog *Phyllomedusa tarsius* do not respond to all predators. **Herpetological Journal**, v. 11, p. 9-15, 2001.

SEKI, S. I.; TAKANO, H. Caterpillar abundance in the territory affects the breeding performance of great tit *Parus major minor*. **Oecologia**, v. 114, p. 514-521, 1998.

SINGER, M. S. et al. Herbivore diet breadth mediates the cascading effects of carnivores in food webs. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, v. 11, p. 9521-9526, 2014.

SMITH, S. M. Innate Recognition of coral snake pattern by a possible avian predator. **Science: New Series**, v. 187, p. 759-760, 1975.

SPECHT, M. J. S.; PALUCH, M. Immature stages of *Caligo illioneus illioneus* (Cramer) (Nymphalidae: Morphinae: Brassolini). **Neotropical entomology**, v. 38, n. 6, p. 801-808, 2009.

SPEED, M. P. et al. Countershading enhances crypsis with some bird species but not others. **Behavioral Ecology**, v. 16, p. 327-334, 2005.

SPEED, M. P.; RUXTON, G. D. Aposematism: ¿What should our starting point be? **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 272, p. 431-438, 2005.

STAMPS, J. A. Habitat Selection. en: LEVIN, S. A. (Ed.). **The Princeton Guide to Ecology**, Princeton University Press: New Jersey, p. 38-44, 2009.

STEVENS, M.; MERILAITA, S. Animal camouflage: current issues and new perspectives. **Philosophical transactions of the Royal Society**, v. 364, p. 423-427, 2009.

TEAM, R. Core. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2015. Disponible en: <<https://www.r-project.org/>>. Acesso em: 20 junho 2017.

THOMAS, R. J. et al. Dietary conservatism may facilitate the initial evolution of aposematism. **Oikos**, v. 101, n. 3, p. 458-466, 2003.

VAN BAEL, S. A.; BRAUN, J. D.; ROBINSON, S. K. Birds defend trees from herbivores in a Neotropical forest canopy. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, v. 100, p. 8304–8307, 2003.

WAGH, S. T.; RAZVI, N. A. Marascuilo Method of Multiple Comparisons (An Analytical Study of Caesarean Section Delivery). **International Journal of Contemporary Medical Research**, v. 3, n. 4, p. 1137-1140, 2016.

WAGNER, W. E. Deceptive or honest signaling of fighting ability-a test of alternative hypotheses for the function of changes in call dominant frequency by male cricket frogs. **Anim.Behav**, v. 44, p. 449-462, 1992.

WALDBAUER, G. P. Aposematism and Batesian mimicry - measuring mimetic advantage in natural habitats. **Evolutionary Biology**, v. 22, p. 227-259, 1988.

WALLACE, A. R. Mimicry and other protective resemblances among animals. **Westminster and Foreign Quarterly Review**, v. 32, p. 1-43, 1867.

WENNERSTEN, L.; FORSMAN, A. Does colour polymorphism enhance survival of prey populations? **Proc. R. Soc. B**, Kalmar, v. 276, p. 2187–2194, 2009.

WHLEAN, C. J.; HOLMES, R. T.; SMITH, H. R. Bird predation on gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) larvae: an aviary study. **Environmental Entomology**, v. 18, p. 43-45, 1989.

WILEY, R. HAVEN; RICHARDS, DOUGLAS G. Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. In: KROODSMA, D. E.; MILLER, E. K.; OUELLET, H. (eds.). **Acoustic communication in birds**. v. 1. Academic Press, New York, 1983.

WILSON, K.; COTTER, S.; REESON, A. F.; PELL, J. K. Melanism and disease resistance in insects. **Ecology Letters**, v. 4, n. 6, p. 637-649, 2001.

ZAR, J. H. **Bioestatistical analysis**. 5 ed. Prentice-Hall. NJ, USA, 2007.

ZAVIEZO, T. et al. Effects of habitat loss, habitat fragmentation, and isolation on the density, species richness, and distribution of ladybeetles in manipulated alfalfa landscapes. **Ecological Entomology**, v. 31, n. 6, p. 646-656, 2006.

ZUG, G. R.; VITT, L. J.; CALDWELL, J. P. **Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles**. ed. 2, Academic Press, San Diego, California, EEUU, 2001.