

Los Tettigoniidae (Orthoptera: Ensifera) del Parque Regional Nacional Ucumarí: Aspectos interesantes de comunicación acústica

The Tettigoniidae (Orthoptera: Ensifera) from Ucumarí Regional Natural Park (RNP): Aspects of acoustical communication

GLENN K. MORRIS ¹, FERNANDO MONTEALEGRE - Z. ²

Revista Colombiana de Entomología 27(3-4): 93-105 (2001)

Resumen. Algunos parámetros de comunicación acústica para ocho especies de Tettigoniidae del Parque Regional Natural (PRN) Ucumarí se presentan por primera vez. Estas especies pertenecen a tres subfamilias: Pseudophyllinae (5 especies) *Trichottettix pilosula*, *Stetharasa exarmata*, *Chibchella nigrospectula*, *Scopioricus spatulatus*, *Typophyllum* sp.; Conocephalinae: un género (una especie) no descrito y Listroscolidinae de un género (dos especies) no descrito. Se da una breve descripción diagnóstica para cada taxón, la cual es acompañada por otros aspectos ecológicos generales. La estructura física del canto de las 5 especies de Pseudophyllinae encontradas en Ucumarí es amplia. Los cantos de los saltamontes descritos aquí son ruidosos, es decir, con muchas frecuencias. El pico de frecuencias más alto lo presentó *T. pilosula* con 17.5 kHz, el más bajo *Scopioricus spatulatus* con 8 kHz. Sólo una especie tiene energía en el rango ultrasónico y tres especies producen espectros de banda: *Chibchella nigrospectula*, *Stetharasa exarmata* y *Scopioricus spatulatus*; todas las otras tienden hacia espectros de tono puro altos.

Palabras clave: Bioacústica. Colombia. Orthoptera. Saltamontes. Tettigoniidae. Ucumarí.

Summary. Some aspects of acoustical communication of eight species of Tettigoniidae from Ucumarí Regional Natural Park (RNP) are presented for the first time. These species belong to three subfamilies: Pseudophyllinae (5 species): *Trichottettix pilosula*, *Stetharasa exarmata*, *Chibchella nigrospectula*, *Scopioricus spatulatus*, *Typophyllum* sp.; Copiphorinae (1 species): an unnamed genus and species, and Listroscolidinae (2 species): an unnamed genus and species. A brief diagnostic description and general ecological aspects of each species are provided. The physical structure of the five species found in Ucumarí is varied. The songs of the katydids described here are noisy, i.e. with many frequencies. The highest frequency encountered in this group was 17.5 kHz, produced by *T. pilosula*, and the lowest was 8 kHz, produced by *Scopioricus spatulatus*. Only one species presented energy in the ultrasonic range, and three species produced a band spectrum: *Chibchella nigrospectula*, *Stetharasa exarmata* and *Scopioricus spatulatus*; all of the others tend toward high-Q tones.

Key words: Bioacoustics. Colombia. Orthoptera. Katydids. Tettigoniidae. Ucumarí.

Introducción

La familia Tettigoniidae está conformada por insectos orthopteroides conocidos comúnmente con el nombre de saltamontes o chapulines. Representan un grupo bastante diverso, con cerca de 6300 especies descritas (Naskrecki y Otte 1999). Estos insectos muestran relación con los grillos, aunque al parecer los mecanismos de generación de canto en estos dos grupos han evolucionado en forma diferente (Gwynne 1995). Sin embargo, se ha establecido que el taxón hermano de la familia Tettigoniidae es la familia Haglidae (Naskrecki 2000).

Como en otros grupos de insectos, los saltamontes machos producen señales acústicas que tienen función tanto en la formación de parejas como en la expresión de rivalidad entre machos. Estas señales acústicas son generadas únicamente

por adultos y se producen por frotación de una serie de dientes ubicados en el ala anterior izquierda (fila o vena estriduladora), sobre un borde esclerotizado (raspador) ubicado en el área anal del ala anterior derecha. En algunas especies (subfamilia Phaneropterinae), la hembra puede producir señales acústicas en respuesta al llamado del macho, pero el órgano generador es diferente al del macho (Nickle 1976).

Las señales sonoras han sido usadas en estudios de bioacústica enfocados a la formación de parejas (Morris 1980), fisiología (Bailey 1995) y en taxonomía (Walker y Gurney 1972; Morris y Walker 1976; Morris y Beier 1982; Walker y Greefield 1983; Morris *et al.* 1989). En muchos casos estos estudios bioacústicos han ayudado a la separación de nuevos taxa, sobre todo en especies hermanas (Walker *et al.* 1973). Otro interés en el estudio de estas señales

sonoras está en investigar las causas de producción de ultrasonidos y los mecanismos de recepción que muchas especies han desarrollado (Belwood y Morris 1987; Mason *et al.* 1991; Morris *et al.* 1994).

Se pueden encontrar especies semiápteras, ápteras, braquípteras y macrópteras. En especies semiápteras los machos alcanzan a tener unas tegminas (alas anteriores) muy cortas, las cuales alcanzan únicamente el tamaño del campo estridulador y normalmente están cubiertas por el pronotum, de tal forma que a simple vista no se ven. Sin embargo, en las hembras de estas especies, casi siempre las tegminas están ausentes. Hay pocas especies ápteras en las cuales ambos sexos carecen de tegminas, de tal forma que los machos no poseen órgano estridulador y por lo tanto son completamente "mudos". La mayoría de especies de Tettigoniidae son nocturnas, permanecen ocultas durante el día en

¹, ² Dept. of Zoology, University of Toronto, Erindale College 3359, Mississauga, Ontario Canadá

¹ E-mail: gmorris@credit.erin.utoronto.ca

² E-mail: fmonteval@credit.erin.utoronto.ca

troncos de árboles caídos, cortezas, o en el follaje y en la noche salen a realizar sus actividades como oviposición, cópula y alimentación (Nickle 1992; Montealegre 1997).

Los Tettigoniidae son muy diversos en las regiones tropicales, especialmente en Colombia donde muchas especies son aún desconocidas. Solo existen algunos trabajos antiguos que fueron realizados en su mayoría con material colectado en la región andina (Hebard 1927, 1933); otros trabajos son los de Nickle (1985), Montealegre *et al.* (1993), Montealegre y González (1995) y Montealegre (1996). En ellos se describen aspectos taxonómicos de una gran cantidad de especies de Colombia, principalmente de la región andina y del Chocó biogeográfico (especialmente del Valle del Cauca) y se registra la existencia de aproximadamente 250 especies en todo Colombia. Actualmente, se tiene un buen conocimiento de la fauna del departamento del Valle del Cauca, en donde se han registrado más de 130 especies (Montealegre 1997; Montealegre y Morris 1999). Las especies señaladas para Colombia pertenecen a 6 subfamilias: Phaneropterinae, Pseudophyllinae, Copiphorinae, Agraeciinae, Conocephalinae y Listrosclidinae.

A pesar que la mayoría del material examinado en los trabajos de Hebard (op. cit.) provenía de diferentes departamentos de la región andina, no se conocía hasta el presente nada de la fauna del departamento de Risaralda (Montealegre 1997). El primer estudio realizado en este departamento comenzó con una corta visita al Parque Regional Natural Ucumarí en el mes de mayo de 1996, en donde se notó la existencia de posibles nuevos taxa; además se obtuvieron grabaciones del canto de algunas especies. Un año después y en la misma época, se realizaron búsquedas sistemáticas intensas en la noche por los diferentes senderos del parque con el fin de conseguir más información.

Materiales y Métodos

Área de estudio. El Parque Regional Natural (PRN) Ucumarí se encuentra en el departamento de Risaralda a unos 28 km al este del municipio de Pereira, entre las coordenadas planas (3° W de Bogotá):

$$Y = 1.164.000 - 1.178.000$$

$$X = 1.009.000 - 1.019.000$$

El parque se encuentra entre los 1850 y 2600 m de elevación. Limita por el norte y por el oeste con el Parque Nacional Natural Los Nevados, por el sur con la divisoria de aguas de los ríos Otún y Quindío y por el oeste con la quebrada Paloblanco hasta su confluencia con el río Otún. La precipitación varía con el gradiente altitudinal entre 2000 y 4000 mm/año y de igual forma la temperatura entre 12 y 18°C. En esta área se encuentra representada la zona de vida Bosque muy Húmedo Montano (datos tomados de Londoño 1994).

Se incluyen adicionalmente algunos datos de distribución y de campo para algunas especies que se encuentran también en la Reserva Natural La Sirena. Esta reserva se encuentra ubicada en el departamento del Valle del Cauca y pertenece al municipio de Palmira. La Sirena es un bosque premontano de la cordillera central y se encuentra en el área de protección de la cuenca del río Nima (la principal fuente de agua del municipio de Palmira, entre los 3° 32' N, 76° 7' E). Su rango altitudinal va desde los 2600-4100 m y su precipitación varía entre 1600-2800 mm/año.

Trabajo de campo. Los especímenes se colectaron en la noche con la ayuda de lámparas de cabeza por los senderos de ambas reservas. Se realizaron dos visitas al Parque Ucumarí entre los meses de abril y mayo de 1996 y 1997; los especímenes se colectaron por senderos cercanos al refugio turístico La Pastora. El trabajo de campo en la Reserva Natural La Sirena (Palmira) comprendió dos visitas entre los meses de febrero y abril de 1999.

El canto de algunos especímenes se grabó directamente en el campo con equipo limitado al rango audible; otros fueron transportados vivos para ser grabados en el laboratorio. Las grabaciones del campo se realizaron con una grabadora Sony WM D6C Professional y un micrófono ECM 909. Varias veces se usó el "zero-crossing meter" de un detector de murciélagos S-25 para localizar y grabar cantos. La temperatura se tomó con un termómetro digital Omega HH25.

Trabajo de laboratorio. El equipo usado en el laboratorio fue exitoso en la grabación de cantos, tanto ultrasónicos como en el rango audible, desde 1 a 100 kHz. Para esto se empleó equipo Brüel & Kjaer. Se conectó un micrófono condensador ¼ pulgadas (4135) a un amplificador o a un medidor de presión de sonido. La producción total de cualquiera de estos amplificadores se registró en una grabadora de cinta Racal de 4 canales a una velocidad de 30 pulgadas/s. Posteriormente, las señales fueron digitalizadas usando una tarjeta de sonidos Keithley DAS50 y analizados con software DADISP.

Una vez se transportaron los insectos al laboratorio, los machos se encerraron individualmente en jaulas pequeñas elaboradas con tela metálica, la cual facilita la grabación de sus cantos. El micrófono condensador se puso a una distancia aproximada de 10 cm del insecto enjaulado.

Taxonomía. Las descripciones morfológicas de Tettigoniidae se encuentran en Naskrecki (1996) y Montealegre (1996) entre otros. Cuando se dan los tamaños corporales para algunas especies, éstos son expresados en milímetros (mm) y los insectos medidos longitudinalmente desde el fastigium del vértice de la cabeza hasta el décimo tergito.

La determinación taxonómica de los especímenes se realizó por comparación

con referencias publicadas y con material existente en museos, especialmente del Museo de Zoología de la Universidad de Michigan (MZUM) y el Museo Naturhistoka Riksmuseet, Stockholm (MNRS). Se contó también con la opinión de otros expertos: Dr. Piotr Naskrecki, de la Universidad de Connecticut y el Dr. Theodore Cohn, MZUM.

Los nuevos taxa, pertenecientes a la subfamilia Pseudophyllinae, han sido recientemente descritos (Montealegre y Morris 1999), mientras que la descripción de las especies nuevas de otras subfamilias (Copiphorinae y Listrosclidinae) se encuentra en progreso.

Terminología. La siguiente terminología es usada para describir las señales acústicas (según Morris y Walker 1976; Morris *et al.* 1989; Morris 1999).

Longitud de onda (λ). En toda ondulación periódica, la perturbación se repite a intervalos iguales de distancia λ , que corresponden a la llamada *longitud de onda*. La longitud de onda de una ondulación sinusoidal es la distancia entre dos crestas adyacentes.

Amplitud de onda (A). Es la altura de una cresta o la profundidad de un valle, medidas a partir de la posición de equilibrio de la onda.

Periodo (T). Es el tiempo para un ciclo completo de una oscilación u otro movimiento regularmente repetido.

Frecuencias de las ondas acústicas. Hay vibraciones mecánicas de frecuencias muy variadas. La unidad de frecuencia es el *hertz* (Hz), pero cuando se manejan frecuencias altas es común expresar la frecuencia en múltiplos de mil (kHz). El oído humano solo percibe vibraciones cuyas frecuencias se encuentran entre 20 hertz y 20×10^5 hertz (20 kHz). Las oscilaciones cuyas frecuencias se encuentran entre estos límites se denominan sonidos, pero la palabra *acústica* es usada por los físicos para referirse también a las ondulaciones mecánicas cuyas frecuencias se encuentran fuera del espectro audible. Si la frecuencia es superior a la sonora, las ondulaciones se llaman ultrasónicas.

Intensidad. La intensidad del sonido se refiere a la sensación de fuerza o volumen, aunque esto depende también de la frecuencia. Es inversamente proporcional al cuadrado de la distancia de la fuente. El nivel de intensidad de un sonido es la intensidad respecto de un patrón convenido. La unidad fundamental es el *bel*, pero generalmente se usa el *decibel* (dB) (1 dB = 0.1 bel). El umbral de la audición se toma como 0 dB en la medida del sonido. Diez veces este nivel de potencia es 10 dB.

Armónico. Los sobretonos cuyas frecuencias son múltiplos *enteros* de la frecuencia fundamental se denominan armónicos. La frecuencia fundamental se denomina primer armónico, el primer sobretono, el segundo armónico y así sucesivamente.

Llamada (=canto). Es el patrón de amplitud de tiempo más repetitivo durante la emisión del canto del insecto.

Periodo de llamado (o de canto). Es el intervalo de tiempo entre dos cantos sucesivos que incorpora el intervalo del silencio entre cantos (Fig. 1).

Duración del ciclo. Es la proporción del periodo de canto gastado emitiendo sonido.

Pulso. Un tren de onda aislado en tiempo por una modulación de amplitud (AM) que declina a nivel de ruido del fondo.

Periodo de pulso. Es el espacio de tiempo entre un pulso y el pulso que le sigue.

Pulso de decadencia rápida. Un tren de onda caracterizado por rondas transitorias, una forma de onda compleja y decadencia rápida después de uno o pocos ciclos de máxima amplitud.

Pulso sinusoidal sostenido. Un tren de onda caracterizado por rondas graduales (en vez de rondas transitorias) y una forma de onda sinusoidal, sostenido por varios o muchos ciclos en su más alta amplitud o cerca de ella.

Tren de pulso (TP). Un primer orden de agrupamiento de dos o más pulsos, generalmente con alguna regularidad y su velocidad de repetición precedida y seguida por un periodo de silencio substancialmente más grande en duración que cualquiera de los intervalos de tiempo entre los pulsos (Fig.1).

Grupo de trenes de pulsos (GTP). Un segundo orden de agrupamiento de pulsos. Una secuencia de dos o más trenes de pulsos mutuamente distintos. TPs y GTPs nunca son idénticos y es materia de opinión y sentido común de cuán diferentes pueden ser éstos antes que sean considerados distintos (Fig. 1).

Tren de pulso mayor (TPMa). Es el TP con más duración y con mayor intensidad dentro de un GTP (Fig. 1).

Tren de pulso menor (TPMe). Es el TP con duración más corta e intensidad menor dentro de un GTP (Fig. 1). Los pulsos de un TPe por lo general se traslapan mientras que los de un TPMa son discretos y separados por silencios. La velocidad de los pulsos de un TPe es siempre notablemente más alta que la velocidad de los pulsos de su TPMa asociado.

Intervalo de silencio post-mayor (ISPMA). Es el intervalo de silencio que sigue después de un TPMa (Fig. 1).

Intervalo de silencio post-menor (ISPMe). Es el intervalo de silencio que sigue después de un TPe (Fig. 1).

Fonótomo. El término fonótomo fue usado por (Leroy 1966), y puede definirse como todo el canto producido durante un ciclo del movimiento de las tegminas. Un

fonótomo es un componente del sonido definido con base en el comportamiento de las tegminas. Como tal, puede ser difícil de aplicar cuando la base del movimiento generador del sonido no se conoce con exactitud. La velocidad de la estridulación impide por lo general, asociar el movimiento generador a los elementos de señales por simple observación. Por lo tanto en ausencia de técnicas especiales, es posible predecir el fonótomo de una especie en particular. Sin embargo muchas especies alternan dos tipos de pulso o trenes de pulso, uno corresponde presumiblemente al movimiento del raspador en la clausura (o cierre) y el otro en la apertura de las tegminas. Así, el termino fonótomo es usado aquí como una probable unidad repetitiva, aun cuando la correspondencia de los elementos sonoros al movimiento generador sea desconocida.

Q (el factor de calidad). El término Q describe las propiedades de resonancia de un sistema, es decir es una medida del rango de frecuencias en que un sistema opera exitosamente (Bennet-Clark 1999; Prestwich *et al.* 2000). Cuando se tienen valo-

res Q grandes (en comparación a valores previamente conocidos), es un indicio que el sistema está sintonizado (hecho) para resonar simultáneamente con el mecanismo que lo estimula. En el caso de los saltamontes, el mecanismo implica un plectro o raspador que es frotado sobre una hilera de dientes. En especies con factor Q alto, cada vez que el raspador contacta un diente se produce una vibración de la membrana (o membranas) amplificadoras del espejo. O sea que la velocidad de contacto del raspador sobre los dientes se convierte en función de la frecuencia generada (a la cual la membrana amplificadora vibra) y la relación se dice que es 1:1; de tal forma que se produce un ciclo (u onda) por cada diente tocado y antes que esta onda sonora decaiga, se produce el siguiente contacto y en general el ciclo se sostiene. Esto indica que mediante un oscilograma podemos predecir el número de dientes que el raspador contacta para generar el sonido. El espectro producido por este tipo de mecanismo posee una sola frecuencia y en acústica se conoce como *tono puro* (también musical, de alto Q o resonante). En espe-

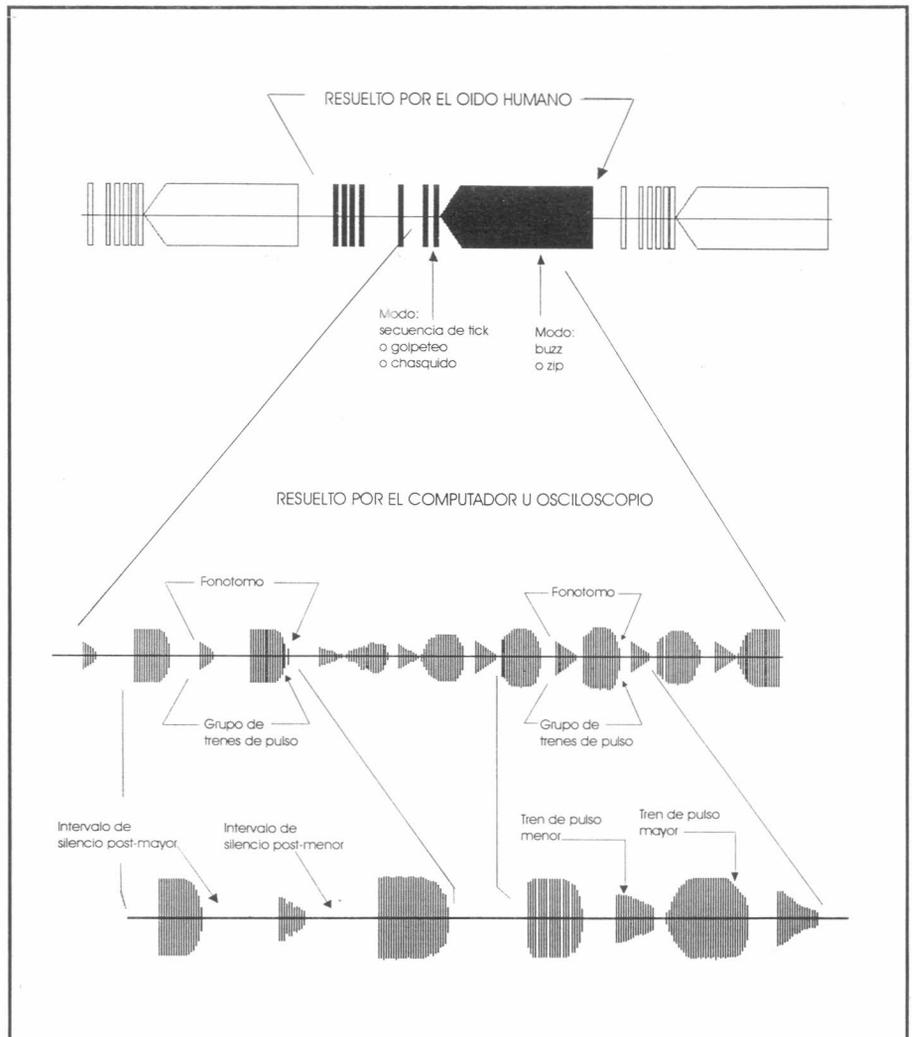


Figura 1. Representación hipotética de un sonograma para explicar la terminología empleada en el texto (modificado de Morris y Walker 1976; Morris *et al.* 1989).

cies en donde la membrana amplificadora genera diferentes vibraciones (frecuencias) por cada diente tocado, no existe una relación 1:1 en el sistema, las oscilaciones producidas van a decaer antes de que el raspador contacte el próximo diente de la fila y el sonido va a presentar un espectro de banda ancha. Este tipo de sonido se conoce como ruidoso, no resonante o de Q bajo.

El factor Q se puede calcular de varias formas, pero una forma sencilla es usando un oscilograma y midiendo la amplitud de cada ciclo en la decadencia del pulso (no en el incremento [Bennet-Clark 1999]). Se calcula el valor absoluto de la pendiente de la recta que resulta de graficar las ondas con el número asignado (desde la onda cero a la onda n, esto depende de la cantidad de ondas de interés) en el eje X contra el logaritmo natural de las amplitudes para cada una de esas ondas en el eje Y. Mediante la ecuación:

$$Q = \frac{\pi}{\ln_decadencia}$$

se calcula el valor. Normalmente Q superiores a 15 se consideran altos (Prestwich et al. 2000; Montealegre y Morris 2001).

Muchos saltamontes y grillos mueven sus tegminas tan rápidamente (para estridular) en un movimiento de "ida y regreso" (clausura o apertura) que se requiere de técnicas muy sofisticadas de fotografía para saber si un determinado TP coincide con la apertura o clausura de las tegminas durante la estridulación. Se ha encontrado que los TPMa coinciden con la clausura de la tegmina mientras que los TPMe coinciden con la apertura (Thomas y Alexander 1962). Sin excepción, los componentes del canto más intensos y más prolongados son producidos en la clausura o cierre de las tegminas.

Algunos componentes del canto de ciertos saltamontes pueden ser percibidos por los humanos. Es conveniente usar términos descriptivos basados sólo en la percepción de cantos que el oído humano puede efectuar. El componente de canto temporal más corto que puede ser resuelto completamente por un receptor huma-

no podría componerse de otros sonidos más cortos. Aunque nuestro oído no puede separar claramente esta infraestructura, podemos percibir su presencia como la impresión que da un sonido "particular" o "serrado". La tabla 1 resume la definición de ocho componentes de sonido diferentes de acuerdo a si el componente dura más de un segundo o menos, si el componente es ruidoso (si tiene muchas frecuencias portadoras diferentes) o si es musical dominado por una sola frecuencia y si su calidad indica una infraestructura.

Zumbidos (buzz), golpeteos y secuencias de *tictac (tick)* (Fig. 1). Las distinciones de estos términos se basan en las tasas de repetición de fonótomos. Los *zumbidos* son el resultado de las tasas altas de fonótomos; el fonótomo individual no puede ser resuelto por nuestro oído y el sonido no da la impresión de tener TPs y GTPs (Fig. 1). Si la velocidad del fonótomo es muy baja, haciendo posible contar y distinguir fonótomos individuales, el componente del sonido se define como una secuencia de *tictac*. En fonótomos de velocidades intermedias se puede detectar como un *zumbido* con calidad-tremulante o secuencia de *tictacs* en las cuales las unidades ocurren muy rápidamente para ser contadas; en tal caso se describe el componente de canto como un *golpeteo*. Se debe tener presente el efecto substancial de la temperatura sobre la velocidad de fonótomos; el mismo componente de canto identificado como un *golpeteo* a una temperatura alta puede sonar como una secuencia de *tictac* a una temperatura más baja.

Otros términos útiles referentes a la resolución del oído humano son *silbido (zip)* y *chasquido (smack)*. Un *silbido* es un *zumbido* corto con menos de 1 segundo en duración, el cual tolera un incremento notable en la amplitud desde el primer tercio hasta un medio de su producción. Un *chasquido* es un *tictac* particularmente ruidoso y cargado de sonido (Fig. 1).

Resultados

La fauna de Tettigoniidae del PRN Ucumarí comprende hasta el presente ocho especies en las subfamilias Pseudophyllinae (5 especies), Copiphorinae (1 especie) y

Listroscelidinae (2 especies). A continuación se presenta una breve descripción morfológica (basada en la descripción original) y algunos aspectos generales de su biología acompañados por una amplia descripción de los componentes acústicos de cada una. Algunos géneros y especies no han sido descritos todavía y por ello sólo se presenta una diagnosis general.

SUBFAMILIA PSEUDOPHYLLINAE

Trichotettix pilosula Stål 1873

Distribución. El género *Trichotettix* es endémico de Colombia. Esta especie ha sido registrada para Santa Helena, Antioquia (Hebard 1933, registro incierto) y PRN Ucumarí (Risaralda).

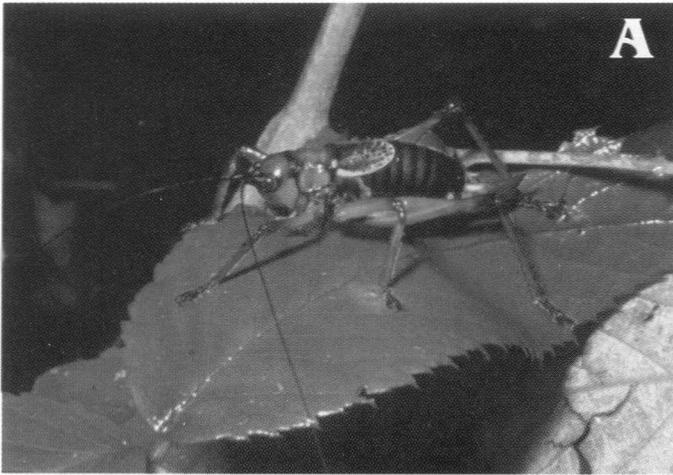
Diagnóstico. *Trichotettix pilosula* puede ser identificada con base en los siguientes caracteres: coloración marrón rojizo con algunas impresiones negras y crema (Fig. 2A). Cuerpo y patas con pubescencia uniforme; ojos globosos, ocelo frontal ovoide y diminuto; superficie de la frente casi lisa; pronotum esparcidamente granular; todos los lóbulos geniculares espinosos excepto el interno del fémur medio; fémur medio con 1-3 espinas ventrales. Venación de las tegminas amarilla, tegminas de las hembras fuertemente reducidas o ausentes; vena estriduladora del macho con 110 dientes separados entre sí por una distancia corta (15.3 m) (Fig. 3A). Décimo tergito del macho ampliamente hendido en forma de U, el de la hembra con incisión en forma de V, placa supraanal triangular en ambos sexos; cerci del macho algo esbeltos, con dos dientes apicales más o menos iguales en forma y tamaño; placa subgenital del macho apicalmente un poco truncada, con styli cilíndricos, placa subgenital de la hembra en forma de cuchara; ovipositor notablemente corto y ancho. El tamaño promedio de los individuos de la población de Ucumarí varía entre 20.8 mm para los machos y 23.8 mm para las hembras.

Biología. Las especies del género *Trichotettix* habitan principalmente bosques de niebla. En el día los individuos permanecen ocultos en troncos en descomposición y bromelias. Algunas especies usan el agua acumulada en estas plantas como medio de escape, pues los individuos se sumergen por algunos minutos al ser perturbados. Se desconocen los hábitos alimentarios, pero de acuerdo con su estructura mandibular se cree que son fitófagos. *Trichotettix pilosula* es relativamente abundante en Ucumarí; los machos comúnmente se escuchan cantando en árboles y arbustos grandes, a más de 1 m de altura.

Acústica. El canto de dos machos se grabó en condiciones de laboratorio a 21°C. Además, se logró una grabación del canto de uno de estos machos en condiciones naturales a 11°C. Cada canto es un *golpeteo* que comprende 2 pulsos sinusoidales cortos, emparejados en tiempo y

Tabla 1. Terminología usada para describir los componentes del canto con base en la percepción del oído humano (las palabras empleadas para describir cada sonido se presentan con su equivalente en inglés entre paréntesis). La duración se expresa en segundos (s). Modificado de Morris et al. 1989

Infraestructura, duración	Ruidoso	Musical
Ausente, < 1s	tictac (tick)	nota
Presente, < 1s	silbido (zip)	chirrido (chirp)
Ausente, > 1s	zumbido (buzz)	tono
Presente, > 1s	chasquido (smack)	trémolo (trill)



Trichotettix pilosula



Chibchella nigrospecula



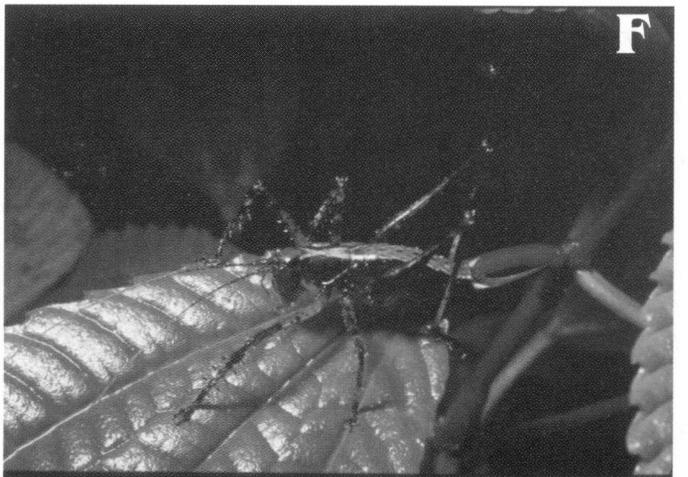
Stetharasa exarmata



Typophyllum sp.



"Copiphorinae miniatura"



"Listrosclidinae negro"

Figura 2. Algunas especies de Tettigoniidae del parque. A. *Trichotettix pilosula* (hembra), B. *Chibchella nigrospecula* (macho), C. *Stetharasa exarmata* (macho), D. *Typophyllum* sp. (macho), E. "Copiphorinae miniatura" (hembra), F. "Listrosclidinae negro" (hembra). B, C, E, cortesía de F. Vargas; A, D, F, fotografías de G.K. Morris.

cada par (cada canto) se repite por varios minutos sin interrupción (Fig. 4A). Esto hace recordar el sonido de un motor en miniatura. Cada pulso dura cerca de 1.6 milisegundos (ms) (Fig. 4B). En el laboratorio un macho dio un promedio de 8.5 pares por segundo, su periodo de pares fue 117 ms con un periodo de pulso de 27 ms. El otro macho repitió pares a 7.8 por segundo; su periodo de par fue 128.5 ms. En el campo este mismo macho tuvo un promedio de pares de 3.3 por segundo, el periodo de pulso fue de 55 ms. A 21°C, los pares (no los pulsos) son resueltos por el oído humano. Pero a temperaturas bajas, cada pulso llega a ser discriminable por éste y su naturaleza de pares muy evidente.

La amplitud de un pulso se incrementa rápidamente para formar entre 7 y 14 ondas intensas, con poca o ninguna altiplanicie y luego existe alguna variación de amplitud en larga decadencia (Fig. 4B). Posiblemente cada par de pulsos constituye un fonótomo, es decir, los dos corresponden a un ciclo del movimiento de las tegminas. Pero esto es difícil de considerar cuando la fila estriduladora tiene un gran número de dientes (110, $n=1$) (Fig. 3A). Alternativamente se pueden producir varios pares de pulsos durante un recorrido de la fila estriduladora.

El espectro está dominado por un simple pico moderadamente estrecho, cercano a los 17 kHz (Fig. 4C). Se encuentran también armónicos débiles, pero estos están 20 dB por debajo del tope de energía del pico principal. Uno de los machos produjo su máximo pico a 17.5 kHz (rango 17.0-17.7). El otro macho produjo picos levemente más bajos, a 16.3 kHz (rango 16.3-16.4). El pico principal medio obtenido para el segundo macho en condiciones naturales fue de 16.3 kHz: exactamente el mismo conseguido a 11 y 21°C.

Chibchella nigrospectula Montealegre & Morris 1999

Distribución. Vertiente occidental de la cordillera central en áreas pertenecientes al PNN Las Hermosas (Reserva Natural La Sirena) y zonas adyacentes en el Departamento de Risaralda (PRN Ucumarí).

Diagnóstico. La coloración es una combinación de marrón, negro y amarillo crema. En todos los especímenes examinados el margen dorsal del fastigium es verde y el vertex siempre marrón oscuro. El margen superior de los lóbulos laterales del pronotum es negro. Las tegminas son marrón y su venación sobre el campo costal es crema, mientras que la del campo postradial es marrón como la tegmina; el espejo del campo estridulador es negro (Fig. 2B) y la vena estriduladora es marrón rojizo en la parte dorsal. Los fémures tienen marcas algo esparcidas de color marrón. La fila estriduladora es más bien recta, con cerca de 87 dientes homogéneamente distribuidos y distanciados a aproximadamente 40.7 μ entre sí (Fig. 3B). El tamaño promedio de los individuos de la pobla-

ción de esta especie en Ucumarí es de 29.2 mm en machos y 33.2 mm en hembras.

Biología. Esta especie, al igual que sus otros congéneres, habita en bosques de niebla. Ha sido encontrada en los departamentos de Risaralda (PRN Ucumarí) y Valle del Cauca (Palмира, Reserva Natural La Sirena) donde es fácil capturar especímenes camuflados en musgos en bordes de senderos ecológicos. Aunque su canto alcanza a ser percibido por los humanos, no es fácil localizar machos mediante sus señales acústicas.

Acústica. Solamente el canto de un macho se registró exitosamente con equipo especial de ultrasonido. Este se grabó varias veces a una temperatura de 20°C. Cada canto está compuesto de silbidos (*zips*), dados solos o frecuentemente en grupos de 2, rara vez en grupos de 3 (Fig. 5A). La duración de un silbido es de 45-50 ms aproximadamente. La repetición de silbidos es muy rápida: el periodo de silbido dentro de un silbido múltiple es 130 ms. De catorce llamadas consecutivas a 20°C, 9 dobles y el resto simples, el periodo medio de canto fue de 8.3 s (rango: 2.6 - 18.6 s). Este insecto usó silbidos simples cuando comenzó a cantar, cambiando después a silbidos dobles o triples. Cada silbido consiste en casi ocho pulsos de decadencia rápida (pulsos transitorios) que ocurren a una velocidad variable de 160-240 por segundo. Los pulsos son particularmente distintos, con una onda que decrece completamente antes que se inicie el próximo pulso (Fig. 5B).

El canto es fácilmente audible y de acuerdo con esto, la mayoría de la energía espectral se encuentra en el rango audible de los humanos (Fig. 5C). La forma de la onda de pulso (Fig. 5D) es compleja, creando una banda de espectro que va desde 5 a 25 kHz (Fig. 5E). No parece haber algún pico predominante, aunque hay subpicos a 5 y 10 kHz.

Este insecto se observó produciendo también series de llamadas vibratorias mientras se encontraba enjaulado en el laboratorio. Las series de llamadas vibratorias eran alternadas con llamadas acústicas.

Stetharasa exarmata Montealegre & Morris 1999

Distribución. Vertiente occidental de la cordillera central en jurisdicción del PNN Las Hermosas (Reserva Natural La Sirena) y zonas adyacentes del departamento de Risaralda (PRN Ucumarí).

Diagnóstico. Ambos sexos son de color marrón claro con algunas marcas amarillo crema (Fig. 2C). En la cabeza ambos sexos tienen una raya postocular y otra medio dorsal de color negro. El pronotum lleva algunas rayas amarillo crema que se extienden desde la cabeza hasta los ángulos posteriores del disco pronotal. El fémur medio tiene manchas preapicales dorsa-

les amarillo pálido difusas, este apéndice es negruzco en la parte ventral; el fémur posterior posee esta misma coloración en su parte dorsal. La vena es un poco curvada y posee cerca de 85 dientes distanciados entre sí a 34.3 μ aproximadamente (Fig. 3C). El tamaño promedio de los individuos de esta población es 26.7 mm en machos y 28.2 mm en hembras.

Biología. Excepto por lo que se sabe de su bioacústica, su biología permanece prácticamente desconocida. La abundancia de esta especie en Ucumarí parece ser alta y es fácil encontrar individuos en vegetación baja por los senderos del parque. Sin embargo, esta especie ocurre en real abundancia en el Valle del Cauca en la Reserva Natural La Sirena donde en las noches se escuchan grandes grupos de machos realizando coros sincronizados.

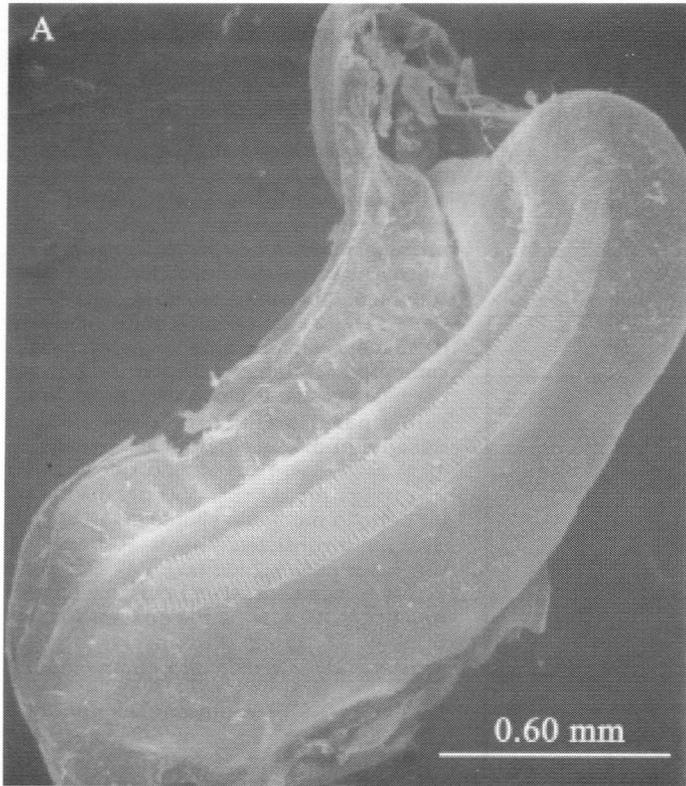
Acústica. Solamente el canto de un macho se grabó en condiciones de laboratorio. Este macho produjo varias llamadas, cada una con un poco menos de 2 segundos en duración. La duración promedio de cada canto ($n=4$) fue de 1.8 segundos. En cada canto se produjeron 6 fonótomos (Fig. 6A). En general, se puede describir el canto como un *golpeteo* corto, imperceptible a casi todos los oídos humanos, excepto aquellos agudos de personas jóvenes.

Cada fonótomo (Fig. 6B) se compone de un tren de más baja amplitud y de pulsos de decadencia rápida (TPMe) combinado con un tren mayor más intenso (TPMa). El espectro resultante del TPMe contiene una banda coherente de frecuencias transportadoras entre 16 y 34 kHz (Fig. 6C). La energía está distribuida más bien uniformemente sobre esta banda de tal forma que no hay algún pico que identifique la frecuencia y no hay una diferencia apreciable entre el espectro de los dos tipos de trenes (TPMe y TPMa).

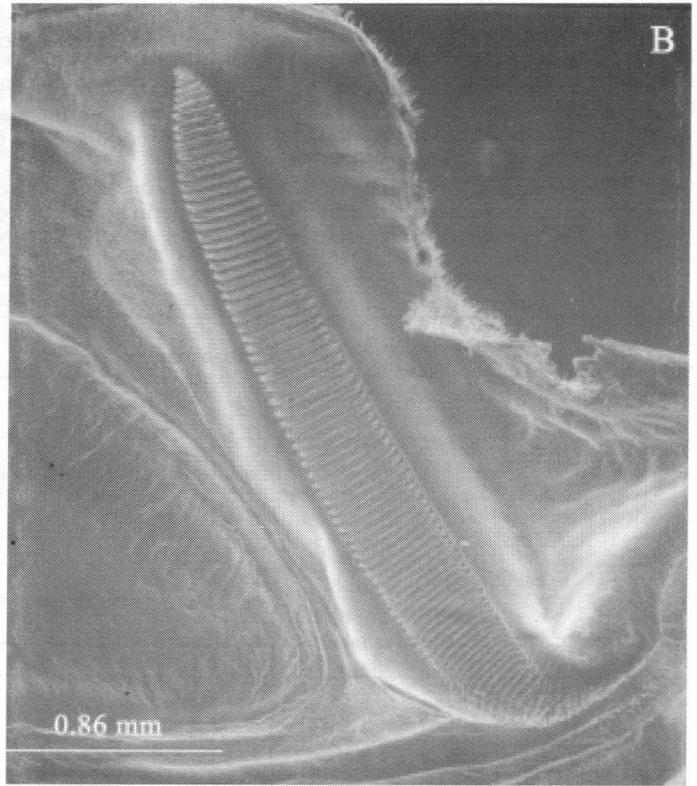
El periodo de fonótomo de esta especie es 272 ms. La velocidad del fonótomo a una temperatura de 20°C fue 3.2 por segundo. Hay 42 pulsos en el tren menor producidos a una velocidad de 420 por segundo, mientras en el tren mayor hay 32 pulsos que ocurren a una velocidad de 220 por segundo (Fig. 6B). Es notable en esta especie la coherencia inusual de los pulsos del tren menor (TPMe) y su larga duración, casi 100 ms. Los dientes de la fila estriduladora son conspicuamente uniformes en anchura y espacio (Fig. 3C). Posiblemente la morfología de esta fila está relacionada con la separación de pulsos más clara en tiempo. La duración del tren es muy larga comparada con otros Tettigoniidae que no producen resonancia, como *Conocephalus* spp., por ejemplo.

Scopioricus spatulatus Montealegre & Morris 1999

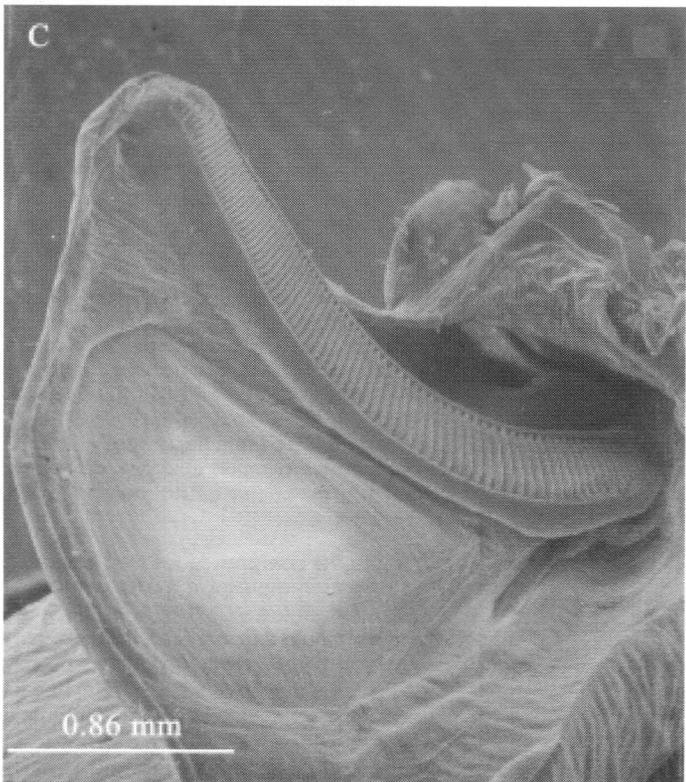
Distribución. Vertiente occidental de la cordillera central, donde se conoce solamente de PRN Ucumarí, (Risaralda) y Páramo de Letras 3700 m (Caldas).



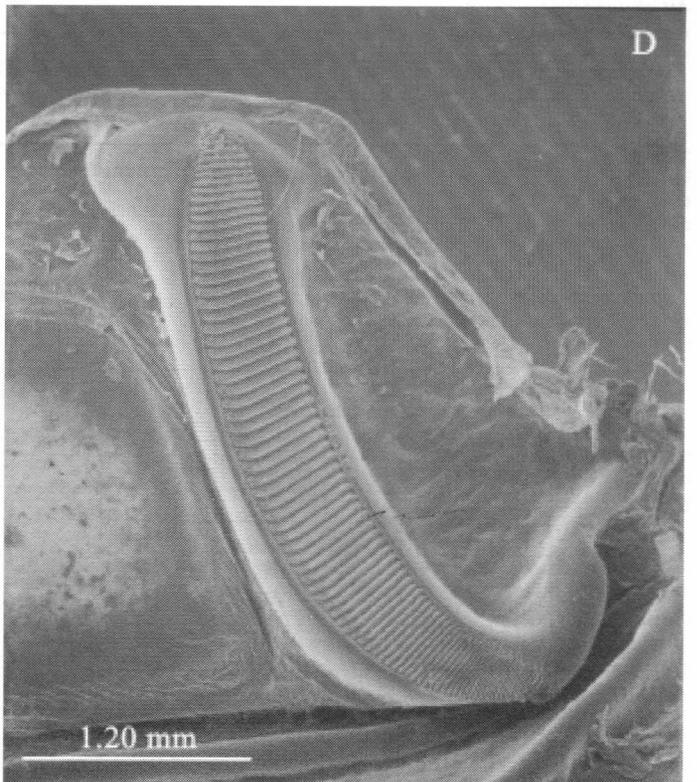
Trichotettix pilosula



Chibchella nigrospecula



Stetharasa exarmata



Scopiolicus spatulatus

Figura 3. Detalle de la fila estriduladora de algunas especies mostrando forma y número de dientes. A. *Trichotettix pilosula*, B. *Chibchella nigrospecula*, C. *Stetharasa exarmata*, D. *Scopiolicus spatulatus*. Después de Montealegre y Morris 1999.

Diagnóstico. Son insectos pequeños, más bien robustos y de color verde uniforme (algunos individuos tienen puntos necróticos sobre las tegminas). Los machos difieren de las hembras en la forma de las tegminas; en los machos el margen anal de las tegminas es fuertemente convexo, mientras que en las hembras es menos pronunciado y la apariencia de la tegmina es más esbelta. Se considera de

gran importancia para distinguir esta especie la espina procoxal, la cual tiene forma de espátula; esta característica autapomórfica (derivada de la condición ancestral) es inusual en Tettigoniidae. La vena estriduladora tiene alrededor de 80 dientes funcionales, distanciados entre sí casi constantemente a 67.1μ (Fig. 3D). El tamaño promedio de los individuos de esta población es 24.8 mm en machos y 31.1

mm en hembras; el ancho de las tegminas es 11.1 (machos) y 9.3 (hembras).

Biología. Es muy probable que sean fitófagos, su biología es desconocida.

Acústica. El canto de esta especie es fuerte y penetrante. Los machos cantan también con persistencia en cautividad y curiosamente en medio de bruscos movimientos mientras están siendo transportados. Las series (o rondas) de cantos están separadas por varios minutos de silencio. Cada serie de llamadas (cantos) consiste de una sucesión de silbidos ásperos, típicamente se producen 7, pero se pueden dar hasta 9. Cada silbido hace recordar un ruido parecido al producido por un desajustador automático de pernos. A 19°C la duración del silbido calculada en una ronda fue de casi 360 ms ($n=6$) con un periodo medio de silbido de 13 segundos; hubo consistentemente 10 trenes de pulso por cada silbido (Fig. 7A). Cada uno de los trenes tiene 45-50 pulsos y un tren tipo tiene cerca de 32 ms de duración, los otros duran 37 ms. El tren más largo es solo ligeramente más alto en amplitud.

La igualdad aproximada en amplitud y duración de dos trenes de pulso sucesivamente distintos es un patrón de modulación de amplitud (AM) inusual para el canto de un saltamontes. Frecuentemente un tren con intensidad notablemente más corta y más baja, será producido entre trenes con intensidad más larga y más intensa. Pero aquí los dos tipos son casi iguales (Fig. 7A). El receptor recibe la impresión que el emisor cambia de orientación con cada secuencia sucesiva, tal como ocurre con el sonido hacia adelante y hacia atrás (ida y venida) producidos cuando se asierra madera con un serrucho. Los despliegues de la tegmina durante el silbido pueden ser seguidos a simple vista y de esta forma se pudo confirmar la existencia de golpes efectivos con sonidos aproximadamente iguales en direcciones opuestas. Hay alguna similitud en la estructura de la fila estriduladora de esta especie y la de *Stetharasa exarmata*, también habitante de esta zona (comparar Figs. 3C y 3D). Sin embargo los dientes de la fila estriduladora de *S. spatulatus* están separados entre sí a una distancia de casi el doble de lo que están los de la fila estriduladora de *St. exarmata*.

La figura 7B comprende un tren hecho en una dirección (apertura) a alta resolución mientras la figura 7D es un tren hecho en dirección opuesta (clausura), los espectros de cada uno son idénticos (Fig. 7C, E). Hay dos picos en un espectro de banda; uno es de casi 8 kHz y el otro, aproximadamente a la misma intensidad, es casi de 23 kHz. El volumen de energía espectral de este insecto está en el rango audible.

Typophyllum sp.

El género *Typophyllum* pertenece a la tribu Pterochrozini en la cual se agrupan especies que mimetizan hojas secas (Fig. 2D).

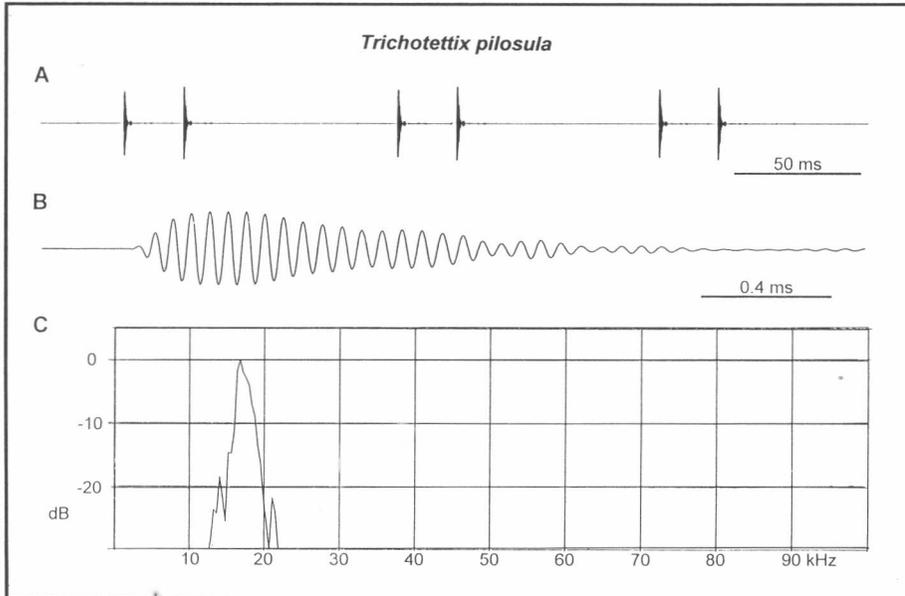


Figura 4. Análisis del canto de *T. pilosula*. A. Tres llamadas, B. Un simple pulso a alta resolución, C. Espectro de potencia del pulso visto en B.

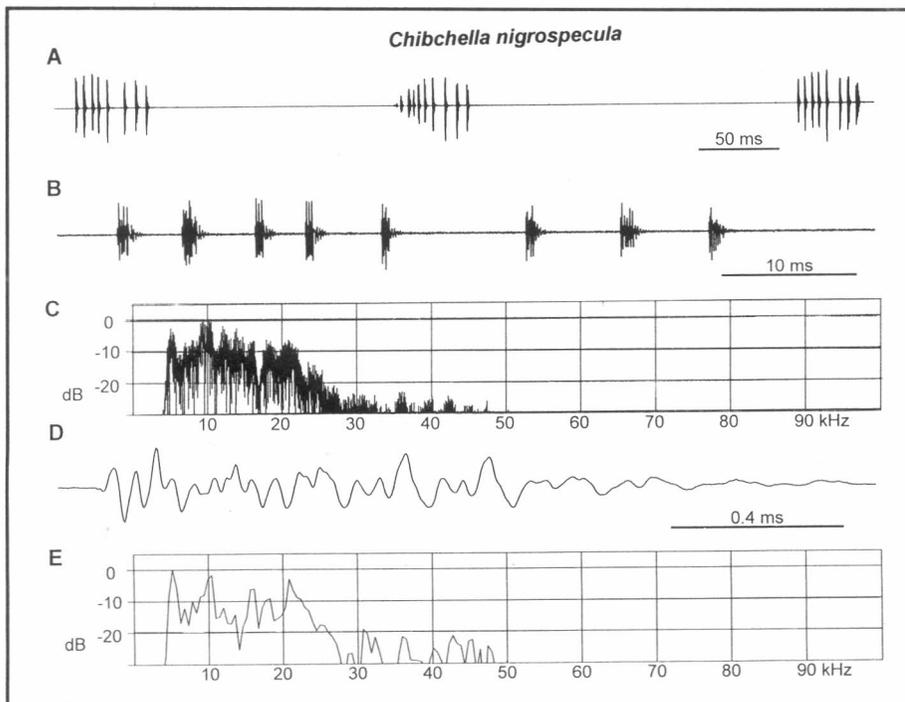


Figura 5. Análisis del canto de *Chibchella nigrospectula*. A. Una llamada compuesta de tres zips, B. Un zip a alta resolución, C. Espectro de potencia de B., D. Forma de onda compleja de un pulso simple de B., E. Espectro de potencia de D.

Se encontró una sola especie perteneciente a este género pero la sistemática de este grupo es complicada y aún no se tiene certeza de su identidad.

Esta especie exhibe un despliegue aposemático inusual que consiste en la exposición de manchas que simulan ojos en la base de los miembros. La membrana trocanto-coxal de los dos pares de patas anteriores es de color naranja fluorescente, bordeado por pigmentación negra que contrasta en la parte distal de la coxa y

proximal del trocánter. La extensión de fémur y trocánter relativa a la coxa expone esta membrana (de forma semilunar) dando la apariencia de un par de "ojos".

Acústica. La descripción del canto se basa en la grabación del llamado de un solo espécimen macho en condiciones de laboratorio a una temperatura de 26°C. Esta temperatura es alta en comparación con la temperatura normal de Ucumarí. En la grabación este macho produjo 3 rondas de cantos de cuatro pulsos sibilantes, cada

uno compuesto de dos fonótomos, (Fig. 8A). Se dieron cinco o 6 llamadas entre 3 y 6 segundos con rondas separadas por un tiempo de 17 a 18 segundos. La duración promedio del canto para este macho fue 95 ms (n=13). Hay una pausa consistente leve antes del pulso concluyente, el cual por lo general comienza más abruptamente. Los valores medios de duración de pulso para los cuatro pulsos sucesivos fueron 23.3, 17.6, 12.3 y 34.3 s, respectivamente.

El canto es fácilmente percibido por el oído humano, ubicándose casi completamente en el rango audible (Fig. 8C). Hay dos picos espectrales de intensidad comparable armónicamente relacionados. El más intenso es casi 12.1 kHz mientras su fundamental aparente, 6.8 kHz, está levemente suprimido (valor medio para n=13 llamadas, FFT calculada sobre el total de cada canto). La forma de onda (Fig. 8B) muestra el patrón característico de dos frecuencias transportadoras dominantes relacionadas armónicamente. En vista de contar con un solo espécimen no fue posible diseccionar la vena estriduladora para los estudios detallados de ésta.

COPIPHORINAE

Los Copiphorinae del PRN Ucumarí están representados por un género y una especie. Este género (de especies pequeñas) es nuevo para la ciencia (Morris y Montealegre en prepar.). Algunos especímenes se encontraron perchados en hojas de arbustos a unos pocos metros por encima del suelo cerca al campamento en PRN Ucumarí. En un comienzo se creyó que esta especie pertenecía a un género descubierto recientemente en Costa Rica (Naskrecki, com. pers.), el cual parece estar relacionado con el género *Eriolus* Bolívar (Bolívar 1888) pero presenta más similitud con el género *Borinquenula* (Walker y Gurney 1972). Estudios más detallados en sistemática y acústica, referentes a esta especie, se encuentran en progreso; mientras tanto, a esta especie se le da el nombre asignado en el campo "Copiphorinae miniatura".

"Copiphorinae miniatura"

Distribución. Vertiente occidental de la cordillera central en jurisdicciones de los departamentos del Valle del Cauca y Risaralda.

Diagnóstico. Son insectos muy pequeños (machos 14.2, hembras 17.8) de color verde claro. Los machos son braquípteros y las hembras ápteras (Fig. 2E). Los machos llevan un punto negro muy visible rodeado suavemente de color naranja sobre la vena estriduladora.

Acústica. Un solo macho fue grabado exitosamente en condiciones de laboratorio. El canto de esta especie es muy fino e imperceptible al oído humano, pero es muy intenso en el rango ultrasónico: 95 dB a 10 cm de distancia. Cada canto es un silbido interrumpido, el cual se inicia me-

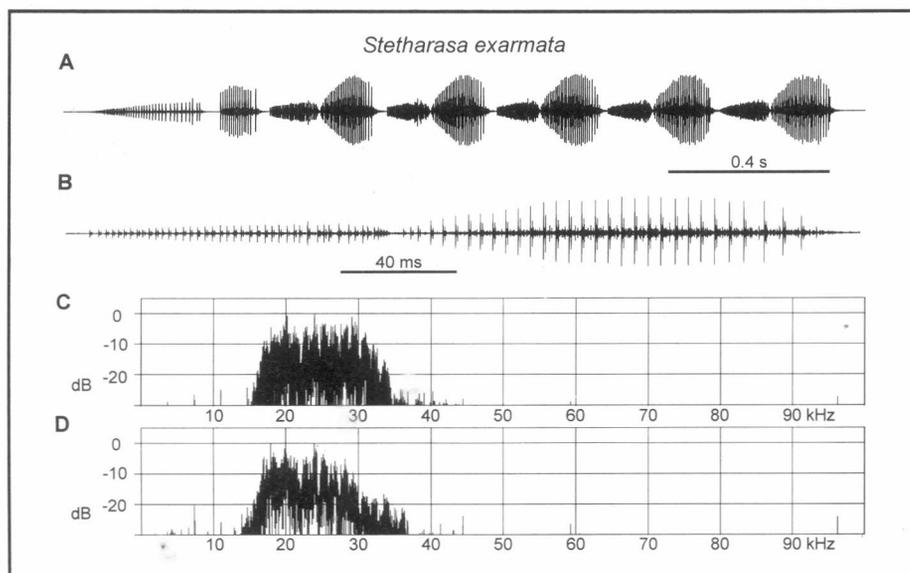


Figura 6. Análisis del canto de *Stetharasa* sp. A. Porción de secuencia, B. Un fonótomo, C. Espectro de potencia de A., D. Espectro de potencia de B.

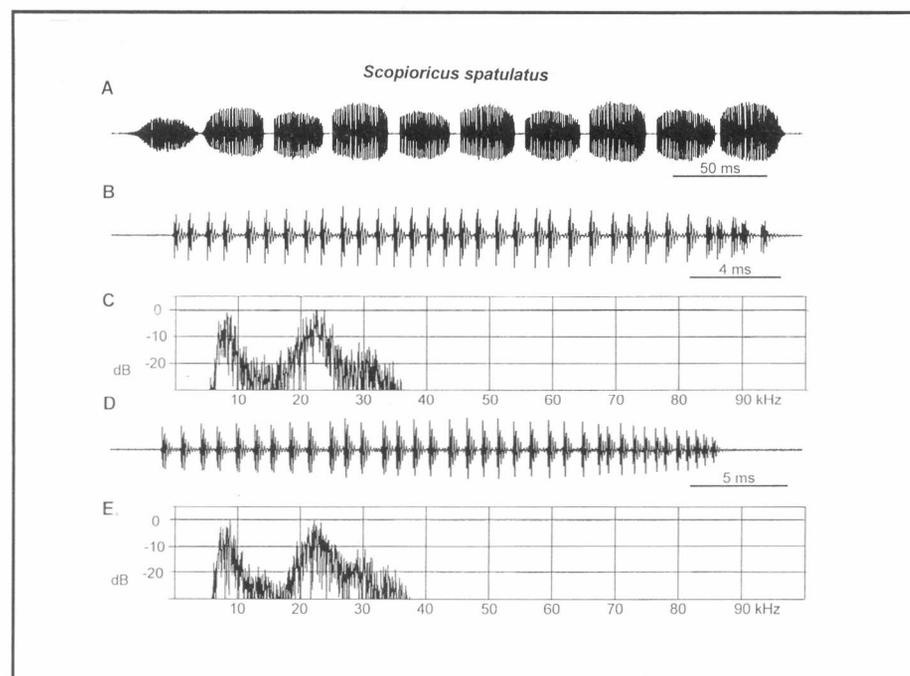


Figura 7. Análisis de canto de *Scopioricus* sp. A. Una llamada, B. Tren de pulso del movimiento de ida, C. Espectro de potencia del tren en B., D. Tren de pulso del movimiento de venida, E. Espectro de potencia del tren en D.

dianete un simple fonótomo, carente de algún tren menor y levemente más ruidoso que los que le siguen (Fig. 9A). Cada silbido (o grupo de silbidos) varía ampliamente en duración. El promedio de 14 llamadas sucesivas fue de 0.7 s (rango 0.3-1.2 s). Los periodos de silbidos para las

mismas 14 secuencias de llamadas, calculado entre impulsos con un cronómetro de cinta retardada, resultó ser 6.4 segundos.

El único fonótomo inicial es seguido inmediatamente por una serie de 20 o más fonótomos de forma diferente, levantan-

dose levemente en intensidad sobre los primeros. Este fonótomo consiste en un tren menor de muy baja intensidad seguido por 4 o 5 pulsos sinusoidales de amplitud alta (Fig. 9E). Las ondas de sonido en el pulso mantienen una amplitud alta por casi 1 ms (Fig. 9B,C) y varios intervalos de silencio intervienen entre pulsos sucesivos (Fig. 9B). Como esta sencilla onda lo sugiere, el espectro es relativamente estrecho, con un pico ultrasónico coherente simétrico de casi 34.0 kHz (Fig. 9D,F, n=14). Las frecuencias alta y baja, donde la energía espectral cae primero bajo 20 dB desde el pico, son 26.1 kHz y 42.2 kHz. Un tercer armónico (no segundo armónico) está siempre presente cerca de 102 kHz, pero su máxima intensidad es de casi 30 dB por debajo del pico principal (en la figura 9D este armónico no se alcanza a apreciar).

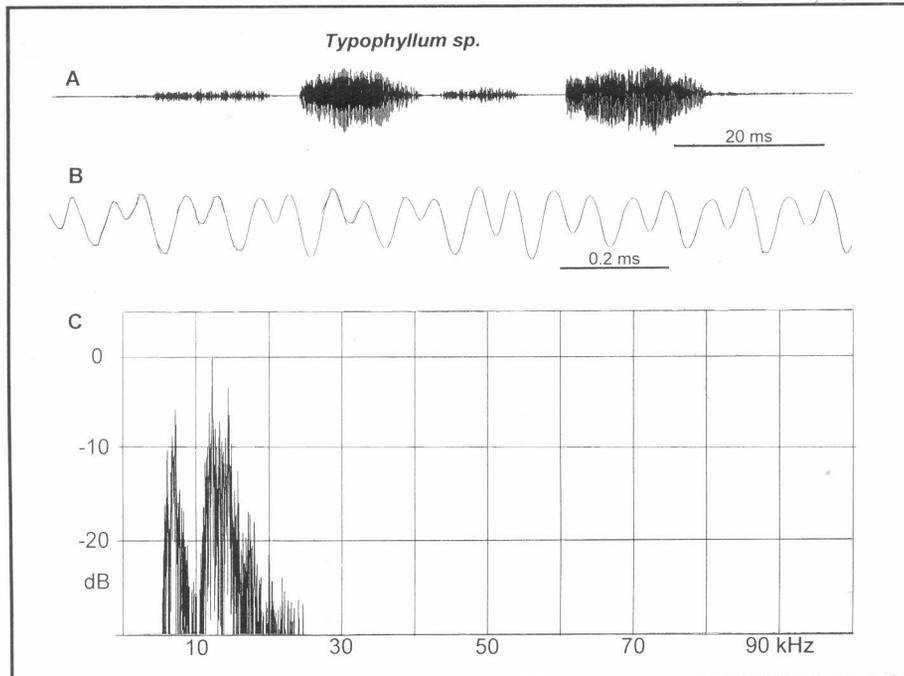


Figura 8. Análisis de canto de *Typophyllum* sp. A. Una llamada compuesta de dos fonótomos, B. Onda compleja del pulso mayor en A., C. Espectro de potencia de A.

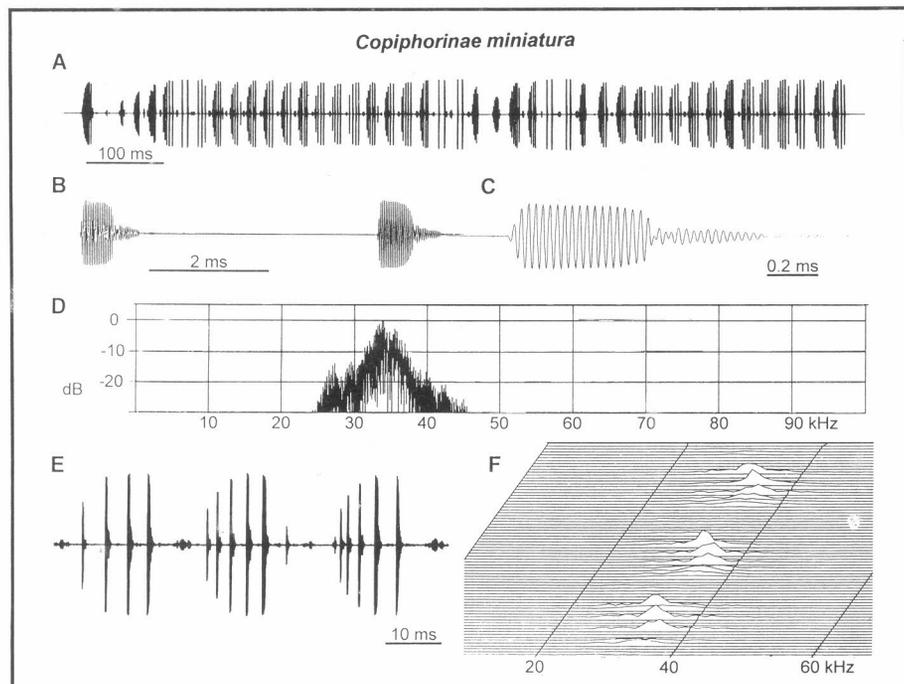


Figura 9. Análisis de canto de "Copiphorinae miniatura". A. Una llamada (canto), B. Dos pulsos sucesivos, C. Ondas de sonido de un pulso, D. Espectro de uno de los pulsos visto en B., E. Tres fonótomos, F. Diagrama en tres dimensiones mostrando el espectro de un fonótomo.

LISTROSCELIDINAE

Los Listroscelidinae conforman un grupo pequeño pero de amplia distribución mundial. Este grupo está representado en Ucumarí por un género y dos especies (referenciadas aquí como "Listroscelidinae ámbar" y "Listroscelidinae negro"). El género no ha sido descrito, la descripción oficial se encuentra actualmente en progreso (Montealegre y Morris, en preparación).

"Listroscelidinae ámbar"

Distribución. Conocida solamente de PRN Ucumarí, Refugio Turístico La Pastora.

Diagnóstico. Son insectos de color crema, probablemente los machos son braquípteros, pero las hembras con certeza son ápteras, el trocánter de las patas medias posee un tubérculo en su parte ventral. Infortunadamente solo se colectaron una hembra adulta y un macho inmaduro, de tal forma que no fue posible estudiar sus señales acústicas. Se notó que esta especie es menos abundante que la otra especie (del mismo género) en Ucumarí.

"Listroscelidinae negro"

Distribución. Conocida solamente de PRN Ucumarí, Refugio Turístico La Pastora.

Diagnóstico. Son insectos pequeños (machos 19, hembras 20 mm) de color marrón oscuro, casi negro. Machos braquípteros y hembras ápteras. La coloración de las hembras es más oscura que la de los machos, pero ambos sexos poseen una franja dorsal de color crema (Fig. 2F).

Biología. Estos insectos son comunes en la noche en la vegetación baja a lo largo de los principales senderos de Ucumarí. Durante el día se ocultan en bromelias. Un macho y una hembra se observaron cerca, lo cual indica que ellos están usando estas plantas como refugio. Por el tipo de patas anteriores y los conocidos hábitos alimentarios de la subfamilia se puede decir que son depredadores.

Acústica. Se logró la grabación del canto de un macho en el laboratorio a 25°C, el cual emitió 4 rondas de tictacs de sílabas repetidas velozmente. La duración promedio de cada ronda fue 1.5 s y osciló entre 5 y 9 tictacs ($x=6.5$). La velocidad del tictac dentro de la ronda sobrepasa los 4/s. Entre las rondas ocurrieron intervalos de silencio muy variables (6-19s). Esta especie presenta también una intensidad inusualmente baja entre los Tettigoniidae, cantando consistentemente en los 8 dB (rápido) grabado a 11 cm de distancia dorsal.

La figura 10A muestra los tres fonótomos promedio de una ronda. Cada uno consiste en un sonido precedente de baja amplitud y un sonido más intenso y sostenido. Una característica de este canto es la completa ausencia de una estructura de pulsos de decadencia rápida discreta dentro de la emisión de alta amplitud (Fig. 10B); no hay evidencia de interacciones diente-raspador. Este componente intenso es, hasta ahora un simple pulso de 68 ms de duración, con una forma de onda completa y extremadamente variable (Fig. 10C). Su cubierta de amplitud es más bien errática y variable, pero es consistente en forma sobre sucesivos pulsos del macho. Un sonido de baja amplitud que precede por casi 35 ms, está presente en los dos fonótomos finales de la figura 10A, pero efectivamente ausente del primero. En sus rondas de tictacs, este macho regularmente omitió este componente de baja amplitud.

De acuerdo con el ruido de mayor y menor pulso, la energía espectral está distribuida

en una banda amplia. La parte más intensa es un pico coherente cerca a 7 kHz (6.53 kHz, Fig. 10D), pero hay también energía apreciable en una banda entre 4 y 29 kHz (usando <20 dB bajo el pico como criterio para energía biológicamente relevante).

Discusión

Los saltamontes machos que generan cantos lo hacen mediante el frotamiento de las alas anteriores o tegminas. El borde de una de estas alas (raspador) se mueve sobre una hilera de protuberancias o dientes (fila estriduladora) en el lado ventral de la otra. Las venas adyacentes de las membranas de la tegmina vibran cuando cada diente es frotado y como el cono de un parlante, estas membranas mueven el aire que las rodea para crear el sonido. El raspador viaja en un sentido a lo largo de la fila estriduladora cuando las tegminas deslizan entre sí, entonces el insecto debe cambiar la dirección y regresar al comienzo. De esta forma, para todas las especies, cada canto es una sucesión de movimientos de apertura y cierre de las alas anteriores.

Los cantos de saltamontes descritos aquí (excepto por 2 especies) son ruidosos, es decir, con muchas notas (frecuencias) diferentes. Esta diferencia en calidad surge de la velocidad a la cual el raspador hace contacto con los dientes de la fila estriduladora (Elsner y Popov 1978). Esto es análogo a empujar un niño en un columpio. Si se efectúan empujones con exacta regularidad, el niño se moverá hacia atrás y hacia adelante a una sola frecuencia

uniforme, pero si esta regularidad falla, dicha frecuencia uniforme decae y se pierde de la sincronía del sistema. Algunos saltamontes producen cantos musicales sincronizando el raspador para contactar cada diente de la fila estriduladora con el fin de mantener las membranas de la tegmina vibrando suavemente hacia atrás y hacia adelante, es decir, a una frecuencia constante. Pero otras especies (especies ruidosas) hacen el contacto con los dientes de la fila mucho más lento y las membranas del ala pueden descansar en cada choque. En estas especies las membranas nunca se mueven en una forma sostenida, sino que en ellas el movimiento está constante y gradualmente iniciando y desapareciendo.

La estructura física del canto de las cinco especies de Pseudophyllinae encontradas en Ucumarí es amplia. El pico de frecuencias más alto lo presenta *T. pilosula* con 17.5 kHz, el más bajo *Scopioricus spatulatus* con 8 kHz. Sólo una especie tiene energía en el rango ultrasónico y tres especies producen espectros de banda: *Chibchella nigrospectula*, *Stetharasa exarmata*, y *Scopioricus spatulatus*; las demás tienden hacia espectros de tono puro altos, por ejemplo *Trichotettix pilosula*.

Se conocen los espectros de cuatro especies de Pterochrozini (saltamontes con forma de hoja seca) de estudios previos: *Mimetica incisa* Stål (Morris y Beier 1982) y tres especies del género *Typophyllum* (Morris et al. 1989; Montealegre y Morris 1999). Toda ellas tienen espectros de Q altos en combinación con pulsos sostenidos. La mayor duración de pulsos oscila entre 26 y 48 ms, y las frecuencias de 2.3 a 9.4 kHz. La especie de *Typophyllum* encontrada en Ucumarí se encuentra en este rango, el mayor pulso tardó 34.3 ms; la calidad del sonido generado es bastante musical (tono puro).

Hay una tendencia consistente en la morfología de la fila estriduladora asociada con la producción de pulsos sostenidos (tono puro) por estos insectos (Figs. 3A y 4). La vena de soporte Cu2 está fuertemente dilatada, elevando los dientes en un refuerzo alto y curvado. Los dientes son relativamente bajos, varias veces más anchos que altos y en gran número. En el extremo más cercano al cuerpo, la fila disminuye para formar una barra protectora separada de la tegmina encrustante (tegmína derecha), la cual puede servir para darle al raspador un alineamiento más recto a lo largo de la fila. La fila estriduladora de *Trichotettix pilosula* es un buen ejemplo. La morfología de esta fila estriduladora está relacionada aquí con la producción de pulsos sostenidos (alto-Q), esto ocurre también en otros Pseudophyllinae (por ejemplo, *Scopiorinus*, Morris y Beier 1982). Hay una cuarta uniformidad en las características físicas del canto de los Pterochrozini, los cantos son de tonos puros y se encuentran en el rango audible o escasamente alcanzan el rango ultrasónico.

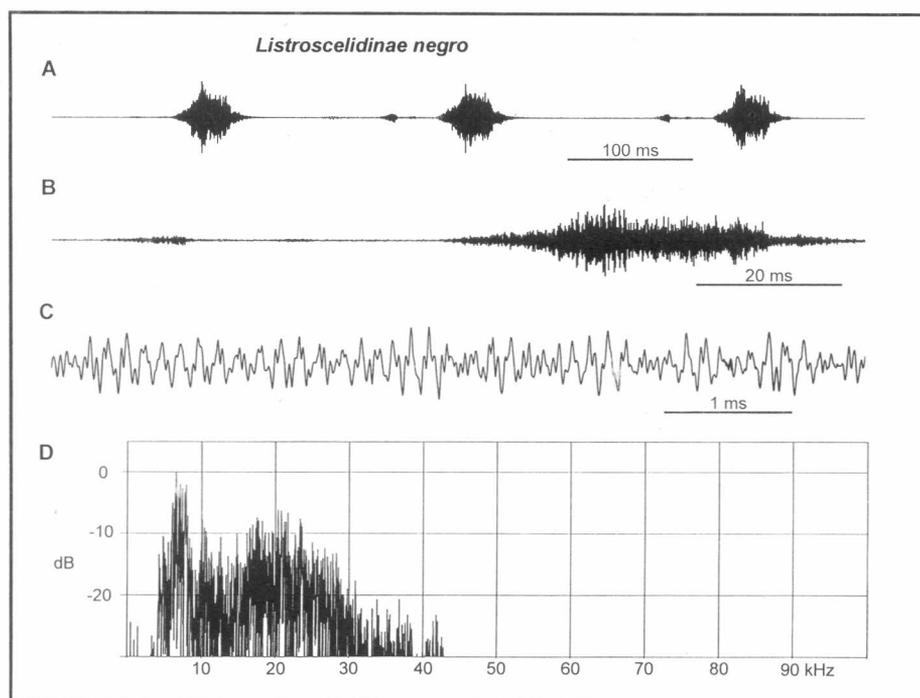


Figura 10. Análisis de canto de "Listrosclidinae negro". A. Tres fonótomos producidos durante un evento o ronda de emisión de sonido, B. Un fonótomos, C. Onda compleja del pulso mayor en A, D. Espectro de B.

Chibchella nigrospecula tiene un buen ejemplo de una típica vena estriduladora en los Tettigoniidae. La morfología de la fila estriduladora (Fig. 3B) comprende dientes relativamente delgados dentro de un refuerzo sencillo sin ninguna protrusión basal, es decir, la fila es menos curva. Este tipo de fila estriduladora está relacionado con la producción de cantos ruidosos (o espectros de banda ancha). Una característica inusual que resulta aquí es la tendencia de un movimiento (adaptivo) de ida y de venida, de duración comparable; *Scopioricus spatulatus* y *Stetharasa exarmata* muestran esta característica.

Se puede considerar que *T. pilosula* tiene un espectro de alto-Q, pero éste muestra sorprendentemente el rango de duración de pulso que con regularidad puede acompañar "cantores" con frecuencias simples. El canto de *T. pilosula* produce dos pulsos breves, igualados en tiempo. Pero al asumir que cada par de pulsos en *T. pilosula* es un fonótomo, el número de dientes es excesivamente grande (110) con relación al número total de ondas de amplitud sostenida o creciente, sumada sobre los dos pulsos. Probablemente dos pulsos no constituyen un fonótomo en esta especie aunque no se ha detectado algún ciclo en la estructura del canto, lo cual puede reflejar una transición en el ciclo de la tegmina.

Un macho de *Chibchella nigrospecula* fue observado alternando vibraciones corporales con llamadas. Se ha demostrado que la producción de ultrasonidos permite disminuir el rango en el cual un saltamontes macho es detectado por murciélagos que explotan la fuente sonora para localizar sus presas. La disminución de ultrasonidos llega a ser otra ventaja. Hay evidencia que algunas especies de murciélagos depredan sobre varias especies de saltamontes neotropicales (Belwood y Morris 1987) y muchas características estructurales y etológicas de estos insectos indican una historia de coevolución basada en una fuerte presión de depredación por parte de los murciélagos.

Las señales vibratorias son comunes en muchos saltamontes que exhiben ciclos de canto de duración reducida y altas frecuencias ultrasónicas. Un canto que es muy corto como para atraer a un murciélago sería muy corto también para atraer una hembra. De esta forma, la vibración de un substrato aporta un canal alternativo de comunicación sexual en los saltamontes. Aunque *C. nigrospecula* no tiene cantos exclusivamente ultrasónicos, podría estar usando esta estrategia. Sin embargo, se puede especular muy poco respecto a las interacciones ecológicas entre estos animales ya que las especies de murciélagos insectívoros registradas en Ucumarí (Alonso y Cadena 1994), no corresponden a las que comúnmente se conocen como depredadores potenciales de saltamontes (Belwood 1988ab). Por lo tanto es recomendable realizar estudios más detallados en estos grupos.

Otro tipo de interacción ecológica interesante es el que exhiben las especies de Pterochrozini, las cuales mimetizan hojas secas. Poco se conoce de estas especies ya que es bastante difícil encontrar individuos en la vegetación (Fig. 2D). La especie encontrada en Ucumarí pertenece al género *Typophyllum* y además de su mimetismo crítico, exhibe un despliegue en el cual deja a la vista la coloración fluorescente en la membrana trocanto-coxal (en la base de las patas anteriores y medias) a manera de ojos (ver datos sobre la especie). Presumiblemente un par de ojos pueden ahuyentar a un depredador que se acerque al insecto por cualquier lado. Despliegues aposemáticos han sido observados en alas posteriores de otras especies de Pseudophyllinae (Robinson 1969, Castner y Nickle 1995), pero a nivel de membrana trocanto-coxal no se había registrado hasta ahora.

Es de esperar que el número de especies disminuya a medida que se incrementa la altitud y por supuesto ya se había notado este gradiente altitudinal en Tettigoniidae (Montealegre 1997). Sin embargo, no se realizó un estudio de este tipo en Ucumarí para investigar la gradación altitudinal referente a la abundancia de poblaciones.

A pesar que ocho especies es una riqueza bastante baja cuando se compara con cifras arrojadas en otros trabajos enfocados a otros grupos de insectos en Ucumarí (Andrade 1994; Schneider y Fernández 1994) es interesante que cerca del 90% de la fauna de saltamontes encontrada en el parque es nueva para la ciencia (la mayoría de especies de Pseudophyllinae fueron descritas recientemente [Montealegre y Morris 1999]).

Agradecimientos

Este estudio fue apoyado por Natural Science and Engineering Research Council of Canada, beca de investigación No. 4946 asignada a Glenn K. Morris. Los autores desean expresar sus más sinceros agradecimientos a la Corporación Autónoma Regional de Risaralda (CARDER), especialmente a Eduardo Londoño, por proporcionar alojamiento y permisos para trabajar en el PRN Ucumarí. La investigación en la Reserva Natural La Sirena (Palmira) fue apoyada completamente por la Alcaldía Municipal de Palmira, con agradecimientos al Dr. José Antonio Calle F. (ex-alcalde de la ciudad) y al Dr. Diego Arango (ex-asesor del gobierno municipal). La Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca, CVC, apoyó esta investigación proporcionando alojamiento y alimentación en las instalaciones de La Sirena y permiso de investigación, gracias a Jairo Arias. Fernando Vargas Salinas y Leonardo Rocha participaron en todas las jornadas de campo en La Sirena. Sinceros agradecimientos a Fernando Vargas por sus valiosas fotografías. Dita Klimas, Adrienne Rigler, Paul DeLuca y Liliana Castaño participaron en el trabajo de campo en mayo

de 1996 en Ucumarí. Liliana Castaño ayudó en las jornadas de colecta en abril de 1997. Theodore Cohn y Piotr Naskrecki corroboraron la existencia de nuevos taxa. Se agradece inmensamente la ayuda de Wolfam Schulze y Voker Runkel (Universität Erlangen, Alemania), por la edición de la figura 2 y a Maria Nakata (University of Toronto) por la edición de las microfotografías electrónicas.

Literatura citada

- ALFONSO, A.; CADENA, A. 1994. Composición y estructura trófica de la comunidad de murciélagos del Parque Regional Ucumarí. Págs. 361-373. En J.O. Rangel Ch. (Ed.), Ucumarí, un caso típico de diversidad biótica andina. Corporación Autónoma Regional de Risaralda, Pereira.
- ANDRADE, M. G. 1994. Las Mariposas del Parque Regional Ucumarí: Distribución local y estacional de Ropalocera. Págs. 247-274. En J.O. Rangel Ch. (Ed.), Ucumarí, un caso típico de diversidad biótica andina. Corporación Autónoma Regional de Risaralda, Pereira.
- BAILEY, W.J. 1995. Cost of Calling in Tettigoniid Orthoptera: A case study of *Requena verticalis* (Listroscelidinae). Journal of Orthoptera Research 4: 65-74.
- BELWOOD, J.J. 1988a. The influence of bat predation on calling song behaviour in neotropical forest katydids (Insecta: Orthoptera: Tettigoniidae). Tesis de PhD, University of Florida.
- BELWOOD, J.J. 1988b. Foraging Behaviour, prey selection, and echolocation. Págs. 639-644. En: P.E. Natchtigall & P.W.B. Moore (eds). Animal Sonar Processes and Performance. Plenum press, New York.
- BELWOOD, J.J.; MORRIS, G.K. 1987. Bat predation and its influence on calling behavior in Neotropical katydids. Science 238: 64-7.
- BENNET-CLARK, H.C. 1999. Which Qs to choose: questions of quality in bioacoustics? Bioacoustics 9: 351-359.
- BOLÍVAR, L. 1888. Énumération des Orthoptères de l'île de Cuba. Mémoires de la Société Zoologique de France, Paris 1: 116-164.
- CASTNER, J. L. 1995. Defensive behaviour and display of leaf-mimicking katydid *Pterochroza ocellata* (L.) (Orthoptera: Tettigoniidae: Pseudophyllinae: Pterochrozini). Journal of Orthoptera Research 4: 89-93.
- ELSNER, N.; POPOV, A.V. 1978. Neuroethology of acoustic communication. Advances in Insect Physiology 13: 229-355.
- GWYNNE, D. 1995. Phylogeny of the Ensifera (Orthoptera): A hypothesis supporting multiple origins of acoustical signalling, complex spermatophores and maternal care in crickets, katydids, and weta. Journal of Orthoptera Research 4: 203 - 218.
- HEBARD, M. 1927. Studies on the Dermaptera and Orthoptera of Colombia. Fourth Paper, Orthopterous Family Tettigoniidae. Transactions of the American Entomological Society 52: 275-354.

- HEBARD, M. 1933. Studies on the Dermaptera and Orthoptera of Colombia. Supplement to papers one to five. Transactions of the American Entomological Society 59: 13-67.
- LEROY, Y. 1966. Signaux acoustiques, comportement et systematique de quelques especes de Grillidae (Orthoptera: Ensiferes). Bulletin de Biologie de France et Belgique 100: 3-134.
- LONDOÑO-MEJÍA, E. 1994. Parque Regional Natural Ucumarí: un vistazo histórico. Págs. 13-21. En J.O. Rangel Ch. (Ed.), Ucumarí, un caso típico de diversidad biótica andina. Corporación Autónoma Regional de Risaralda, Pereira.
- MASON, A.C.; MORRIS, G.K.; WALL, P. 1991. High ultrasonic hearing and tympanal slit function in rainforest katydids. Naturwissenschaften 78: 365-367.
- MONTEALEGRE, F. 1996. Clave para identificación de los Tettigoniidae de la Reserva Forestal de Escalerete. Cespedesia 21: 29-40.
- MONTEALEGRE, F. 1997. Estudio de la fauna de Tettigoniidae (Orthoptera: Ensifera) del Valle del Cauca. Tesis Biología, Universidad del Valle, Cali.
- MONTEALEGRE, F.; GONZÁLEZ, R. 1995. Notas y descripción de los Conocephalinae (Orthoptera: Tettigoniidae) del Valle del Cauca presentes en la colección del Museo de Entomología de la Universidad del Valle. Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle, (Cali) 3: 37-43.
- MONTEALEGRE, F.; MORRIS, G.K. 1999. Song and systematic of Tettigoniidae from Colombia and Ecuador I. Pseudophyllinae (Orthoptera). Transactions of the American Entomological Society. Journal of Orthoptera Research 8: 1-70.
- MONTEALEGRE, F.; MORRIS, G.K. 2001. *Uchuca Giglio-tos* 1898, *Dectinomima* Caudell (Orthoptera: Tettigoniidae: Conocephalinae) and its allies. Transactions of the American Entomological Society (*en imprenta*).
- MONTEALEGRE, F.; GONZÁLEZ, R.; CARREJO, N. 1993. Los Phaneropterinae (Orthoptera: Tettigoniidae) del Valle del Cauca presentes en la colección del Museo de Entomología de la Universidad del Valle. Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle (Cali) 1: 40-47.
- MORRIS, G.K. 1980. Calling display and matting behavior of *Copiphora rhinoceros* Pictet (Orthoptera: Tettigoniidae). Animal Behavior 28 (1): 42-51.
- MORRIS, G.K. 1999. Song in Arthropods. Encyclopedia of Reproduction. Volumen 4. Academic press.
- MORRIS, G.K.; WALKER, T.J. 1976. Calling song of *Orchelimum* meadow katydids (Tettigoniidae). Mechanism, Terminology, and Geographic Distribution. Canadian Entomologist 108: 785-800.
- MORRIS, G.K.; BEIER, M. 1982. Song structure and description of some Costa Rican katydids (Orthoptera: Tettigoniidae). Transactions of the American Entomological Society 108: 287-314.
- MORRIS, G.K.; KLIMAS, D.E.; NICKLE, D.A. 1989. Acoustic signal and systematics of false leaf katydids from Ecuador (Orthoptera, Tettigoniidae, Pseudophyllinae). Transactions of the American Entomological Society 115: 215-63.
- MORRIS, G.K.; MANSON, A.C.; WALL, P.; BELWOOD, J.J. 1994. High ultrasonic and tremulation signals neotropical katydids (Orthoptera: Tettigoniidae). Journal of Zoology (London) 233: 129-163.
- NASKRECKI, P. 1996. An interactive key to katydids of La Selva, Costa Rica (Orthoptera: Tettigoniidae). <http://viceroy.eeb.uconn.edu/interkey/titlepg>.
- NASKRECKI P. 2000. The phylogeny of katydids (Insecta: Orthoptera: Tettigoniidae) and the evolution of their acoustic behavior. Ph.D. Dissertation, University of Connecticut.
- NASKRECKI, P.; OTTE, D. 1999. An illustrated catalog of Orthoptera Vol. 1 Tettigoniodea. (CD ROM). The Orthopterist Society at the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Publications on Orthoptera Diversity.
- NICKLE, D.A. 1976. Interspecific differences in frequency and other physical parameters of pair-forming sounds of bush katydids (Orthoptera: Tettigoniidae: Phaneropterinae). Annals of Entomological Society of America 69: 1136-44.
- NICKLE, D.A. 1985. A new steirodont katydid from Colombia (Orthoptera: Tettigoniidae). Entomological News 96: 11-15.
- NICKLE, D.A. 1992. Katydids of Panama (Orthoptera: Tettigoniidae). Págs. 142-184. En D. Quintero & A. Aiello (Eds.). Insects of Panama and Mesoamerica, Selected Studies. Oxford University Press.
- PRESTWICH K.N.; LENIHAN, K.M.; MARTIN, D. 2000. The control of carrier frequency in cricket calls: A refutation of the subarlegminal (resonance/auditory feedback) model. Journal of Experimental Biology 203: 585-596.
- ROBINSON, M. H. 1969. The defensive behaviour of some orthopteroid insects from Panama. Transactions of the Royal Entomological Society of London 121: 281-303.
- SCHNEIDER, L.; FERNÁNDEZ, F. 1994. Hymenoptera con aguijón (Hymenoptera: Aculeata) del Parque Regional Ucumarí. Págs. 277-302. En J.O. Rangel Ch. (Ed.), Ucumarí, un caso típico de diversidad biótica andina. Corporación Autónoma Regional de Risaralda, Pereira.
- STÅL, C. 1873. Recensio Orthopterorum, No. 1. Stockholm 30: 1-154.
- THOMAS, E. S.; ALEXANDER, R. D. 1962. Systematic and behavioural studies on the meadow grasshoppers of the *Orchelimum concinnum* group (Orthoptera: Tettigoniidae). Occasional Papers of the University of Michigan Museum of Zoology 626: 1-31.
- WALKER, T.J.; GURNEY, A.B. 1972. Systematic and acoustic behavior of *Borinquenula*, a new genus of brachypterous coneheaded katydids endemic to Puerto Rico (Orthoptera: Tettigoniidae: Copiphorinae). Annals of the Entomological Society of America 65: 460-474.
- WALKER, T.J.; GREENFIELD, M.D. 1983. Song and systematics of Caribbean *Neoconocephalus* (Orthoptera: Tettigoniidae). Transactions of the American Entomological Society 109: 357-389.
- WALKER, T.J.; WHITESELL, J.J.; ALEXANDER, R.D. 1973. The robust: two widespread sibling species (Orthoptera: Tettigoniidae: *Neoconocephalus* "robustus"). Ohio Journal of Science 73: 321-330.

Recibido: 05/01

Aceptado: 07/01