



UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y OCEANOGRÁFICAS
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA



**Variabilidad morfológica de la armadura genital del macho en dos especies
de la tribu Trichopterygini (Lepidoptera: Geometridae)**

Catalina Eugenia Retamal Rodríguez



Seminario de título presentado a la FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y
OCEANOGRÁFICAS DE LA UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
Para optar al título profesional de BIÓLOGO.

Concepción, Mayo del 2020

Este seminario de título ha sido desarrollado en el Departamento de Zoología,
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción.

Profesor Guía

Dr. Luis Parra Jiménez

Profesores Evaluadores

Dra. Lucila Moreno Salas



Dra. Rosa Jerez Rodríguez

Profesor Coordinador Seminario de Título

Dr. Víctor Hernández Santander

Concepción, Mayo del 2020

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a mi familia y amigos, por el apoyo y el ánimo durante todo este proceso.

Agradezco al Laboratorio de Sistemática y Ecología de Geométridos Chilenos del departamento de Zoología, de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, de la Universidad de Concepción, por acogerme durante dos años de trabajo en la elaboración de mi unidad de investigación y del presente seminario de título, en especial al Dr. Luis E. Parra Jiménez por haber depositado en mí, la confianza para llevar esto a cabo.

Asimismo, a Dania Saladrigas Menés por sus valiosos comentarios, apoyo, dirección y sugerencias durante todo este proceso. Finalmente agradecer también a Francisco Vidal por su gran disposición por enseñarme aspectos relevantes de la metodología utilizada en este estudio.



Índice de contenidos

Hoja de firmas	II
AGRADECIMIENTOS	III
Índice de Figuras	V
Índice de Tablas.....	V
RESUMEN	VI
ABSTRACT	VII
INTRODUCCIÓN	1
Hipótesis	7
Objetivos	7
Objetivo general	7
Objetivos específicos	7
MATERIALES Y MÉTODOS	8
Captura de ejemplares	8
Genitalia de machos y cuantificación de su variación intraespecífica e interespecífica	8
Preparación de la armadura genital del macho	8
Análisis de morfometría lineal	9
Material examinado	10
RESULTADOS	11
DISCUSIÓN	22
CONCLUSIONES	24
RECOMENDACIONES	25
LITERATURA CITADA	25

Índice de Figuras

Figura 1. Adultos de las especies <i>N. schausi</i> y <i>L. botulata</i>	13
Figura 2. Armadura genital en vista ventral del macho de <i>N. schausi</i>	13
Figura 3. Armadura genital en vista ventral del macho de <i>L. botulata</i>	14
Figura 4. Medidas lineales de las cinco variables (LVI , AVI1 , AVI2 , LVIE y AVIE) de la valva izquierda de la genitalia del macho de <i>N. schausi</i>	14
Figura 5. Medidas lineales de las cinco variables (LVI , AVI1 , AVI2 , LVIE y AVIE) de la valva izquierda de la genitalia del macho de <i>L. botulata</i>	15
Figura 6. Análisis de escalamiento no métrico (NMDS) de <i>N. schausi</i> y <i>L. botulata</i>	16
Figura 7. Gráfico Boxplot de las cinco variables (LVI , AVI1 , AVI2 , LVIE y AVIE) de la valva izquierda de la genitalia del macho <i>L. botulata</i> y <i>N. schausi</i>	17

Índice de Tablas

Tabla 1. Matriz de las cinco variables (LVI , AVI1 , AVI2 , LVIE y AVIE) de la valva izquierda de la genitalia del macho de las especies <i>N. schausi</i> y <i>L. botulata</i>	18
Tabla 2. Tamaño de muestra, promedio, error estándar de los datos de la valva izquierda de la genitalia del macho de las especies <i>L. botulata</i> y <i>N. schausi</i>	21
Tabla 3. Media, desviación estándar, mínimos y máximos de las cinco variables (LVI , AVI1 , AVI2 , LVIE y AVIE) de la valva izquierda de la genitalia del macho de las especies <i>N. schausi</i> y <i>L. botulata</i>	21

Resumen

En este trabajo se evalúa la variabilidad de la armadura genital del macho de las especies chilenas *N. schausi* Warren y *L. botulata* Felder & Rogenhofer de la tribu Trichopterygini en función de la presencia/ausencia de coremata. La coremata son pinceles de pelos que secretan feromonas, al igual que la androconia dispuestas en las patas pro, meso y metatorácicas. *N. schausi* presenta coremata en la zona sub-apical de las valvas, mientras que *L. botulata* carece de ella. La genitalia del macho no siempre sería invariante dentro de un mismo sexo ni se podría utilizar para la separación exitosa de todos los taxa de Lepidoptera, dado que las feromonas pueden actuar como un mecanismo pre-copulatorio y tener un rol preponderante sobre la hipótesis de llave-cerradura de la genitalia en algunos lepidópteros. Entonces, ¿la morfología de la genitalia de los machos en Trichopterygini es siempre invariante?, aquellas especies que tienen coremata, la genitalia tenderá a ser más variable en cuanto a su forma. Se trabajó con 27 ejemplares de cada especie, a las cuales se les midió cinco variables (**LVI**, **AVI1**, **AVI2**, **LVIE** y **AVIE**) de la valva izquierda de la genitalia del macho. En los análisis se utilizó una serie tps (tps útil versión 1.78 y tps dig versión 2.31) para preparar las imágenes digitales para su medición. Los datos no paramétricos se analizaron en el programa PRIMER 6 versión 6.1.12 & PERMANOVA+ versión 1.0.2. Un análisis NMDS que representa la agrupación de *N. schausi* y *L. botulata* reduciendo sus dimensiones. Se realizó estadística descriptiva en el programa Minitab 19 en la cual arroja una tabla de datos (media, desviación estándar, mínimos y máximos) y un gráfico bloxplot. Existe diferencias significativas en la homogeneidad y dispersión entre las especies *N. schausi* y *L. botulata* ($p(\text{perm})$ de 0,004). La especie con mayor variación en cuanto a su forma en la valva de la genitalia del macho es *N. schausi*, lo que indica que es probable que las feromonas estén prevaleciendo como mecanismo pre-copulatorio, y, por tanto, un rol preponderante sobre la hipótesis llave cerradura (Dufour 1844). Se concluye que las especies *N. schausi* y *L. botulata* de la tribu Trichopterygini presentan variabilidad intraespecífica en la armadura genital de los machos en cuanto a su forma.

Palabras claves: *Lagynopteryx botulata*, *Notholoba schausi*, Morfometría lineal, polillas, feromonas, coremata, androconia.

Abstract

This study evaluates the variability of the male genitalia of the Chilean species *N. schausi* Warren and *L. botulata* Felder & Rogenhofer from the Trichopterygini tribe in function of the presence/absence of coremata. The coremata are hair-pencils that secrete pheromones, likewise the androconium located in the pro, meso and metathoracic legs. *N. schausi* presents coremata in the sub-apical zone of the valve, while *L. botulata* lacks coremata. The male genitalia not always would be invariant inside a same sex nor it could use to the successful separation of all the Lepidopterous taxa, because the pheromones can act as a pre-copulatory mechanism and they can have a leading role over the lock and key hypothesis of the genitalia in some lepidopterous. Therefore, is the male genitalia morphology in Trichopterygini always invariant? those species that have coromata, the genitalia will tend to be more variable regarding their form. This study included 27 specimen of each specie, which were measured in five variables (**LVI**, **AVI1**, **AVI2**, **LVIE** and **AVIE**) of the left valve of the male genitalia. In the analysis a series of tps were used (tps useful version 1.78 and tps dig version 2.31) in order to prepare the digital images for their measurement. The nonparametric data were analyzed in the software PRIMER 6 version 6.1.12 & PERMANOVA+ version 1.0.2. A NMDS analysis that represent the *N. schausi* y *L. botulata* group reducing its dimensions. A descriptive statistic was made in Minitab 19 software, which generates a data chart (medium, standard deviation, minimum and maximum) and a bloxplot graph. There are significant differences in the homogeneity and dispersion between the *N. schausi* and *L. botulata* ($p(\text{perm})$ de 0,004) species. The species with a greater variation regarding its form in the valve of the male genitalia is *N. schausi*, which indicates that is probable that the pheromones are prevailing as a pre-copulatory mechanism, and, therefore, a leading role over the over the lock and key hypothesis. The conclusion is that the *N. schausi* and *L. botulata* species of the Trichopterygini tribe present intraspecific variability in the male genitalia regarding their form.

Key words: *Lagynopteryx botulata*, *Notholoba schausi*, linear morphometry, moths, pheromones, coremata, androconia.

Introducción

La reproducción sexual es muy importante como mecanismo que produce variabilidad genética (Szathmáry & Maynard-Smith 1995). Existen diversos costos asociados a este tipo de reproducción. Uno de los principales consiste en el hecho de necesitar de otro individuo para que esto se lleve a cabo, pero quizás lo más importante es que estos costos no son iguales para ambos sexos, dando lugar a lo que se conoce como conflicto sexual (Papke et al. 2007). Esta diferenciación sexual, en los costos asociados a la reproducción, implica que los procesos de selección natural favorezcan distintos caracteres en machos y en hembras (Soler 2002). En individuos con costos de reproducción bajos (generalmente machos) favorecen características que maximicen la accesibilidad a individuos del sexo opuesto (generalmente hembras), mientras que en individuos con mayores costos reproductivos se favorecerían características que permiten distinguir y seleccionar caracteres de individuos del sexo opuesto que impliquen beneficios directos o indirectos para su descendencia (Trivers 1972; Andersson 1994). La mayoría de las características que favorecen el acceso a individuos que más invierten en reproducción (generalmente hembras), tienen en común que influyen negativamente en la probabilidad de supervivencia de los individuos que las presentan. Este es el caso de cualquier color o rasgo llamativo en los machos que, además de atraer a las hembras, también hará más fácil su detección por parte de los depredadores, parásitos, etcétera (Soler 2002).

Darwin (1874), sugirió que el dimorfismo sexual se debía a la selección resultante del apareamiento diferencial entre individuos. La idea es que los ejemplares de un mismo sexo deben competir entre sí para acceder a los miembros del otro sexo (competencia intrasexual) o son escogidos por las hembras, a partir de sus atributos físicos (competencia intersexual). La competencia entre machos por aparearse trae consigo que los caracteres o conductas sean cada vez más exagerados, involucrando demostraciones visuales, presencia de ornamentos, patrones de coloración, vocalizaciones, etcétera., que los hagan ver más amenazantes ante

otros contendientes (Futuyima 2009).

Uno de los grupos más diversos del reino animal corresponde al de los insectos, dentro de este grupo existen candidatos para estudios de diversos fenómenos naturales, gracias a sus atributos de diversidad y biología. Además, la armadura genital de los machos y hembras, se considera uno de los rasgos diagnósticos más importantes en la sistemática de insectos, dado que en estado adulto es de interés en la identificación específica, pero también a menudo en la de taxones de nivel superior (Tuxen 1970). Dentro de este grupo de invertebrados, se encuentra el orden Lepidoptera, el cual ha sido empleado en sistemas de modelos de trabajos relacionados con endocrinología, evolución, morfología, etcétera (Goldsmith & Wilkins 1995).

En Lepidoptera, se puede encontrar una gran variedad de rasgos morfológicos, reflejados en el tamaño y forma de las alas, el tamaño y color de manchas que reflejan la luz ultravioleta en las alas, el tamaño corporal, la alometría del cuerpo (e.g. tamaño relativo del tórax respecto al abdomen), color y densidad de pelos corporales, tamaño y forma de órganos sensoriales (ojos, órganos timpánicos y antenas), órganos asociados a la producción y emisión de feromonas (androconia, coremata, etcétera) y finalmente, forma y tamaño de la genitalia (Rutowski 1997; Ziemba & Rutowski 1997; Weller et al. 1999; Rhainds et al. 2009; Rodríguez Loeches et al. 2009).

Otro aspecto de interés en la biología de los lepidópteros, es la secreción y difusión de las feromonas. Tanto machos como hembras emiten este tipo de compuestos, aunque en cada caso sus funciones son diferentes (Holdcraft et al. 2016). En este sentido, las hembras generalmente emiten feromonas que atraen a los machos, las cuales son detectadas por los receptores de olor ubicados en las antenas de estos (Hansson et al. 1989; Kaissling et al. 1989; Ljungberg et al. 1993; Allen et al. 2011; Hansson & Stensmyr 2011). Diversos autores plantean que dichas feromonas no sólo atraen a los machos, sino que previenen el apareamiento heteroespecífico,

como consecuencia de la alta identidad específica de la señal que liberan (Roelofs et al. 2002; Fang et al. 2018; Zhang et al. 2018). Por otro lado, los machos liberan feromonas mediante escamas especializadas que se ubican en diversas zonas del cuerpo, llamadas coremata o pinceles de pelos (Viidalepp 2011b) y androconia. Las androconias se presentan a modo de penacho de pelos localizados en las patas pro, meso y metatorácicas (e.g. Parra & Santos-Salas 1992; Hashimoto 2005; Viidalepp 2011b; Bolotov et al. 2014) y las corematas, en las valvas de la genitalia (Parra et al. 2009; Viidalepp 2011b). Las feromonas de dichas estructuras tienen múltiples funciones (Allen et al. 2011; Conner & Iyengar 2016). Por ejemplo, pueden actuar como antiafrodisiacos, disminuyendo la receptividad de las hembras o haciéndolas menos atractivas para otros machos (Parker & Birkhead 2013; Simmons 2001; Hosseini et al. 2016). Contrariamente, pueden contribuir a incrementar la receptividad de las hembras (pero solo hacia el macho que emite las feromonas) y median la aceptación de los machos durante el cortejo (Fitzpatrick & McNeil 1988; Wedell 2005; Nieberding et al. 2008). La preferencia hacia uno u otro tipo de señal por parte de la hembra, dependerá de cuál es el mejor indicador del macho en cuanto a su calidad y edad (Papke et al. 2007).

La genitalia de los machos en los lepidópteros son ampliamente reconocidas como estructuras morfológicas variables y divergentes. Se han planteado diversas hipótesis que tratan de explicar la evolución de esta estructura, siendo tres las más seguidas por los entomólogos. La primera, denominada **hipótesis llave-cerradura**, fue planteada por Dufour (1844) y refiere que la genitalia de los insectos evoluciona a través de la selección por aislamiento reproductivo pre-inseminación. En este sentido, la genitalia del macho evoluciona de modo tal que es especie-específica, invariante y única (como una llave), encajando perfectamente en la genitalia de la hembra (que actúa “como una cerradura”). Una segunda, conocida como **hipótesis pleiotrópica** (Mayr 1963), propone que la evolución de la genitalia es el resultado indirecto de la evolución de caracteres correlacionados genéticamente, a través de la acumulación de efectos pleiotrópicos de genes que codifican tanto para la genitalia como para la morfología general. De este modo, se

piensa que la variación de la genitalia es neutral, en contraste con la mayoría del resto de los caracteres morfológicos, lo cual permite una evolución rápida y arbitraria de la genitalia (Huber 2003a, 2003b). La tercera y última es la **hipótesis de selección sexual**, la cual fue propuesta por Eberhard (1985) y plantea que como la genitalia está involucrada con eventos reproductivos, la selección sexual es la responsable de su evolución y diversificación.

Existen al menos dos mecanismos posibles que intentan explicar cómo la selección sexual puede conducir a la divergencia de la armadura genital: la selección críptica por hembras y el conflicto sexual. En la selección críptica por hembras, la genitalia del macho funciona como un dispositivo de cortejo interno y táctil, que estimula a hembras poliándricas a seleccionar la genitalia de machos con mejores capacidades estimuladoras (Thornhill 1983; Eberhard 1994, 1996). El conflicto sexual propone que la genitalia evoluciona como resultado de un conflicto sexual sobre el control de las decisiones de fertilización. La genitalia interna puede manipular a las hembras e inducirles a usar el esperma de un macho en particular, incluso si esto va en contra de los intereses de la hembra (Lloyd 1979; Alexander et al. 1997).

Dentro del Orden Lepidoptera, se encuentra la tribu Trichopterygini Warren 1894, grupo ideal que podría ser empleado como modelo de estudios. Esta tribu pertenece a la subfamilia Larentiinae (Geometridae), que es la segunda más grande y se encuentra ampliamente distribuida en el mundo (Parra et al. 2017), caracterizándose por ser un grupo polimórfico y estar compuesto por especies de polillas muy parecidas entre sí, de coloraciones entre amarillo, grisáceas y pardo (Viidalepp 2011b; Hausmann & Vidalepp 2012; Parra & Hernández 2017). Esta tribu es monofilética y uno de los linajes más antiguos de la subfamilia Larentiinae (Yamamoto & Sota 2007). Se conocen aproximadamente 404 especies, agrupadas en 58 géneros (Scoble 1999; Parra & Santos-Salas 1992; Xue et al. 2008; Viidalepp 2011a), los cuales son dendrófagos y policontinentales, encontrándose en todas las regiones faunísticas, excepto en el Pacífico Oriental (Dugdale 1980; Viidalepp

2011b; Hausmann & Vidalepp 2012; Parra et al. 2017). La mayor diversidad morfológica parece estar presente en Sudamérica (Parra 1996; Parra et al. 2017) y en el este de Asia (Yamamoto & Sota 2007; Choi 2007).

Los Trichopterygini se caracterizan, entre otros aspectos, por presentar dimorfismo sexual más o menos evidente en muchos géneros. El dimorfismo sexual consiste principalmente en la presencia en los machos de: un lóbulo anal en las alas posteriores (con uno o dos venas o sin estas) y/o una reducción de las alas posteriores (a veces con proyecciones a modo de “colas”). En las hembras no se presentan estas características morfológicas en las alas posteriores. Además, dentro de esta tribu, existen especies (en los machos) con presencia y ausencia de coremata (Dugdale 1980; Holloway 1997; Choi 2007; Xue et al. 2008; Hausmann & Vidalepp 2012; Parra et al. 2017).

Uno de los caracteres más empleados a la hora de describir nuevas especies de lepidópteros, es la armadura genital, en muchos grupos, incluso su clasificación se basa únicamente de la genitalia de los machos (Eyer 1924; Dirsh 1956). Esto se debe a que existe una tendencia a considerarla como especie-específica, teniendo en cuenta la hipótesis de “llave-cerradura” mencionada anteriormente, donde cada especie tiene una morfología particular que conlleva de manera explícita mecanismos de aislamiento reproductivo (Shapiro & Porter 1989; Arnqvist 1997; Mikkola 2008). Sin embargo, hay estudios que evidencian que, aunque la genitalia de Lepidoptera diverge más rápido que otros atributos morfológicos, muchas especies de estos insectos no tienen una genitalia especie-específica (Eberhard 1985, 2010a, 2010b). A esto se añade el hecho de que las feromonas también pueden actuar como barreras pre-cigóticas (Bacquet et al 2015, 2016) y que la naturaleza de los compuestos químicos de las feromonas, así como la proporción de cada uno de ellos en la mezcla, contribuye al apareamiento especie-específica, de modo que un cambio sutil en la composición puede dar como resultados el aislamiento reproductivo de los insectos (Allison & Cardé 2016).

Existen diversos trabajos que refieren que algunas especies de polillas cercanamente emparentadas que viven en simpatria poseen señales químicas de reconocimiento reproductivo más divergentes, comparadas con aquellas que viven en alopatría (McElfresh & Millar 1999; Gries et al. 2001; Duméni et al. 2014). Por ejemplo, la polilla *Ctenopseustis obliquana* (Tortricidae) habría sido considerada como un complejo de especies por Foster et al. (1986), en base a la morfología, que era diferente entre varias poblaciones de Nueva Zelanda. Posteriormente Clearwater et al. (1991) modificaron la cantidad de especies de tal complejo, pues hallaron dos fenómenos diferentes mediante estudios experimentales. Así, las hembras que eran distintas morfológicamente y pertenecían a dos poblaciones diferentes, pero producían la misma mezcla de feromonas y atraían a los machos de ambas poblaciones; mientras que hembras semejantes morfológicamente, pero con feromonas diferentes, solo atraían a los machos de su propia población. Entonces, la cantidad, morfología y posición de las corematas pueden ser rasgos discriminantes en la filogenia de los lepidópteros, debido a la importancia de la biología de las feromonas en la especiación de dichos insectos, tal como Berglund et al. (1996) sugieren que ocurre con *Bicyclus* (Lepidoptera: Nymphalidae). Por otro lado, Choi (2007), en un estudio de revisión taxonómica del género *Acasis* Duponchel (Lepidoptera: Geometridae), observó similitud entre dos polillas en su morfología externa, pero encontró diferencias en la armadura genital de los machos ya que ambas presentaban transtilla, con la disimilitud en que una era más alargada en comparación a la otra. Choi (2007) consideró que esta diferencia encontrada era suficiente para que este género se separe en dos especies (*Acasis viretata* y *Acasis appensata*). Mientras que Seven-Çalışkan & Bozaci (2015), en su estudio de comparación de la armadura genital de los machos, encontró que las diferencias son más evidentes y estos autores consideraron que estas disimilitudes son suficientes para separarlas como sub-especies. Entonces, ¿hasta qué punto las diferencias son intraespecífica o interespecífica?

En base a lo expuesto, y considerando los antecedentes, surge la idea de que la genitalia no siempre sería invariable dentro de un mismo sexo ni se podría utilizar

para la separación exitosa de todos los taxa de Lepidoptera, debido al posible aislamiento pre-copulatorio provocado por las feromonas. Entonces, ¿la morfología de la genitalia de los machos en Trichopterygini es siempre invariante?

Hipótesis

Dado que las feromonas pueden actuar como un mecanismo pre-copulatorio y tener un rol preponderante sobre la hipótesis de llave-cerradura de la genitalia en algunos lepidópteros, entonces supondría que en aquellas especies de la tribu Trichopterygini que tienen coremata, la genitalia tenderá a ser más variable en cuanto a su forma.

Objetivos

Objetivo general

Comparar la variabilidad morfológica de la armadura genital del macho en dos especies de la tribu Trichopterygini, mediante el uso de morfometría lineal.

Objetivos específicos

- Describir la genitalia del macho en dos especies de la tribu Trichopterygini.
- Cuantificar la variabilidad de la armadura genital del macho en dos especies de la tribu Trichopterygini.

Materiales y métodos

Captura de ejemplares

Los ejemplares incluidos en este estudio se obtuvieron mediante capturas realizadas de forma nocturna con trampas de luz blanca en la comuna de Pinto, particularmente en Recinto 36°50'10" S-71°39'56" W 791 msnm (Región de Ñuble). Además, se utilizaron ejemplares que se encuentran depositados en el Museo de Zoología de la Universidad de Concepción (MZUC-UCCC).

Genitalia de machos y cuantificación de su variación intraespecífica e interespecífica

Se utilizaron dos especies chilenas (**Fig. 1 a y b**). *Notholoba schausi* Warren, que presenta coremata (**Fig. 2**) y *Lagynopteryx botulata* Felder & Rogenhofer, que carece de coremata (**Fig. 3**). Se obtuvieron 28 ejemplares de cada especie, pero solo se utilizaron 27 ejemplares de cada especie (debido a que un ejemplar se encontraba con genitalia defectuosa), a los que se les diseccionaron el abdomen para extraer la armadura genital de los machos.

Preparación de la armadura genital del macho

Para la extracción de la armadura genital se preparó previamente una solución de hidróxido de sodio al 10% p/v (una mezcla de soda cáustica y agua destilada). Se extrae cuidadosamente el abdomen haciendo un pequeño movimiento para separarlo del tórax. Luego el abdomen se deja en un tubo de ensayo con hidróxido de sodio al 10%, el cual se calienta a baño María para acelerar el proceso del ablandado por unos 10-20 minutos, aproximadamente. Luego el abdomen es lavado en agua corriente. Bajo lupa se disecciona el abdomen ablandado y aclarado para extraer las armaduras genitales. Las armaduras genitales liberadas son sometidas a distintas concentraciones de alcohol (60%, 70%, 80% y 95%) y finalmente con

acetona, todo esto para deshidratar las estructuras. Las armaduras genitales deshidratadas y limpias se montan en un portaobjetos que contiene una gota de Euparal (medio de montaje), al tener la posición deseada es sellada con Euparal y encima se deja caer el cubreobjeto. Todo este proceso es bajo lupa estereoscópica. Luego las preparaciones de las armaduras genital de los machos fueron fotografiadas con una cámara Moticam 2500, acoplada a un microscopio estereoscópico. Y posteriormente dichas fotografías digitales son transferidas a través de un pendrive a un notebook para su análisis.

Análisis de morfometría lineal

La armadura genital se eligió para el estudio detallado de la variación de la forma, específicamente la valva izquierda del macho, utilizando fotografías digitales de éstas. Se ocuparon una serie tps (tps útil versión 1.78 y tps dig versión 2.31). El tps útil (Rohlf 2019) fue ocupado para generar un archivo “.tps” de las fotografías digitales de la armadura genital de los machos. Después de crear este archivo, se utilizó el tps dig (Rohlf 2017) para hacer mediciones lineales. La unidad de medida de las mediciones realizadas fue en milímetros. Se obtuvieron cinco mediciones de la valva izquierda (**Tabla 1**). Se midió la longitud (**LVI**), entre el ápice y el sacculus de la valva, y dos anchos de la valva izquierda (ancho 1 y ancho 2). El ancho 1 (**AVI1**), corresponde a la base del cucullus, localizado en la parte superior de la valva izquierda. El ancho 2 (**AVI2**), corresponde a la distancia entre los bordes costal y ventral de la valva, en donde se articula con el tegumen (tercio inferior de la valva izquierda). Además, se midió la zona esclerosada de la costa de la valva izquierda. En la zona esclerosada se midió la longitud de ésta (**LVIE**) y el ancho máximo de ésta (**AVIE**) (**Fig. 4 y 5**).

Los datos se ordenaron en una tabla Excel generando una matriz que luego fue utilizada en el programa PAST versión 3.14 para un test estadístico de Shapiro-Wilk para contrastar si los datos presentaban normalidad. El análisis arroja que no todas las variables en estudio presentan los supuestos de normalidad por lo que se trabaja

con datos no paramétricos. Se analizan en el programa PRIMER 6 versión 6.1.12 & PERMANOVA+ versión 1.0.2. En el programa se creó un PERMANOVA+ para hacer una asignación de un factor (ESPECIE). Luego se generó una matriz de Resemblance con los datos a una distancia Euclideana. Una vez obtenida esto, se realizó una prueba de homogeneidad y dispersión (PERMDISP), con 999 permutaciones y distancia al centroide. Se realizó un análisis NMDS para explicar gráficamente los datos, con 1000 permutaciones.

Se realizó estadística descriptiva en el programa Minitab 19 con las medidas de las cinco variables (**LVI**, **AVI1**, **AVI2**, **LVIE** y **AVIE**) de las especies *N. schausi* y *L. botulata* en la cual se obtiene una tabla de datos de la media, desviación estándar, mínimos y máximos (**Tabla 3**) y posteriormente se realizó un gráfico bloxplot para explicar gráficamente los datos obtenidos.

Material examinado:

Notholoba schausi: CHILE: **Concepción**: 1♂ Cuenca Nonguén 22/III/2004 leg. Patricia Bocaz (MZUC-UCCC); 5♂ Cuenca Nonguén 18/I/2005 leg. Patricia Bocaz (MZUC-UCCC); 5♂ Cuenca Nonguén 19/I/2005 leg. Patricia Bocaz (MZUC-UCCC); 3♂ Cuenca Nonguén 20/I/2005 leg. Patricia Bocaz (MZUC-UCCC); 14♂ Cuenca Nonguén 08/III/2005 leg. Patricia Bocaz (MZUC-UCCC).

Lagynopteryx botulata: CHILE: **Ñuble**: 22 ♂ Recinto 18/I/2020 leg. L. E. Parra (MZUC-UCCC); 6 ♂ Recinto 28/XII/2019 leg. L. E. Parra (MZUC-UCCC).

Resultados

DESCRIPCIÓN DE LA GENITALIA DEL MACHO EN DOS ESPECIES DE LA TRIBU TRICHOPTERYGINI WARREN, 1894.

Notholoba schausi Warren, 1908

Notholoba schausi Warren, 1908:103.

Especie Tipo: *Notholoba schausi* Warren, 1908, por designación original.

Redescripción: Genitalia del macho: Valvas sub-lanceoladas con ápice angosto y terminación redonda; costa esclerosada; coremata valvar en forma de pincel en la zona subapical; uncus recto con cerdas en el ápice; transtilla presente y no conectada; socius presente; saccus sub-redondeado; sacculus ausente; procesos del anellus ausentes (**Figura 2**).

Lagynopteryx botulata Felder & Rogenhofer, 1875

Tomopteryx botulata Felder & Rogenhofer, 1875: pl. 131, fi g. 18. Bartlett-Calvert, 1886:338; Fletcher 1953:379; Angulo & Casanueva, 1981:29 (*Lagynopteryx*)

Tomopteryx laciniosa Felder & Rogenhofer, 1875: pl. 131, fi g. 21; Bartlett-Calvert, 1886:338; Angulo & Casanueva, 1981: 29. (*Lagynopteryx*) **syn. nov.**
Docirava chilensis Butler, 1882:420; Bartlett-Calvert, 1886: 341; Angulo & Casanueva, 1981:27 **syn. nov.**

Lagynopteryx valdiviana Berg, 1883:166; Bartlett-Calvert, 1886:338; Fletcher, 1953:379; Angulo & Casanueva, 1981:29.

Especie tipo: *Tomopteryx botulata*. Holotipo ♂, CHILE, BMNH (Examinado).

Tomopteryx laciniosa. Holotipo ♂, CHILE, BMNH (Examinado). *Docirava chilensis*.

Holotipo ♂, CHILE, BMNH (Examinado). *Lagynopteryx valdiviana*. Holotipo ♂, Valdivia, MACNBR (No examinado).

Redescripción: Genitalia del macho: Valvas sub-redondeada con ápice redondo; costa fuertemente esclerosada; carece de coremata valvar, pero presenta espina esclerosada en la parte subapical; uncus glabro, recto y grueso; transtilla presente y no conectada; socius ausente; saccus sub-redondeado; saculus ausente; procesos del anellus ausentes (**Figura 3**).

VARIABILIDAD DE LA ARMADURA GENITAL DEL MACHO EN DOS ESPECIES DE LA TRIBU TRICHOPTERYGINI.

Existe diferencias significativas en la homogeneidad y dispersión (valor 0,004 del $p(\text{perm})$) entre las especies *L. botulata* y *N. schausi* ($p(\text{perm}) \leq 0,05$). *N. schausi* presenta la mayor variación de la forma de los datos evaluados (**LVI, AVI1, AVI2, LVIE y AVIE**), con un promedio de 0,12914 con un error estándar de $1,0544 \times 10^{-2}$. *L. botulata* presenta menos variación con respecto a *N. schausi* con un promedio de $8,5886 \times 10^{-2}$ con un error estándar de $8,3573 \times 10^{-3}$ (**Tabla 2**). Por otro lado, en la **Figura 6** (NMDS), se observan claramente dos grupos bien conformados (*L. botulata* y *N. schausi*) que presentan variación en la armadura genital del macho, notándose que *N. schausi* presenta mayor variación como se dijo anteriormente. La presentación gráfica de los datos obtenidos es considerable (valor de stress de 0,02 por esta "Resemblance").

En la **Tabla 3** se muestra la media, desviación estándar, mínimo y máximo de las cinco variables (**LVI, AVI1, AVI2, LVIE y AVIE**) de las especies *L. botulata* y *N. schausi*. Las medias y las desviaciones estándar de ambas especies muestran que *N. schausi* presenta mayor variación en cuanto a su forma y tamaño en cuatro variables (**LVI, AVI1, AVI2 y LVIE**). La variable que mayor variación tiene *N. schausi* es **LVI** (media: 1,9641 y desviación estándar: 0,1476). La especie *L. botulata*, presenta mayor variación con respecto a *N. schausi* solo en la variable **AVIE**, pero

esta variación es baja (media: 0,0803 y desviación estándar: 0,0119). Estos datos se pueden observar gráficamente en la **Figura 7**.



Figura 1. Imagos machos en vista dorsal de: a) *Notholoba schausi* Warren (extraído de Parra et al 2017), b) *Lagynopteryx botulata* Felder & Rogenhofer (extraído de Ramos-González 2018).

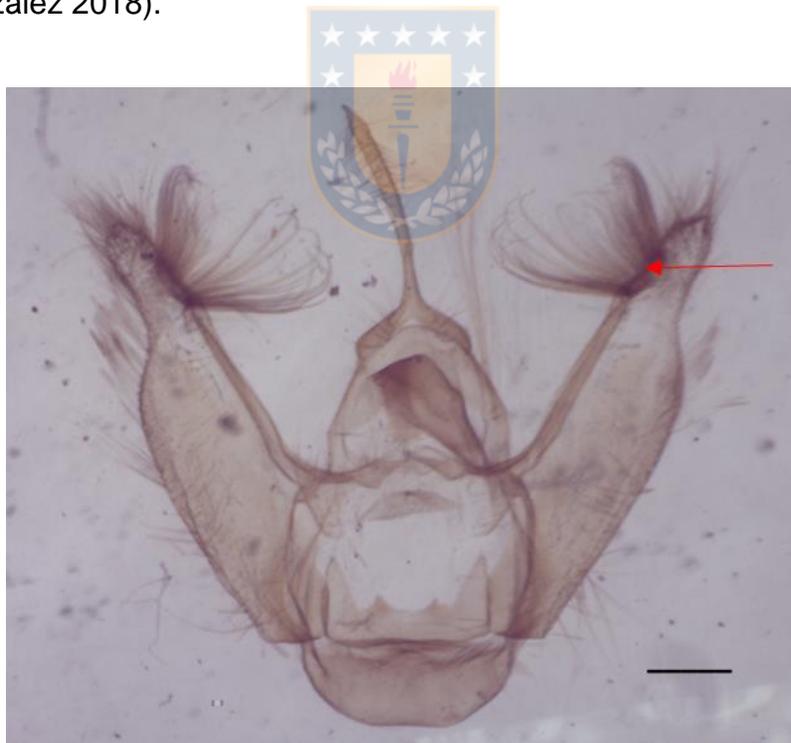


Figura 2. Armadura genital del macho en vista ventral de *Notholoba schausi* Warren. La flecha roja indica la coremata, localizada en la parte superior de las valvas (Escala: 1 cm).



Figura 3. Armadura genital del macho en vista ventral de *Lagynopteryx botulata* Felder & Rogenhofer (Escala: 1 cm).

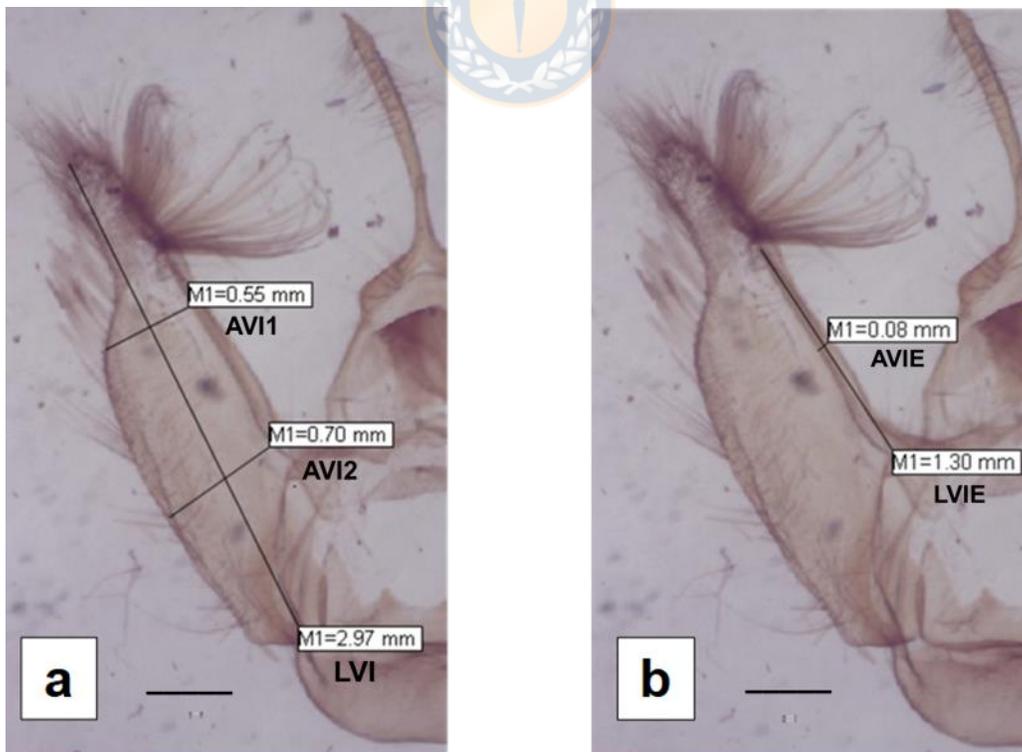


Figura 4. Valva izquierda del macho en vista ventral de *Notholoba schausi* Warren. a) Medida lineales en milímetros de las variables **LVI** (longitud de la valva izquierda), **AVI1** (ancho de la valva izquierda 1) y **AVI2** (ancho de la valva izquierda 2). b) Medida lineales en milímetros de las variables **LVIE** (longitud de la valva izquierda esclerosada) y **AVIE** (ancho de la valva izquierda esclerosada) (Escala: 1 cm).

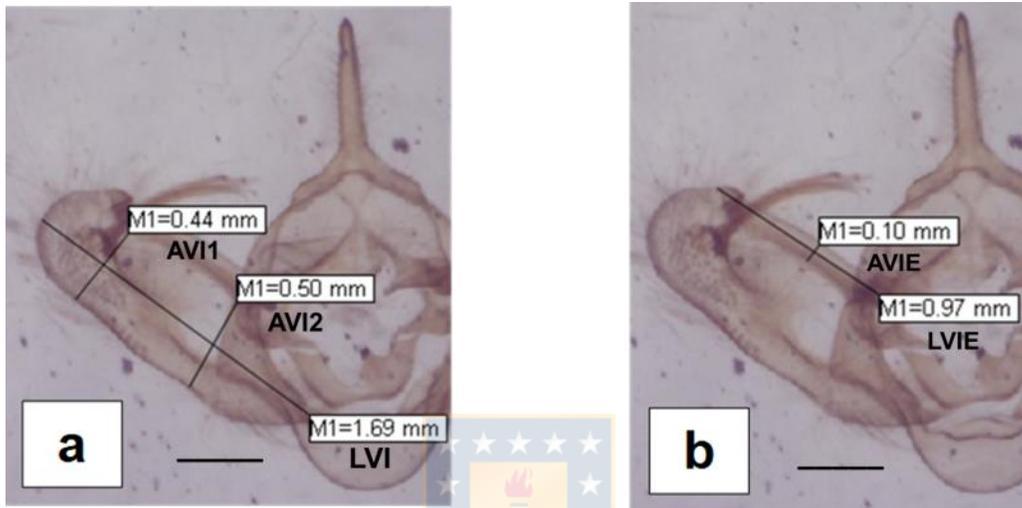


Figura 5. Valva izquierda del macho en vista ventral de *Lagynopteryx botulata* Felder & Rogenhofer. a) Medida lineales en milímetros de las variables **LVI** (longitud de la valva izquierda), **AVI1** (ancho de la valva izquierda 1) y **AVI2** (ancho de la valva izquierda 2). b) Medida lineales en milímetros de las variables **LVIE** (longitud de la valva izquierda esclerosada) y **AVIE** (ancho de la valva izquierda esclerosada) (Escala: 1 cm).

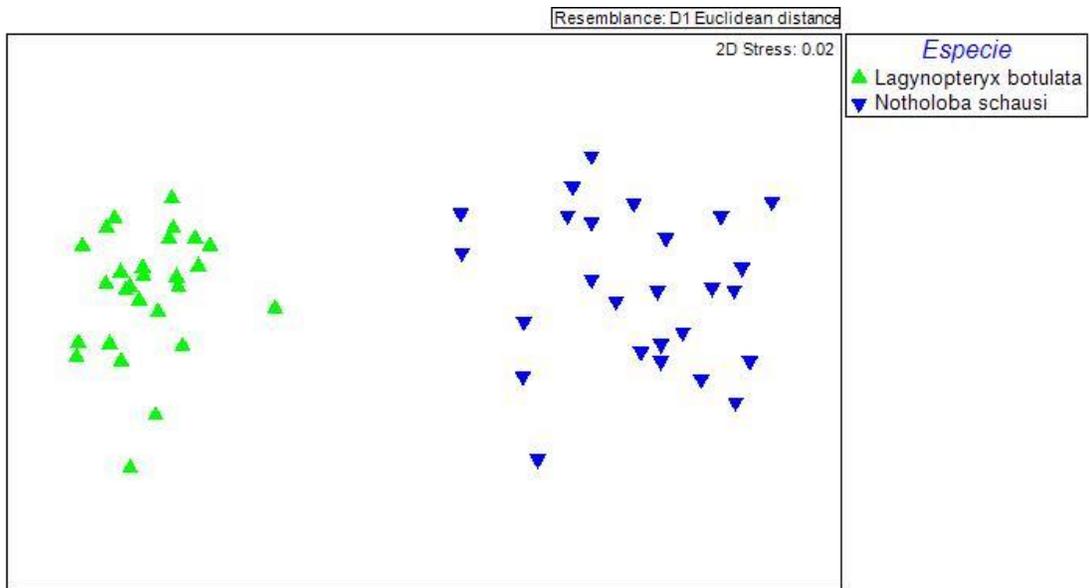


Figura 6. Análisis de escalamiento no métrico (NMDS) de las especies *Lagynopteryx botulata* y *Notholoba schausi* (Stress de 0,02).



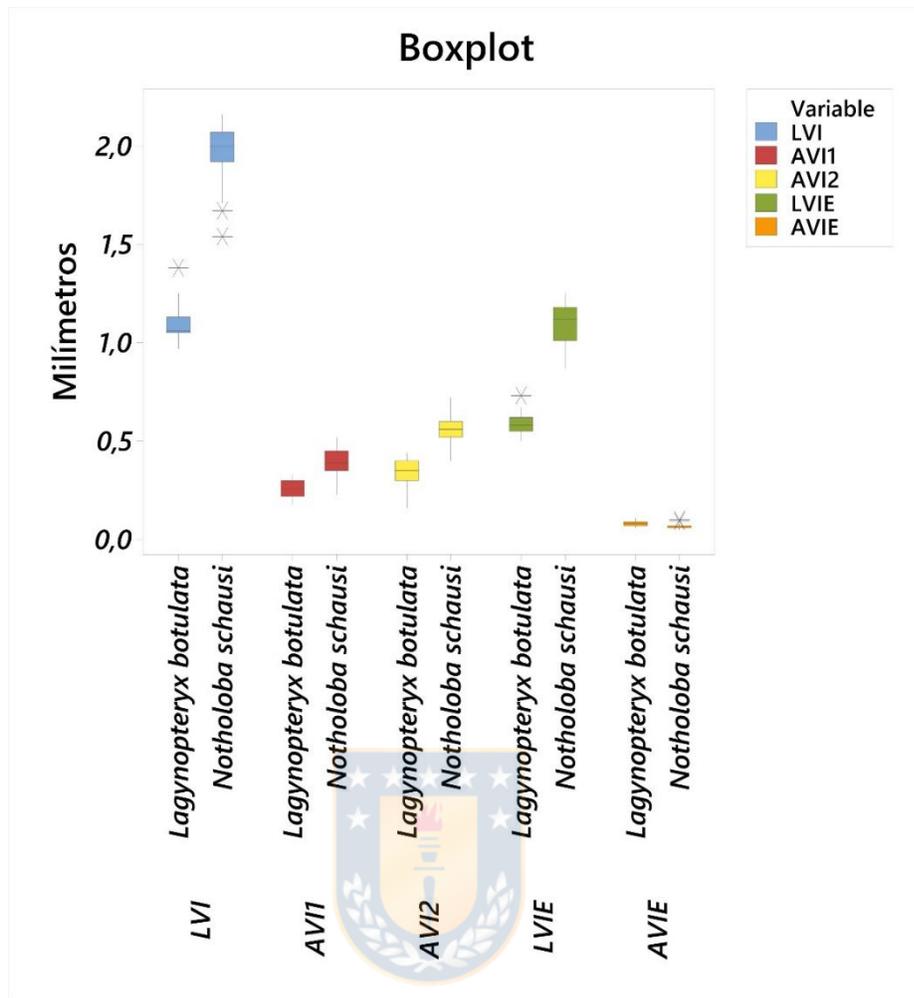


Figura 7. Gráfico Boxplot de las cinco variables (longitud de la valva izquierda (**LVI**), ancho de la valva izquierda 1 (**AVI1**), ancho de la valva izquierda 2 (**AVI2**), Longitud de la valva izquierda esclerosada (**LVIE**), ancho de la valva izquierda esclerosada (**AVIE**)) de la valva izquierda del macho de las especies *L. botulata* y *N. schausi*.

Tabla 1. Datos de las cinco variables medidas en la valva izquierda de *L. botulata* y *N. schausi*. **LVI** (longitud de la valva izquierda); **AVI1** (ancho de la valva izquierda 1); **AVI2** (ancho de la valva izquierda 2); **LVIE** (Longitud de la valva izquierda esclerosada); **AVIE** (ancho de la valva izquierda esclerosada).

N	Especies	LVI	AVI1	AVI2	LVIE	AVIE
1	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,08 mm	0,18 mm	0,16 mm	0,67 mm	0,08 mm
2	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,04 mm	0,22 mm	0,36 mm	0,57 mm	0,07 mm
3	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,01 mm	0,31 mm	0,33 mm	0,50 mm	0,07 mm
4	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,06 mm	0,22 mm	0,26 mm	0,60 mm	0,08 mm
5	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,19 mm	0,25 mm	0,30 mm	0,66 mm	0,08 mm
6	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,06 mm	0,29 mm	0,35 mm	0,57 mm	0,09 mm
7	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,06 mm	0,31 mm	0,38 mm	0,63 mm	0,08 mm
8	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,08 mm	0,30 mm	0,42 mm	0,58 mm	0,08 mm
9	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,13 mm	0,27 mm	0,32 mm	0,61 mm	0,11 mm
10	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,11 mm	0,20 mm	0,29 mm	0,58 mm	0,06 mm
11	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,38 mm	0,24 mm	0,42 mm	0,73 mm	0,08 mm
12	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,14 mm	0,18 mm	0,24 mm	0,67 mm	0,07 mm
13	<i>Lagynopteryx botulata</i>	0,97 mm	0,24 mm	0,42 mm	0,52 mm	0,09 mm
14	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,05 mm	0,32 mm	0,39 mm	0,58 mm	0,07 mm
15	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,06 mm	0,24 mm	0,35 mm	0,57 mm	0,08 mm

16	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,05 mm	0,26 mm	0,40 mm	0,51 mm	0,09 mm
17	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,04 mm	0,18 mm	0,28 mm	0,55 mm	0,10 mm
18	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,13 mm	0,23 mm	0,38 mm	0,58 mm	0,08 mm
19	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,25 mm	0,31 mm	0,35 mm	0,61 mm	0,08 mm
20	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,05 mm	0,24 mm	0,34 mm	0,54 mm	0,07 mm
21	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,04 mm	0,20 mm	0,25 mm	0,55 mm	0,06 mm
22	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,02 mm	0,28 mm	0,32 mm	0,58 mm	0,10 mm
23	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,06 mm	0,27 mm	0,34 mm	0,55 mm	0,08 mm
24	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,16 mm	0,33 mm	0,44 mm	0,56 mm	0,07 mm
25	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,13 mm	0,30 mm	0,42 mm	0,63 mm	0,07 mm
26	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,18 mm	0,30 mm	0,42 mm	0,61 mm	0,09 mm
27	<i>Lagynopteryx botulata</i>	1,13 mm	0,29 mm	0,35 mm	0,62 mm	0,09 mm
28	<i>Notholoba schausi</i>	1,71 mm	0,36 mm	0,58 mm	0,87 mm	0,08 mm
29	<i>Notholoba schausi</i>	1,94 mm	0,42 mm	0,56 mm	1,12 mm	0,06 mm
30	<i>Notholoba schausi</i>	2,09 mm	0,35 mm	0,55 mm	1,15 mm	0,05 mm
31	<i>Notholoba schausi</i>	1,92 mm	0,33 mm	0,55 mm	1,13 mm	0,07 mm
32	<i>Notholoba schausi</i>	2,16 mm	0,37 mm	0,58 mm	1,25 mm	0,05 mm
33	<i>Notholoba schausi</i>	1,99 mm	0,41 mm	0,62 mm	0,98 mm	0,07 mm
34	<i>Notholoba</i>	1,95 mm	0,45 mm	0,63 mm	0,97 mm	0,07 mm

	<i>schausi</i>					
35	<i>Notholoba schausi</i>	2,07 mm	0,45 mm	0,62 mm	1,10 mm	0,07 mm
36	<i>Notholoba schausi</i>	2,05 mm	0,40 mm	0,53 mm	1,08 mm	0,06 mm
37	<i>Notholoba schausi</i>	2,05 mm	0,44 mm	0,60 mm	1,01 mm	0,07 mm
38	<i>Notholoba schausi</i>	1,86 mm	0,35 mm	0,52 mm	1,16 mm	0,08 mm
39	<i>Notholoba schausi</i>	1,93 mm	0,48 mm	0,51 mm	1,18 mm	0,08 mm
40	<i>Notholoba schausi</i>	1,88 mm	0,50 mm	0,56 mm	1,20 mm	0,09 mm
41	<i>Notholoba schausi</i>	2,00 mm	0,39 mm	0,51 mm	0,89 mm	0,05 mm
42	<i>Notholoba schausi</i>	1,94 mm	0,52 mm	0,61 mm	0,98 mm	0,08 mm
43	<i>Notholoba schausi</i>	2,08 mm	0,32 mm	0,51 mm	0,99 mm	0,05 mm
44	<i>Notholoba schausi</i>	2,04 mm	0,51 mm	0,63 mm	1,15 mm	0,07 mm
45	<i>Notholoba schausi</i>	2,10 mm	0,45 mm	0,59 mm	1,20 mm	0,07 mm
46	<i>Notholoba schausi</i>	1,80 mm	0,39 mm	0,56 mm	1,04 mm	0,06 mm
47	<i>Notholoba schausi</i>	1,94 mm	0,23 mm	0,40 mm	1,08 mm	0,07 mm
48	<i>Notholoba schausi</i>	1,67 mm	0,50 mm	0,59 mm	1,05 mm	0,07 mm
49	<i>Notholoba schausi</i>	1,54 mm	0,45 mm	0,72 mm	1,19 mm	0,07 mm
50	<i>Notholoba schausi</i>	2,02 mm	0,35 mm	0,52 mm	1,16 mm	0,07 mm
51	<i>Notholoba schausi</i>	2,00 mm	0,28 mm	0,46 mm	1,02 mm	0,06 mm
52	<i>Notholoba schausi</i>	2,15 mm	0,34 mm	0,54 mm	1,21 mm	0,10 mm

53	<i>Notholoba schausi</i>	2,04 mm	0,31 mm	0,57 mm	1,25 mm	0,07 mm
54	<i>Notholoba schausi</i>	2,11 mm	0,39 mm	0,54 mm	1,17 mm	0,07 mm

Tabla 2. Tamaño de muestra, promedio, error estándar de los datos correspondientes a las especies *L. botulata* y *N. schausi*.

Especie	Tamaño de muestra	Promedio	Error estándar
<i>Lagynopteryx botulata</i>	27	$8,5886 \times 10^{-2}$	$8,3573 \times 10^{-3}$
<i>Notholoba schausi</i>	27	0,12914	$1,0544 \times 10^{-2}$

P(perm): 0,004



Tabla 3. Media, desviación estándar, mínimos y máximos de las cinco variables (longitud de la valva izquierda (**LVI**), ancho de la valva izquierda 1 (**AVI1**), Ancho de la valva izquierda 2 (**AVI2**), longitud de la valva izquierda esclerosada (**LVIE**) y ancho de la valva izquierda esclerosada (**AVIE**)) de la valva izquierda de la genitalia del macho de las especies *L. botulata* y *N. schausi*.

Variables	<i>Lagynopteryx botulata</i>	<i>Notholoba schausi</i>
LVI	1,0985 ± 0,0838 (0,97 - 1,38)	1,9641 ± 0,1476 (1,92 - 2,16)
AVI1	0,2577 ± 0,0461 (0,18 - 0,33)	0,3978 ± 0,0738 (0,35 - 0,52)
AVI2	0,3437 ± 0,0671 (0,16 - 0,44)	0,5615 ± 0,0613 (0,52 - 0,72)
LVIE	0,5900 ± 0,0526 (0,50 - 0,73)	1,0956 ± 0,1048 (1,01 - 1,25)
AVIE	0,0803 ± 0,01192 (0,06 - 0,11)	0,0688 ± 0,01188 (0,06 - 0,10)

Discusión

Los datos obtenidos de las mediciones de la valva izquierda de la armadura genital de los machos de las especies *N. schausi* y *L. botulata*, demuestran que *N. schausi*, quien presenta coremata (pinceles de pelos que secreta feromonas) en la parte sub-apical de las valvas, es la que presenta la mayor variación en cuanto a su forma con respecto a *L. botulata*, especie que carece de coremata. Esto indica que es probable que las feromonas estén prevaleciendo como mecanismo pre-copulatorio, y, por tanto, un rol preponderante sobre la hipótesis llave-cerradura (Dufour 1844).

Los resultados muestran que, si existe variabilidad en la armadura genital del macho dentro de una misma especie, esto coincide con diversos estudios que documentan dicha variabilidad aquí encontrada (Goulson 1993; Eberhard et al. 1998; House & Simmons 2003).

La armadura genital de los machos y hembras es considerada uno de los rasgos diagnósticos más importantes en la sistemática de insectos, dado que en estado adulto es utilizada en la identificación de especies, incluso en algunos casos, es usada en la determinación de taxones de nivel superior (Tuxen 1970). Sin embargo, la variación intraespecífica de la armadura genital del macho aquí encontrada, puede traer consigo errores en la clasificación específica y supra-específica, más aún cuando la hipótesis llave-cerradura es muy aceptada en la sistemática de los Lepidoptera (Shapiro & Porter 1989; Scoble 1995). Hay que tener en cuenta, que esta conclusión preliminar, está fundada en un estudio con solo dos especies (*N. schausi* y *L. botulata*) y claramente sería recomendable incrementar la cantidad de especies en un estudio que avalara lo aquí concluido.

Teniendo en consideración que a raíz de este estudio la armadura genital del macho es variable y no invariable, como se plantea la hipótesis llave-cerradura propuesta por Dufour, se puede deducir también que no solo la armadura genital del macho está sujeta a variación, sino que también la armadura genital de la hembra. Para

ello, sería necesario indagar en cuál de los sexos se presentaría mayor variación intraespecífica que estaría sujeta a la presencia o ausencia de coremata en las armaduras genitales de los machos.

Trabajar con las armaduras genitales de los machos es recomendable, ya que es una estructura fuertemente esclerosada que las armaduras genitales de la hembra, lo que favorecería al momento de comparar las diferentes estructuras que están presentes (Eberhard 2010a). Esta característica facilita también su montaje, permitiendo tener más certeza en estudios de anatomía comparada, como el aquí realizado.

En el análisis de escalamiento no métrico (NMDS) (**Fig. 6**) de ambas especies (*L. botulata* y *N. schausi*), se observa dos grupos bien conformados que presentan variación en la armadura genital del macho. La mayor variación observada corresponde a *N. schausi* ($p(\text{perm}) 0,004$, valor $\leq 0,05$). La variación encontrada en ambas especies (menor en *L. botulata* y mayor en *N. schausi*) podría explicarse por la presencia de androconia (pinceles de pelos que se encuentran en las patas pro, meso y metatorácica), encargados de secretar, al igual que los corematas, feromonas. La presencia de androconia y coremata en *N. schausi*, intensificaría la señal emitidas por las feromonas en la especie, lo que probablemente otorgarían mayor intensidad en cuanto a la señal en el mecanismo pre-copulatorio, razón por la cual se observa una mayor variación en la armadura genital del macho de ésta, cuando se compara con *L. botulata*. Lo cual sería necesario trabajar con las feromonas en un análisis químico, para avalar lo aquí dicho.

Las variables más significativas en *N. schausi*, en cuanto a su variación, corresponden a: la longitud de la valva izquierda (**LVI**), ancho de la valva izquierda 1 (**AVI1**), ancho de la valva izquierda 2 (**AVI2**) y en la longitud de la valva izquierda esclerosada (**LVIE**). En el caso del macho al tener una mayor longitud y ancho de las valvas, se facilitaría la sujeción al abdomen de la hembra, sin dejar lugar al escape de ésta durante la cópula, esto coincide a lo dicho por Bertin & Fairbairn

(2005), donde explican que la valva genital de los machos permite el enganche y agarre en las hembras para asegurar la copulación. El esclerosamiento en la zona costal de las valvas, tiene una gran importancia en la cópula, ya que esta área le da más rigidez y seguridad a la valva, en el momento del anclaje. En *N. schausi* se observa variabilidad en la variable **LVIE** (longitud de la valva izquierda esclerosada) lo que le da rigidez en lo largo de la valva. Esta característica puede estar respaldada a la hipótesis de selección sexual (Eberhard 1985). Específicamente en el mecanismo del conflicto sexual, donde la genitalia interna del macho puede manipular a las hembras e inducirlas a usar el espermatozoide de un macho en particular, incluso si esto va en contra de los intereses de la hembra (Lloyd 1979; Alexander et al. 1997) y para que esto se lleve a cabo y el macho se asegure de esto, se sujeta con sus valvas para una copulación exitosa como ya se explicó anteriormente.

Este estudio deja en evidencia que al menos dos especies de la tribu Trichopterygini presenta variación intraespecífica en la armadura genital de los machos, y que probablemente esta variación esté asociada a la emisión de feromonas.

Conclusiones

1. Las especies *N. schausi* y *L. botulata* de la tribu Trichopterygini presentan variabilidad intraespecífica en la armadura genital de los machos en cuanto a su forma.
2. La mayor variabilidad intraespecífica encontrada en la armadura genital del macho es la especie *N. schausi*, especie que presenta en sus valvas (derecha e izquierda) coremata (pinces de pelos que secretan feromonas).
3. Es probable que las feromonas emitidas por la coremata actúen como mecanismo pre-copulatorio, por lo que podrían tener un rol preponderante sobre la hipótesis llave-cerradura propuesta por Dufour (1844).

Recomendaciones

Hay antecedentes en que la coremata y androconia son estructuras de emisión de feromonas. Se predice que las especies que presenten coremata (pinceles de pelos que secretan feromonas) en sus valvas, son aquellas que presentan una mayor variación en la armadura genital en los machos. Teniendo esto en consideración, se recomienda trabajar con las feromonas en un análisis químico y poder comprobar aquellas especies que presentan ambas estructuras (coremata y androconia) si éstas intensifican la emisión de feromonas. Por otro lado, es necesario incrementar especies en este estudio para una mejoría en los resultados.

Literatura citada

ALEXANDER R.D., MARSHALL D.C. & J.R. COOLEY. 1997. Evolutionary perspectives on insect mating. Pp:4-31. In: Choe, JC, Crespi, BJ, eds. *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*. Cambridge: Cambridge University Press.

ALLEN C. E., B. ZWAAN & P.M. BRAKEFIELD. 2011. Evolution of Sexual Dimorphism in the Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*. 56(1):445-64.

ALLISON J.D. & R.T. CARDÉ. 2016. Pheromones: Reproductive Isolation and Evolution in Moths. Pp: 11-23. In: Allison J.D. & R.T. Cardé (eds) *Pheromone Communication in Moths: Evolution, Behavior, and Application*. University of California Press.

ANDERSSON M. 1994. *Sexual selection*. Princeton university press. Princeton.

- ANGULO A. O. CASANUEVA M. E. 1981. Catálogo de los Lepidópteros Geométridos de Chile (Lepidoptera: Geometridae). Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile 51:7-39.
- ARNQVIST G. 1997. The evolution of animal genitalia: distinguishing between hypotheses by single species studies. Biol. J. Linn. Soc. 60: 365-379.
- BACQUET P.M., M.A. DE JONG, O. BRATTSTROM, H.L. WANG, F. MOLLEMAN, S. HEUSKIN, G. LOGNAY, C. LOFSTEDT, P.M. BRAKEFIELD, A. VANDERPOORTEN & C.M. NIEBERDING. 2016. Differentiation in putative male sex pheromone components across and within populations of the African butterfly *Bicyclus anynana* as a potential driver of reproductive isolation. Ecology and Evolution 6(17): 6064-6084.
- BACQUET P.M., O. BRATTSTRO, H.L. WANG, C.E. ALLEN, C. LOFSTEDT, P.M. BRAKEFIELD & C.M. NIEBERDING. 2015. Selection on male sex pheromone composition contributes to butterfly reproductive isolation. Proc. R. Soc. B 282: 20142734.
- BARTLETT-CALVERT W. 1886. Catálogo de los Lepidópteros Rhopaloceros y Heteroceros de Chile. Anales de la Universidad de Chile 69:313-352.
- BERG C. 1883. Miscellanea Lepidopterológica. Anales de la Sociedad Científica Argentina 15:163-167.
- BERGLUND A., A. BISAZZA & A. PILASTRO. 1996. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. Biological Journal of the Linnean Society 58: 385-399.
- BERTIN A. & FAIRBAIRN D. 2005. One tool, many uses: precopulatory sexual selection on genital morphology in *Aquarius remigis*. Journal of Evolutionary Biology, 18, 949–961.

- BOLOTOV I.N., A.A. FROLOV, Y.S. KOLOSOVA & A.V. KONDAKOV. 2014. The male of *Sauris mouliniei* (Legrand, 1971) comb. n. (Lepidoptera: Geometridae: Larentiinae: Trichopterygini), an endemic Inner Seychelles moth. *Zootaxa* (4): 397-400.
- BUTLER A. G. 1882. Heterocerous Lepidoptera collected in chili by thomas edmonds, esq. part iii-Geometrites en: *Transactions of the Entomological Society of London* 1882 (3): 339-428.
- CHOI S.W. 2007. Taxonomic study of the genus *Trichopteryx* Hübner (Lepidoptera: Geometridae) in Korea. *Entomological Research* 37: 46-53.
- CLEARWATER J.R., S.P. FOSTER, S.J. MUGGLESTON, J.S. DUGDALE & E. PRIESNER. 1991. Intraspecific variation and interspecific differences in sex-pheromones of sibling species in *Ctenopseustis obliquana* complex. *J. Chem. Ecol.* 17:413–429.
- CONNER W.E. & V.K. IYENGAR. 2016. Male Pheromones in Moths Reproductive Isolation, Sexy Sons, and Good Genes. Pp: 191-2018. In: Allison J.D. & R.T. Carde (eds). *Pheromone Communication in Moths Evolution, Behavior, and Application*. University of California Press.
- DARWIN C. 1874. *The descent of man and selection in relation to sex*. Second Edition, John Murray, London. 797 pp.
- DIRSH V. M. 1956. The phallic complex in Acridoidea (Orthoptera) in relation to taxonomy. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 108, 223–356.

DUFOUR L. 1844. Anatomie generale des Dipteres. *Annuaire de Science Naturelle* 1: 244-264.

DUGDALE J.S. 1980. Australian Trichopterygini (Lepidoptera: Geometridae) with Descriptions of Eight New Taxa. *Australian Journal of Zoology* 28: 301-340.

DUMÉNI C., G.J.R. JUDD, D. BOSH, M. BALDESSARI, C. GEMENO & A.T. GROOT. 2014 Intraspecific Variation in Female Sex Pheromone of the Codling Moth *Cydia pomonella*. *Insects* 5(4): 705-721.

EBERHARD W. G. HUBER B. A. RODRIGUEZ R. L. BRICENO R. D. SALAS I. RODRIGUEZ V. 1998. One size fits all? Relationships between the size and degree of variation in genitalia and other body parts in twenty species of insects and spiders. *Evolution* 52: 415–431.

EBERHARD W.G. 1985. *Sexual Selection and Animal Genitalia*. Harvard University Press. Cambridge, Mass. 244 pp.

EBERHARD W.G. 1994. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implications for cryptic female choice. *Evolution* 48: 711-733.

EBERHARD W.G. 1996. *Female Control. Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. Monographs in Behavior and Ecology. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey. 501 pp.

EBERHARD W.G. 2010a. Rapid Divergent Evolution of Genitalia Theory and Data Updated Pp: 40-78. In: Leonard J & A Cordoba-Aguilar (eds.) *The Evolution of Primary Sexual Characters in Animals*. OUP USA.

- EBERHARD W.G. 2010b. Evolution of genitalia: theories, evidence, and new directions. *Genetica* 138:5-18.
- EYER J. R. 1924. The comparative morphology of the male genitalia of the primitive Lepidoptera. *Annals of the Entomological Society of America* 17, 275–328.
- FANG N., Y. HU, B. MAO, J. BI, Y. ZHENG, C. GUAN, Y. WANG, J. LI, Y. MAO & H. AI 2018. Molecular characterization and functional differentiation of three pheromone-binding proteins from *Tryporyza intacta*. *Scientific Reports* 8: 10774.
- FELDER C. ROGENHOFER A. F. 1875. Reise de Österreichischen fregatte novara um die erde (Zoologischer theil) band 2(Abtheilung 2): pls. 121-140. wien.
- FITZPATRICK S.M. & J.N. MCNEIL. 1988. Male scent in lepidopteran communication: the role of male pheromone in mating behaviour of *Pseudaletia unipuncta* (haw.) (Lepidoptera: Noctuidae). *Memoirs of the Entomological Society Of Canada* 146: 131-151.
- FLETCHER D. S. 1953. Some new species of geometridae from Argentina and Chile. *Acta Zoologica Lilloana* 12:367-380.
- FOSTER S.P., J.R. CLEARWATER, S.J. MUGGLESTON, J.S. DUGDALE & W.L. ROELOFS. 1986. Probable sibling species complexes within two described New Zealand leafroller moths. *Naturwissenschaften* 73: S.156.
- FUTUYMA D.J. 2009. *Evolution*. 2nd edition, Sinahuer Associated Inc, Suderland. 633 pp.
- GOLDSMITH M.R. & A.S. WILKINS. 1995. *Molecular model systems in the Lepidoptera*. Cambridge, Cambridge University Press. 542 pp.

- GOULSON D. 1993. Variation in the genitalia of the butterfly *maniola jurtina* (Lepidoptera: Satyrinae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 107: 65–71.
- GRIES G., P.W. SCHAEFER, R. GIES, J. LISKA & T. GOTOH. 2001. Reproductive Character Displacement in *Lymantria monacha* from Northern Japan? *Journal of Chemical Ecology* 27(6): 1163-1176.
- HANSSON B. & M.C. STENSMYR. 2011. Evolution of Insect Olfaction. *Neuron* 72: 698-711.
- HANSSON B.S., J.N.C. VAN DER PERS & J. LOFQVIST. 1989. Comparison of male and female olfactory cell response to pheromone compounds and plant volatiles in the turnip moth, *Agrotis segetum*. *Physiol. Entomol.* 14:147-155.
- HASHIMOTO S. 2005. Homology and taxonomic importance of the tibial hair- pencil and its related structures in the family Geometridae (Lepidoptera). *Tinea* 18: 146-158.
- HAUSMANN A. & J. VIIDALEPP. 2012. Larentiinae 1. -In: Hausmann A (ed.). *The Geometrid Moths of Europe 3.* -Apollo Books, Stenstrup. 743 pp.
- HOLDCRAFT R., C. RODRIGUEZ-SAONA & L.L. STELINSKI. 2016. Pheromone Autodetection: Evidence and Implications. *Insects* 7(2): 17.
- HOLLOWAY J.D. 1997. The Moths of Borneo: family Geometridae, subfamilies: Sterrhinae, Larentiinae. *Malayan Nature Journal* 51: 1-242.
- HOSSEINI S.A., M. VAN WIJK, G. KE, S.H. GOLDANAZ, C. SCHAL & A.T. GROOT. 2016. Experimental evidence for chemical mate guarding in a moth. *Scientific Reports* 6: 38567.

- HOUSE C. M. SIMMONS L. W. 2003. Genital morphology and fertilization success in the dung beetle *Onthophagus taurus*: An example of sexually selected male genitalia. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 447–455.
- HUBER, B. A. 2003a. Rapid evolution and species-specificity of arthropod genitalia: fact or artifact? *Organisms Diversity & Evolution* 3, 63–71.
- HUBER, B. A. 2003b. Southern African pholcid spiders: revision and cladistic analysis of *Quamtana* n. gen. and *Spermophora* Hentz (Araneae: Pholcidae), with notes on male-female covariation. *Zoological Journal of the Linnean Society* 139, 477–527.
- KAISLING K.E., J.G. HILDEBRAND & J.H. TUMLINSON. 1989. Pheromone receptor cells in the male moth *Manduca sexta*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 10:273-279.
- LJUNGBERG H., P. ANDERSON & B.S. HANSSON. 1993. Physiology and morphology of pheromone-specific sensilla on the antennae of male and female *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Insect Physiol.* 39: 253-260.
- LLOYD J. E. 1979. Mating behavior and natural selection. *Florida Entomologist* 62: 17-34.
- MAYR E. 1963. *Animal species and evolution*. Cambridge, Mass: Harvard University Press. 797pp.
- MCELFRESHJS & J.G. MILLAR. 1999. Geographic variation in sex pheromone blend of *Hemileuca electra* from southern California. *Journal of Chemical Ecology* 25: 2505-2525.

- MIKKOLA K. 2008. The lock-and-key mechanisms of the internal genitalia of the Noctuidae (Lepidoptera): How are they selected for? *Eur. J. Entomol.* 105: 13-25.
- NIEBERDING C.M., H. DE VOS, M.V. SCHNEIDER, J.M. LASSANCE, N. ESTRAMIL, J. ANDERSSON, J. BANG, E. HEDENSTROM, C. LOFSTEDT & P.M. BRAKEFIELD. 2008. The Male Sex Pheromone of the Butterfly *Bicyclus anynana*: Towards an Evolutionary Analysis. *PLoS ONE* 3(7): e2751.
- PAPKE R.S., D.J. KEMP D.J. & R.L. RUTOWSKI. 2007. Multimodal signaling: Structural UV reflectance predicts male mating success better than pheromones in the butterfly *Colias eurytheme* L. (Pieridae). *Anim. Behav.* 73:47-54.
- PARKER G. A. & T.R. BIRKHEAD. 2013. Polyandry: the history of a revolution. *Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci.* 368: 2012033.
- PARRA L.E. & C.E. HERNÁNDEZ. 2017. Estudio filogenético de los géneros de Lithinini de Sudamérica Austral (Lepidoptera, Geometridae): una nueva clasificación. *Revista Brasileira de Entomologia* 54(1): 1-27.
- PARRA L.E. & C.P. SANTOS-SALAS. 1992. Trichopterygini Neotropicales III: género y especie nuevos para Chile (Lepidoptera: Geometridae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 63: 151-156.
- PARRA L.E. 1996. Trichopterygini Neotropicales IV: descripción de nuevos géneros y especies de Chile (Lepidoptera: Geometridae). *SHILAP Revista de lepidopterología* 24(93):37-54.
- PARRA L.E., H.A. VARGAS, M.J. SANZANA & C.E. HERNÁNDEZ. 2017. Phylogenetic study of the genera of Trichopterygini from Austral South America (Lepidoptera: Geometridae): a new classification. *Gayana* 81(2): 64-99.

- PARRA L.E., M.C. JIMÉNEZ-URRUTIA & C. ZAMORA-MANZUR. 2009. Revision of the Genus *Hoplosauris* Butler, 1882 (Lepidoptera: Geometridae). *Zootaxa* 1989: 39-54.
- RAMOS M. 2018. revisión del complejo *Hoplosauris* *Butler* (Lepidoptera: Geometridae): una nueva clasificación basada en un enfoque taxonómico integrativo. Tesis de Magister. Universidad de Concepción. Concepción. Chile.
- RHAINDS M., DAVIS D.R. & P.W. PRICE. 2009. Bionomics of bagworms (Lepidoptera: Psychidae). *Annu. Rev. Entomol.* 54: 209-26.
- RODRÍGUEZ-LOECHES L., A. BARRO, M. PEREZ & F. CORO. 2009. Anatomic and acoustic sexual dimorphism in the sound emission system of *Phoenicoprocta capistrata* (Lepidoptera: Arctiidae). *Naturwissenschaften* 96: 531-36.
- ROELOFS W.L., W. LIU, G. HAO, H. JIAO, A.P. ROONEY & C.E. LINN. 2002. Evolution of moth sex pheromones via ancestral genes. *PNAS* 99(2): 13621-13626.
- ROHLF J. F. 2017. *Ecology & Evolution and Anthopology*. Stony Brook University. Versión 2.31.
- ROHLF J. F. 2019. *Ecology & Evolution and Anthopology*. Stony Brook University. Versión 1.78.
- RUTOWSKI R.L. 1997. Sexual dimorphism, mating systems and ecology in butterflies. Pp. 257-72. In: Choe JC& BJ Crespi (eds). *Mating Systems in Insects and Arachnids*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.

- SCOBLE M. J. 1995. The Lepidoptera. Form, Function and Diversity. The Natural History Museum & Oxford University Press, London. 404 pp. Goulson D. 1993. Variation in the genitalia of the butterfly *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Satyrinae). Zoological Journal of the Linnean Society 107: 65–71.
- SCOBLE M.J.1999. Geometrids moths of the world: a catalogue (Lepidoptera: Geometridae). Natural history Museum, London. CSIRO Publishing. 1016 pp.
- SEVEN-ÇALIŞKAN S. & BOZACI V. 2015. A new form of *Melitaea phoebe* (Goeze, 1779) (Lepidoptera) from the Mediterranean region (Turkey). Turkish Journal of Zoology 39: 625-629.
- SHAPIRO A.M. & A.H. PORTER. 1989. The lock-and-key hypothesis: evolutionary and biosystematic interpretation of insect genitalia. Annu. Rev. Entomol. 34: 231-245.
- SIMMONS L.W. 2001. Sperm Competition and Its Evolutionary Consequences in the Insects. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press. 456 pp.
- SOLER, M. 2002. Evolución: la base de la biología. Proyecto Sur. 128pp.
- SZATHMÁRY E. & SMITH J. M. 1995. The major evolutionary transitions. Nature. 374(6519), 227-232.
- THORNHILL R. 1983. Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. American Naturalist 122: 765-788.
- TRIVERS R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. En: b. Campbell (ed.): sexual selection and the descent of man. pp: 139- 179. Aldine. Chicago.
- TUXEN S. L.1970. Taxonomist's glossary of genitalia in insects.

- VIIDALEPP J. 2011a. *Rhopalodes lecorrei*, a new moth species from French Guiana (Lepidoptera: Geometridae: Larentiinae: Trichopterygini). *Estonian Journal of Ecology* 60(4): 321–327.
- VIIDALEPP J. 2011b. A Morphological review of tribes in Larentiinae (Lepidoptera: Geometridae). *Zootaxa* 3136: 1-44.
- WARREN W. 1894. New genera and species of Geometridae. *Novit. zool.*, 1, 366-466.
- WARREN W. 1908. Descriptions of new species of south American geometrid moths. *proceedings u.s. National museum* 34:91-110.
- WEDELL N. 2005. Female receptivity in butterflies and moths. *J. Exp. Biol.* 208: 3433-3440.
- WELLER S.J., N.L. JACOBSON & W.E. CONNER. 1999. The evolution of chemical defenses and mating systems in tiger moths (Lepidoptera: Arctiidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 557-578.
- XUE D., C. WU & H. HAN. 2008. *Tricalcaria* Han gen. nov., a remarkable new genus with three hind-tibial spurs belonging to the tribe Trichopterygini, with description of a new species from China (Lepidoptera: Geometridae: Larentiinae). *Entomological Science* 11: 409–414.
- YAMAMOTO S. & T. SOTA. 2007. Phylogeny of the Geometridae and the Evolution of Winter Moths inferred from a simultaneous analysis of mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44: 711-723.

ZHANG G., J. CHEN, M. YU, X. TIAN & J. WU. 2018. Molecular and Functional Characterization of pheromone binding protein 1 from the Oriental Fruit Moth, *Grapholita molesta* (Busck). *Scientific Reports* 8: 2276.

ZIEMBA K. S. & R. L. RUTOWSKI. 1997. Sexual dimorphism in eye morphology in a butterfly (*Asterocampa leilia*; Lepidoptera, Nymphalidae). *Psyche* 103:25-36.

