

**ESTUDIO DE LA BIOLOGÍA, COSTOS Y BENEFICIOS DEL SISTEMA DE APAREAMIENTO DE *Sangalopsis veliterna* (LEPIDÓPTERA: GEOMETRIDAE)**

**Linda Carolina Hernández Duran**

**Trabajo de grado para optar por el título de Bióloga Ambiental**

**Director:**

**Gonzalo Ernesto Fajardo Medina  
Docente Universidad Jorge Tadeo Lozano**

**Codirector:**

**Luz Stella Fuentes Quintero  
Docente Universidad Jorge Tadeo Lozano**

**UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ JORGE TADEO LOZANO  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES E INGENIERIA  
PROGRAMA DE BIOLOGÍA AMBIENTAL  
BOGOTÁ  
2011**

## **Agradecimientos**

A Dios por darme la oportunidad de estudiar y realizar este proyecto de vida.

A mi mamá por apoyarme en todos los momentos difíciles.

A Yolanda Rojas, porque creyó en mi y me ayudo a llevar a cabo mis metas.

A Francisco Quiroz y Cesar Pérez por apoyarme y alentarme a seguir adelante con mis estudios. Gracias por que sin ustedes no hubiese sido posible este logro.

A Luz Stella Fuentes por brindarme su apoyo incondicional en el desarrollo del trabajo.

A Gonzalo Fajardo por su paciencia, dedicación y colaboración en la guía y ejecución de mi trabajo.

## Tabla de contenido

<b>1. Introducción.....</b>	<b>5</b>
<b>2. Justificación.....</b>	<b>7</b>
<b>3. Antecedentes Científicos .....</b>	<b>8</b>
<b>3.1 Marco Teórico.....</b>	<b>8</b>
3.1 <i>Sistemas de apareamiento en lepidópteros y costos-beneficios asociados a la reproducción.....</i>	8
3.1.2 <i>Tasa de apareamiento óptimo de las hembras .....</i>	10
3.1.3 <i>Sistema de apareamiento y el escenario de selección sexual.....</i>	11
3.1.4 <i>Selección sexual y evolución de la genitalia.....</i>	12
3.1.5 <i>Sangalopsis veliterna como sistema de estudio .....</i>	12
3.1.6 <i>Ciclo de vida .....</i>	13
<b>4. Planteamiento del problema .....</b>	<b>13</b>
<b>5. Objetivos.....</b>	<b>14</b>
5.1 <i>Objetivo General.....</i>	14
5.2 <i>Objetivos específicos.....</i>	14
<b>6. Hipótesis .....</b>	<b>14</b>
<b>7. Metodología.....</b>	<b>15</b>
7.1 <i>Ciclo de vida .....</i>	15
7.1.2 <i>Cambio de instar de las larvas.....</i>	15
7.1.3 <i>Longevidad, fecundidad y fertilidad de adultos .....</i>	16
7.2 <i>Descripción del sistema reproductivo de las hembras y genitalia de los machos .....</i>	16
7.3 <i>Patrón de apareamiento de las hembras de S. veliterna .....</i>	16

7.4 Costos y beneficios del patrón de apareamiento de las hembras de <i>S. veliterna</i> .....	17
7.4.1 Cruces Monotípicos .....	17
7.4.2 Cruces Heterotípicos .....	18
<b>7.5 Análisis de datos .....</b>	<b>18</b>
8.1 Descripción del ciclo de vida de <i>S. veliterna</i> por primera vez.....	19
8.2 Descripción las estructuras de la genitalia hembra <i>S. veliterna</i> .....	22
8.3 Descripción genitalia macho <i>S. veliterna</i> .....	24
8.4 Patrón de apareamiento <i>S. veliterna</i> .....	24
8.5 Costos y beneficios asociados al sistema de apareamiento de <i>S. veliterna</i> .....	26
<b>9. Discusión.....</b>	<b>28</b>
<b>10. Conclusiones.....</b>	<b>30</b>
<b>11. Recomendaciones.....</b>	<b>31</b>
<b>13. Anexo 1 .....</b>	<b>36</b>
<b>13.1 Anexo 2. ....</b>	<b>37</b>

## 1. Introducción

La reproducción es común en todos los organismos de la naturaleza (Nilsson, 2004). Para muchos animales a excepción de los asexuales, esto involucra la búsqueda de una pareja, la transferencia de esperma, la unión de gametos y dejar una descendencia fértil (Nilsson, 2004; Wedell, 2005). En muchos taxa de insectos las hembras maximizan su éxito reproductivo a partir de múltiples apareamientos (Wedell *et al*, 2005; Simmons, 2001; Arnqvist & Nilsson, 2000). Esto ha llevado a que los ecólogos evolutivos discriminen dos sistemas de apareamiento según los hábitos reproductivos de las hembras: el sistema poliándrico y el monándrico. La poliandria se presenta cuando una hembra copula con más de un macho a lo largo de todo su ciclo reproductivo; mientras que la monandría ocurre cuando una hembra copula con un solo macho, una sola vez, a lo largo de su ciclo reproductivo.

Dado que la poliandria parece ser la estrategia reproductiva más común en los insectos (en especial para los lepidópteros; Arnqvist & Nilsson, 2000) varios estudios se han enfocado en el valor adaptativo de este hábito reproductivo en las hembras (Gowaty *et al*, 2010; Nilsson, 2004; Wedell *et al*, 2002; Arnqvist & Nilsson, 2000).

Cuando las hembras de una población dada tienen continuos eventos reproductivos con varios machos, procesos de selección sexual entran en juego y son varias las consecuencias evolutivas que se presentan en la población. Como lo demuestra Arnqvist (1998), un ejemplo de esto se observa en la evolución de la genitalia de los machos para varios taxa en los que la poliandria impulsa la divergencia de este carácter. Sin embargo los hábitos reproductivos de las hembras bien sea poliandria ó monandría generan costos y beneficios (Nilsson, 2004) entre estos están: alto consumo de energía, riesgo de depredación, reducción de movilidad y vigilancia por parte de la pareja, riesgo de parasitismo y disminución en la longevidad (Arnqvist, 1989). De igual manera, son varias las hipótesis que intentan explicar las razones por las cuales las hembras podrían obtener beneficios de múltiples apareamientos; entre estos están: mayor fecundidad, fertilidad, longevidad, diversidad genética en los descendientes de las hembras, obtención de nutrientes en el momento de la copula entre otros (Gowaty *et al*, 2010; Nilsson, 2004; Wedell *et al*, 2002; Arnqvist & Nilsson, 2000). Varios estudios (Arnqvist & Nilsson, 2000; Nilsson, 2004; Arnqvist *et al*, 2004) demuestran que las hembras poliándricas alcanzan una tasa optima de apareamiento (es decir que los beneficios del apareamiento exceden los costos asociados a la copula), donde el éxito reproductivo es maximizado. Es probable que esta tasa difiera entre especies y aún dentro de especies (como ocurre en poblaciones alopátricas). Del mismo modo se presentan diferencias entre los sexos en cuanto a sus “intereses” por

maximizar su éxito reproductivo, lo cual se explica por múltiples factores como la inversión energética y la disponibilidad de gametos (Wiklund *et al*, 2001).

Las mariposas y las polillas tienen una gran ventaja como sistema modelo para estudiar los patrones de apareamiento, tasas óptimas, costos y beneficios. Esto se debe a que en muchos lepidópteros, como en otros taxa de insectos, es sencillo determinar la frecuencia de apareamiento de las hembras dada la posibilidad de conteo de espermátóforos presentes en su tracto reproductivo los cuales permanecen a lo largo de toda su vida (Wedell, 2005). El conteo de espermátóforos remanentes ha revelado una considerable variación en la frecuencia de apareamiento entre especies y dentro de éstas (Drummond, 1984 en Wedell, 2005). En algunas especies las hembras pueden solo aparearse una vez en toda su vida; en otras las hembras pueden llegar a aparearse hasta 13 veces a lo largo de su ciclo reproductivo, como es el caso de la polilla tigre *Utheteisa ornatrix* (LaMunyon, 1994 en Wedell, 2005).

En este trabajo se usó como modelo la polilla *Sangalopsis veliterna* Druce, 1885 (Lepidóptera: Geometridae). Esta especie es un geométrido con amplia distribución en el neotrópico (Madrigal, 2003), cuyas larvas tienen hábitos defoliadores (sobre árboles de *Croton* sp) siendo considerada plaga forestal en varias ciudades de Colombia. Dado su corto ciclo de vida y la facilidad de cría en el laboratorio resulta ser un modelo ideal para evaluar predicciones acerca de sus hábitos reproductivos. En este sentido aspectos tales como: ciclo de vida, biología y ecología, sistema de apareamiento, costos y beneficios asociados a diferentes sistemas de apareamiento, permiten establecer hipótesis entorno a sus hábitos reproductivos.

El alcance de este estudio permite evidenciar la ocurrencia de la poliandria en *S. veliterna* y reconocer los costos y beneficios que se obtienen a partir de múltiples apareamientos; así mismo a partir del conocimiento de la biología de esta especie se plantean las bases necesarias para futuras alternativas de control biológico de la población.

## **2. Justificación**

El entendimiento de la biología evolutiva y los hábitos reproductivos de las hembras de muchos taxa animal permiten determinar los distintos mecanismos de selección sexual que actúan en la reproducción, los cuales tienen implicaciones directas en el comportamiento, morfología e historia de vida de las especies.

A partir del conocimiento de los hábitos reproductivos de *S. veliterna* se establecen los posibles costos y beneficios asociados el potencial reproductivo (fecundidad, fertilidad y longevidad) de esta especie cuando se encuentra bajo un patrón de apareamiento poliandrico y monandrico

Así mismo el tipo de información obtenida de estos estudios permite profundizar en el conocimiento de la biología y ecología de *S. veliterna* y aporta información valiosa para un futuro manejo y control biológico cuando esta se comporta como plaga.

### 3. Antecedentes Científicos

Si bien existe mucha información reciente sobre la biología reproductiva en insectos y en especial para lepidóptera (Arnqvist & Nilsson 2000; Wedell *et al* 2002; Rincón & García 2007); no existen estudios previos relacionados con la biología reproductiva de esta especie. Madrigal (2003) reportó características biológicas generales del *Sangalopsis veliterna* (hábitos alimenticios, características morfológicas de los adultos y larvas) en el contexto del manejo integrado de plagas.

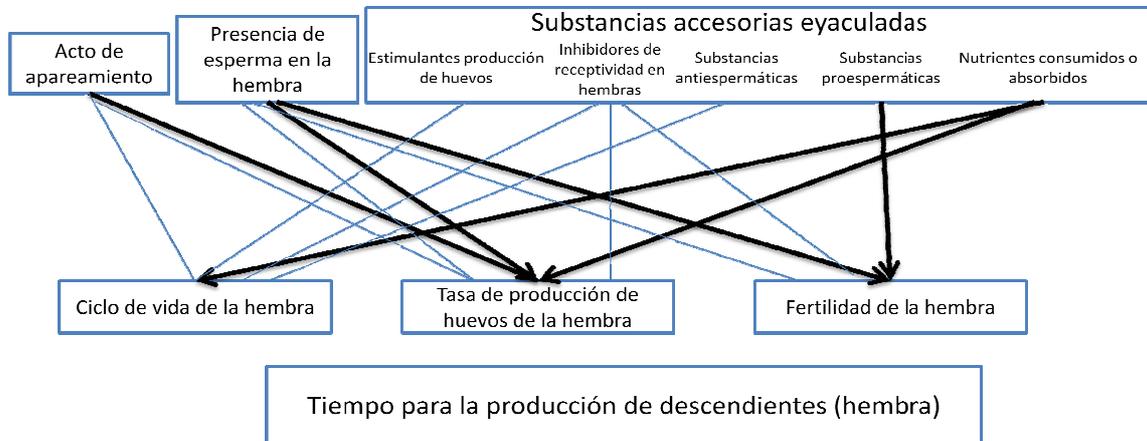
En el año 2008 se reporta un insecto defoliador de árboles de *Croton* spp (sangregado) en la ciudad de Bogotá (Colombia), donde se determinó que el insecto pertenece al género *Sangalopsis*, el cual produce una defoliación completa de los árboles pertenecientes al género *Croton* spp (Malaver, 2003).

#### 3.1 Marco Teórico

##### ***3.1 Sistemas de apareamiento en lepidópteros y costos-beneficios asociados a la reproducción***

Los lepidópteros muestran una considerable variabilidad en la frecuencia de copula de las hembras, desde especies monándricas hasta hembras de especies que se aparean múltiples veces a lo largo de su ciclo de vida (Wedell *et al*, 2002).

El aparearse conlleva costos a las hembras no solo en términos de tiempo y energía, sino que también implica un mayor riesgo de depredación, transmisión de enfermedades, predisposición a daños físicos e incluso un exceso de esperma puede afectar negativamente la fertilidad (poliespermia) (Fig 1) (Chapman *et al*, 1995 en: Wedell, 2005; Arnqvist *et al*, 2007), algunos estudios también reportan una disminución en la longevidad de las hembras debido a sustancias accesorias tóxicas transferidas por los machos en el momento de la copula, tal como se observa en *Drosophila melanogaster* (Chapman *et al*, 1995 en Wedell, 2005).



**Fig.1.** Resumen de los efectos conocidos del apareamiento en el éxito reproductivo de las hembras. El apareamiento, la presencia de esperma y la transferencia de sustancias accesorias en las eyaculaciones, poseen varios efectos en los componentes del potencial reproductivo de las hembras. Las líneas azules representa los efectos negativos y las líneas negras representa los positivos (Arnqvist & Nilsson, 2000)

Sin embargo en muchas especies de insectos donde predomina el sistema de apareamiento poliándrico, las hembras se benefician directa e indirectamente a partir de múltiples apareamientos (Wedell *et al*, 2001; Harano *et al*, 2006). Algunos de los beneficios son: la obtención de genes aptos que permiten el éxito reproductivo de la descendencia, nutrientes donados por el macho en las eyaculaciones, cuidado parental, reabastecimiento de esperma, entre otros (Tabla. 1) (Arnqvist & Nilsson, 2000; Wedell *et al*, 2001). En las hembras el incremento de la producción de huevos viables está directamente relacionado con el número de copulas que éstas presenten (la sola presencia de esperma en el tracto reproductivo de la hembra estimula la producción de huevos) (Arnqvist & Nilsson, 2000). En algunas especies de mariposas las hembras que se aparean múltiples veces adquieren espermatozoides ricos en nutrientes (Boggs & Gilbert, 1979 *en*: Wedell *et al*, 2001). Arnqvist & Nilsson (2000) mostraron que las hembras maximizan su potencial reproductivo al haber un incremento constante en la tasa de apareamiento; por ejemplo en la especie *Pieris napi* la longevidad y tiempo de fecundidad aumenta cuando las donaciones de los machos son mayores.

**Tabla.1.** Beneficios que pueden ser obtenidos de múltiples apareamientos por las hembras (directos e indirectos) (Arnqvist & Nilsson, 2000; Arnqvist & Nilsson, 2000).

Beneficios directos en el Potencial reproductivo (Fitness)	Beneficios indirectos en el Potencial reproductivo (Fitness)
Seguridad de fertilización	Diversidad genética
Alimentación nupcial (Nutrientes en eyaculaciones)	Descendencia genéticamente más viable
Cuidado parental	Descendencia genéticamente más atractiva

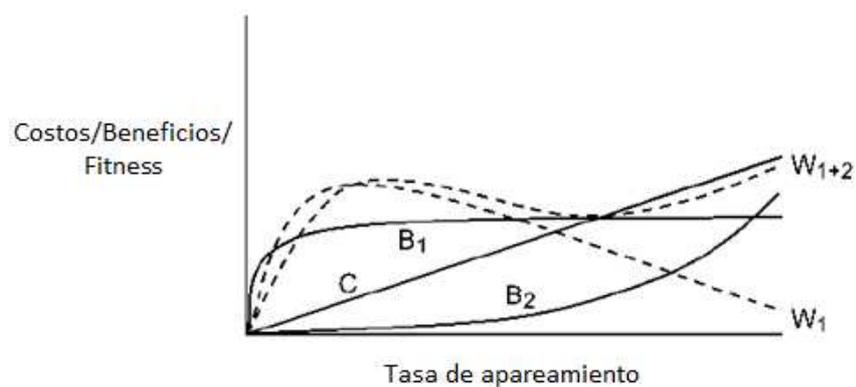
Hay que tener en cuenta que un exceso de esperma afecta de manera positiva y negativa la producción de huevos y la fertilidad en las hembras; esto se debe a que un gran número de sustancias accesorias, varias proteínas, que son transferidas con las eyaculaciones de los machos tienen numerosos efectos en el potencial reproductivo de la hembra (Eberhard & Cordero, 1995). Ciertas sustancias gonadotrópicas estimulan la maduración y postura de huevos en las hembras, sin embargo esas sustancias también pueden disminuir el tiempo de vida y la tasa de reapareamiento de las mismas, esto en parte por la inhibición de la receptibilidad sexual.

### **3.1.2 Tasa de apareamiento óptimo de las hembras**

La frecuencia de copula de las hembras está directamente relacionada con el número de descendientes que una hembra puede producir a lo largo de toda su vida. Sin embargo aun no es claro cuál es la tasa de apareamiento óptima para las hembras (para la producción de huevos y descendientes sin que la hembra se vea afectada por la cantidad y postura de los mismos).

Cuando los beneficios del reapareamiento exceden los costos asociados a la copula, el potencial reproductivo se incrementa proporcionalmente con la tasa de apareamiento (Arnqvist & Nilsson, 2000), esto puede ser explicado en los machos que transfieren regalos nupciales nutritivos en el momento de la copula con la hembra. Sin embargo cuando los costos son significativos y hay una disminución en la recompensa de múltiples apareamientos (sin regalos nupciales), las hembras pueden maximizar su potencial reproductivo a una tasa intermedia (Arnqvist *et al*, 2004; Nilsson, 2004). Las hembras que

se aparean a una tasa baja (una sola copula) pueden ser eficientes minimizando los costos asociados al apareamiento; por ejemplo en un estudio se demostró que las hembras del gorgojo del fríjol (*Callosobruchus maculatus*) son lastimadas en el momento de la copula por las espinas que poseen los machos en su genitalia, este daño aumenta al copular más de una vez (Arnqvist *et al*, 2004). Por otro lado las hembras que tienen una alta tasa de apareamiento pueden maximizar los beneficios, obteniendo una mayor producción de huevos y un mayor tiempo de viabilidad para dejar descendientes (Fig. 2).



**Fig.2.** En los sistemas de apareamiento en los cuales los costos directos de apareamiento son significativos y aditivos (C), las hembras pueden maximizar su éxito reproductivo apareándose a una tasa intermedia ( $W_1$ ) si hay una disminución en la recompensa de una única forma de los beneficios directos del apareamiento ( $B_1$ : Ej. reabastecimiento de esperma). Sin embargo si hay una forma adicional de beneficios para la hembra que incrementa una baja pero acelerada tasa ( $B_2$ ), dos picos de éxito reproductivo (fitness) distintos pueden ser predichos: las hembras maximizan su potencial reproductivo por medio de una alta o baja tasa de apareamiento (Arnqvist *et al*, 2004).

### 3.1.3 Sistema de apareamiento y el escenario de selección sexual

Darwin estableció que la selección natural favorece los caracteres que mejoran la viabilidad y supervivencia de los individuos, mientras que él se refirió a la selección sexual como un mecanismo evolutivo donde se benefician los caracteres extravagantes que resultan perjudiciales para la supervivencia de los individuos, pero a su vez estos actúan como potenciadores del mejoramiento del éxito reproductivo cuando los individuos del mismo sexo (intrasexual) se encuentran compitiendo por acceder a una oportunidad de reproducción (Simmons, 2001).

Por otro lado en el contexto de la selección sexual pre y poscopula, existen otros mecanismos que determinan el éxito reproductivo tanto de los machos como de hembras.

Estos corresponden a: la *escogencia de la hembra*, en la cual selecciona a su pareja partiendo no solo de caracteres sexuales relevantes como su tamaño y características fenotípicas sino también por los posibles beneficios que pueda aportar la pareja a sus descendientes (Jones & Ratterman 2009, Eberhard, 1996); *conflicto sexual*, en el que los sexos compiten por el control de la fertilización (Arnqvist *et al*, 2000) y *competencia espermática*, cuando el que el esperma de dos o más machos compiten por fertilizar un ovulo (Parker ,1970). Para este ultimo mecanismo es necesario que la hembra se aparee múltiples veces. Es claro que la competición espermática puede actuar como una potente presión de selección sexual en la fisiología, morfología reproductiva y comportamental de los machos (Simmons, 2001).

#### **3.1.4 Selección sexual y evolución de la genitalia**

La selección sexual impulsa la divergencia de la genitalia a través de los distintos mecanismos que favorecen la evolución de caracteres sexuales involucrados en la reproducción (Hosken & Stockley, 2004). En un sistema de apareamiento poliándrico, en el que las oportunidades de selección sexual bien sea por escogencia de las hembras o por alguno de los mecanismos antes propuestos, se espera que la tasa de divergencia de caracteres sexuales sea mayor comparada con un sistema de apareamiento monándrico en el cual las posibilidades de selección sexual son menores (Arnqvist, 1998). Así la predicción clave es que en clados animales con sistemas de apareamiento poliándricos, se presenta una mayor diversidad de especies comparado con aquellos clados en el que el sistema de apareamiento es monándrico.

#### **3.1.5 *Sangalopsis veliterna* como sistema de estudio**

*Sangalopsis veliterna* es una polilla diurna, la cual pertenece a la familia Geometridae. De las seis subfamilias que la conforman, Ennominae es la más diversa a nivel tropical y subtropical. Dentro de esta familia se encuentran especies fitófagas que atacan especies forestales, especialmente coníferas y eucaliptos (Madrigal. 2003). Una de las características de los geométridos es que presentan un vuelo errático, y por ende para sus desplazamientos de dispersión o migración aprovechan las corrientes de aire (Madrigal. 2003).

*Sangalopsis veliterna* proliferar especialmente en periodos cálidos y secos, aunque es muy abundante en climas fríos entre los 1500 y 2300 m.s.n.m. Las larvas se caracterizan por presentar hábitos defoliadores sobre los árboles del género *Croton*, especialmente las especies *C. bogotanus* y *C. funckianus*, de las cuales se destaca su gran importancia a nivel ornamental; esta especie se caracteriza por ser endémica de Colombia (Madrigal. 2003).

### **3.1.6 Ciclo de vida**

El ciclo de vida de las polillas que pertenecen a la familia Geometridae inicia cuando la hembra selecciona una planta específica para colocar sus huevos. La postura de los huevos se caracteriza por ser aislada o en pequeños grupos. Luego de 6 a 8 días dependiendo de la especie, los huevos eclosionan las larvas que inmediatamente se alimentan de las hojas de la planta hospedera. Durante su crecimiento que dura entre 25 a 45 días (dependiendo la especie), las orugas presentan 5 a 7 mudas, después de las cuales están listas para realizar su metamorfosis y transformarse en pupa. Para pupar las orugas seleccionan el envés de las hojas o el tronco de los árboles, luego de 10 a 15 días la polilla adulta emerge de la pupa con sus alas pegadas y húmedas (Soria & Toimil, 1983). Posterior a la extensión de las alas los adultos van en busca de pareja con el fin de reproducirse y empezar de nuevo el ciclo. El adulto se alimenta de néctar de flores y de exudados azucarados, fermentados de fruta o aguas salobres (Constantino, 1996).

## **4. Planteamiento del problema**

Considerando a *Sangalopsis veliterna* como sistema de estudio este trabajo pretende resolver la pregunta ¿Cuál ha sido el patrón de apareamiento de las hembras de esta especie? Resuelta esta inquietud ¿Cuáles son los posibles costos y beneficios de su potencial reproductivo asociados a su determinado patrón de apareamiento?. Así mismo, este estudio resalta la importancia del conocimiento sobre el comportamiento reproductivo y biológico (ciclo de vida) de esta especie, con el fin de aportar las futuras bases necesarias para estudios en el control biológico de la población cuando ésta se comporte como plaga.

## **5. Objetivos**

### ***5.1 Objetivo General***

Reconocer el ciclo de vida de *Sangalopsis veliterna*, su sistema de apareamiento y cuantificar los costos y beneficios que se derivan de este en condiciones de laboratorio.

### ***5.2 Objetivos específicos***

Determinar el desarrollo de huevo a adulto de *S. veliterna* la longevidad y la fecundidad de las hembras obtenidas en laboratorio

Describir el sistema reproductivo de hembras y machos de *S. veliterna*.

Evidenciar el patrón de apareamiento de *S. veliterna*, mediante el conteo de espermatozoides en el tracto reproductivo de la hembra.

Cuantificar los costos y beneficios en la fecundidad, fertilidad y longevidad de hembras sometidas a monandria y poliandria bajo condiciones de laboratorio.

## **6. Hipótesis**

Las hembras de *Sangalopsis veliterna* sometidas a condiciones de poliandria con una oferta distinta de machos presentan una longevidad, fertilidad y fecundidad mayor a las hembras sometidas a monandria.

## 7. Metodología

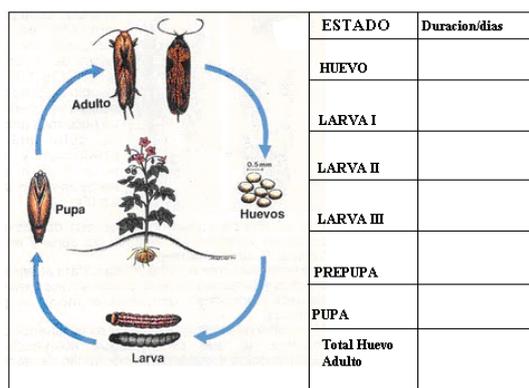
Los cruces experimentales se llevaron a cabo en laboratorio de ecología de la Universidad Jorge Tadeo Lozano en la ciudad de Bogotá y el establecimiento de la cría se desarrollo en la sede de entomología del Centro de Biosistemas en Chía (Cundinamarca).

### 7.1 Ciclo de vida

A partir de una cohorte de pupas y adultos (30 machos y 30 hembras) obtenidos de árboles infestados con la polilla en la ciudad de Bogotá (localidad de Suba), se estableció una cría de *S. veliterna* cual se mantuvo en controladas (humedad al 60% y temperatura de 23°C). Como fuente de alimento y oviposición para los adultos se utilizó una solución de miel de abejas al 10% y material vegetal proveniente árboles pertenecientes al género *Croton* spp. Para determinar la duración de los distintos estadios larvales, se tomaron 30 larvas provenientes de la cría y se determinaron los distintos cambios de instar por medio de mudas y cápsulas cefálicas dejadas por las larvas; esto se hizo siguiendo la metodología propuesta por Sánchez (2004).

#### 7.1.2 Cambio de instar de las larvas

Con el fin de identificar los cambios de instar en *S. veliterna* (Fig.3); se colocaron las larvas recién eclosionadas en bolsas de velo de aproximadamente 30cm de largo y 15cm de ancho (3 larvas por bolsa para un total de 10 bolsas), las cuales estaban sujetas a hojas de *Croton* spp. Las observaciones se llevaron a cabo cada dos días con el fin de determinar la duración de cada uno de los estadios de desarrollo y el cambio de instar en el estado de larva; esto se determinó por medio del tamaño de la cápsula cefálica y longitud de las larvas. (Anexo1).



**Fig.3.** Esquema ciclo de vida de *S. viliterna*.

### 7.1.3 Longevidad, fecundidad y fertilidad de adultos

Para determinar la longevidad de los adultos, se tomaron 30 machos y 30 hembras provenientes de la cría; posteriormente se mantuvieron bajo condiciones controladas (humedad al 60% y temperatura de 23°C) y se alimentaron con un algodón impregnado de miel y polen. A diario se registró la supervivencia de hembras y machos en su estado adulto. Para determinar la fecundidad: se disectaron 30 polillas vírgenes silvestres obtenidas a partir de árboles infestados con pupas, con el fin de establecer el número de huevos previtelogénicos que poseía cada hembra en su aparato reproductor, consecutivamente se cuantificaron los huevos ovipositados obtenidos en los cruces de las hembras durante este proceso.

La fertilidad se determinó a partir de una cohorte de huevos ovipositados con relación a número de huevos eclosionados por hembra.

## 7.2 Descripción del sistema reproductivo de las hembras y genitalia de los machos

Con el uso de minutillos y agujas se realizaron disecciones en fresco de abdómenes de hembras recién emergidas, donde se tuvo en cuenta aspectos como: signa, ovariolos, presencia de espermateca y bursa cupulatrix de acuerdo con Chapman (1998). Para la disección de la genitalia de los machos se siguieron las técnicas Borrór *et al* (1989) que incluyen limpieza de abdómenes con KOH y descripción de cada una de las partes que la componen.

Esto se hizo con el fin de reconocer y describir por primera vez la genitalia del macho y hembra, lo cual posteriormente permitiría la identificación de las estructuras de la genitalia que intervienen en la copula y reproducción de los individuos de esta especie.

## 7.3 Patrón de apareamiento de las hembras de *S. veliterna*

Para evidenciar el sistema de apareamiento se cuantificaron los espermátóforos a 30 hembras silvestres y 10 hembras de los cruces control. Todo esto mediante la disección de abdómenes y reconocimiento de la bursa copulatrix; así mismo se marcaron las alas las hembras y los machos que no presentaban ninguna restricción en el apareamiento (control) y se hicieron observaciones en las horas de la mañana y de la tarde con el fin de determinar el número de veces que copulaba la hembra con los distintos machos. Este experimento se llevo a cabo con el propósito de determinar el patrón de apareamiento de las hembras de *S. veliterna*, lo cual posteriormente permitiría determinar los costos y beneficios asociados a los hábitos reproductivos de las hembras de ésta especie.

#### **7.4 Costos y beneficios del patrón de apareamiento de las hembras de *S. veliterna***

Para determinar los beneficios y costos en la fecundidad (número de huevos ovipositados), fertilidad (número de eclosiones) y longevidad de las hembras de *S. veliterna*, se llevaron a cabo dos experimentos (cruces monotípicos y heterotípicos, descritos a continuación) en el laboratorio de ecología, siguiendo la metodología adaptada por Wedell *et al* (2002) y Rincón y García (2007). Se establecieron cruces control a partir de 15 machos y 15 hembras vírgenes colocados en un envase de plástico de 200ml de capacidad, bajo condiciones controladas y sin ninguna restricción de apareamiento.

Este experimento se hizo teniendo en cuenta cinco criterios (I. dos tratamientos: uno en el que las hembras copulan pocas veces y otro en donde las hembras copulan frecuentemente; II. Escogencia aleatoria de hembras; III. Diseño experimental explicado; IV. Medición del potencial reproductivo de las hembras entre tratamientos; V. los resultados deben permitir extraer la siguiente información: número de hembras por grupo, promedio del desarrollo reproductivo de las hembras y una valoración por medio de análisis estadístico) del meta-análisis llevado a cabo por Arnqvist & Nilsson (2000) para estudios relacionados con el potencial reproductivo de las hembras con base en la frecuencia de copula.

##### *7.4.1 Cruces Monotípicos*

El primer experimento consistió en someter a 15 hembras vírgenes de *S. veliterna* a condiciones de monandria inducida, con el fin de observar los posibles costos y beneficios que obtiene una hembra al estar sometida a un sistema de apareamiento monándrico. A esta hembra se le permitió aparearse varias veces con el mismo macho (para tal fin se escogieron machos vírgenes recién emergidos en todos casos) a lo largo de todo su ciclo reproductivo. En este diseño se tomaron un total 15 parejas recién emergidas de *S. veliterna*, y se dispusieron en recipientes de plástico de 500ml de capacidad. Los recipientes se acondicionaron con algodones impregnados de miel de abejas al 10% y hojas de *Croton* sp para que las hembras realizaran sus posturas; posteriormente se aseguraron con muselina, y bandas elásticas.

Las observaciones se realizaron entre las 9:00am y las 12:00m en intervalos de 15 minutos por hora y entre las 2:00pm y las 4:00pm con intervalos de 15 minutos por hora. Todo este procedimiento se llevó a cabo durante 15 días, con registros del número de huevos ovipositados por cada hembra, el porcentaje de fertilidad de los huevos y la longevidad de las hembras. Una vez se observó la muerte natural de las polillas (aproximadamente 15 días después de su eclosión), se tomaron los abdómenes de las hembras y se colocaron en una solución alcohol-glicerina y posteriormente se disectaron con agujas hipodérmicas bajo el estereoscopio; esto con el fin contabilizar el número de espermátóforos dejados por el

macho, los cuales se encuentran en el aparato reproductivo de la hembra (dentro de la bursa copulatrix) y de esta manera determinar la frecuencia de copula de las hembras (Anexo 2).

#### *7.4.2 Cruces Heterotípicos*

Con el fin de establecer la influencia de la oferta de machos sobre la frecuencia de cópula de las hembras de *S. veliterna*, se llevó a cabo un experimento con 3 tratamientos y 15 repeticiones. Los tratamientos consistieron en la exposición de diferentes cantidades de machos a una hembra así: 1:2, 1:4, 1:8. Los grupos de polillas se confinaron en envases de plástico de 500ml de capacidad. Durante el experimento se suministró algodón impregnado de miel al 10 % en el interior de cada uno de los envases, para alimentar a los adultos. Se realizaron las mismas observaciones mencionadas anteriormente en los cruces monotípicos.

Se permitió un contacto continuo de los adultos hasta su muerte; diariamente se retiraron y disectaron las polillas que iban muriendo. Así mismo se registró la cantidad de espermátóforos dejados por los machos dentro de cada una de las hembras, el número de huevos ovipositados, el porcentaje de eclosión de las larvas y la longevidad de las hembras (anexo 2).

#### **7.5 Análisis de datos**

Para el ciclo de vida se determinaron número de instar mediante la medición de larvas y conteo de cápsulas cefálicas. Con los imagos obtenidos, se estimó la fecundidad usando el número de huevos puestos por cada hembra y la fertilidad se calculó como el porcentaje de huevos eclosionados (anexo 1).

En cuanto a los costos y beneficios asociados al sistema de apareamiento y con el fin de establecer si había diferencias significativas entre tratamientos (ver tabla. 2) se llevó a cabo una prueba no paramétrica de Kruskal Wallis (Zar, 1999) seguido por una prueba de Dunn's para discriminar diferencias entre tratamientos. Todos los análisis se realizaron mediante el programa Stastistica versión 10 (Statsoft). En todos los casos la normalidad de las variables se probó mediante el procedimiento de Shapiro-Wilk (Zar, 1999)

## 8. RESULTADOS

### 8.1 Descripción del ciclo de vida de *S. veliterna* por primera vez

A partir de la cría de laboratorio, se determinaron los siguientes aspectos biológicos propios de la población de *S. veliterna*:

En condiciones de laboratorio una hembra en promedio puede depositar entre 200 y 320 huevos; las hembras silvestres pueden depositar entre 180 a 250 huevos en varias posturas (Fig.4). En el presente estudio el número promedio de posturas por 30 hembras fue de 207 huevos y el número de huevos por postura varió entre 15 y 120. Los huevos son ovoides de color verdoso recién depositados y se van tornando cafés a medida que van madurando, tienen un tamaño promedio de 0.8x0.6 mm; la duración promedio del estadio de huevo fue de 8 a 10 días (Tabla 2)

**Tabla.2.** Duración en los diferentes estadios de *S. veliterna*.

Estadio	Longitud larvas por instar (mm)	Longitud cavidad cefálica (mm)	Estadio	Duración (días)	Duración promedio (días)
Huevo	-	-	Prepupa	15-18	16
L1	7	0.5	Pupa	15-20	18
L2	10	0.8	Adulto	Hembra (6-8)	? (7días); ? (4 días)
L3	16	1		Macho(4-6)	
L4	22	1.2			
L5	27-30	1.5			



**Fig. 4.** Cambio de coloración (maduración) de los huevos de *S. veliterna* a través del tiempo.

**Larva:** Después de la eclosión la larva que emergió del corión, empezó a alimentarse de las hojas de *Croton* spp. En total se observaron 5 estadíos larvales, que fueron verificados por la presencia de las cápsulas cefálicas, las exuvias y la longitud de las larvas (Fig. 5, A, anexo 1).

La larva de primer instar midió en promedio 7 mm de longitud (posee un color verde claro); su cápsula cefálica mide en total 0.5 mm de ancho (es de color negro sin manchas).

La larva de segundo instar tiene una longitud promedio de 10 mm, posee una línea dorsal negra a lo largo del cuerpo con manchas blancas sobre esta línea, presenta líneas laterales de color marrón, blanco y amarillo claro; su cápsula cefálica mide en total 0.8mm de ancho, es de color negra al igual que la de primer instar (Tabla.2)

Durante el tercer instar la cápsula cefálica mide en promedio 1.0 mm de ancho, presenta manchas oscuras dispersas en toda la cápsula; la longitud total de la larva es de 16 mm en promedio, presenta una coloración similar a la de segundo instar, pero las líneas laterales amarillas son más marcadas (Tabla.2).

En el cuarto instar la cápsula cefálica es de 1.2 mm de ancho en promedio y la longitud inicial de la larva en este estadio es de aproximadamente 22 mm en promedio, la coloración de la larva es igual a la del tercer estadio (Tabla.2).

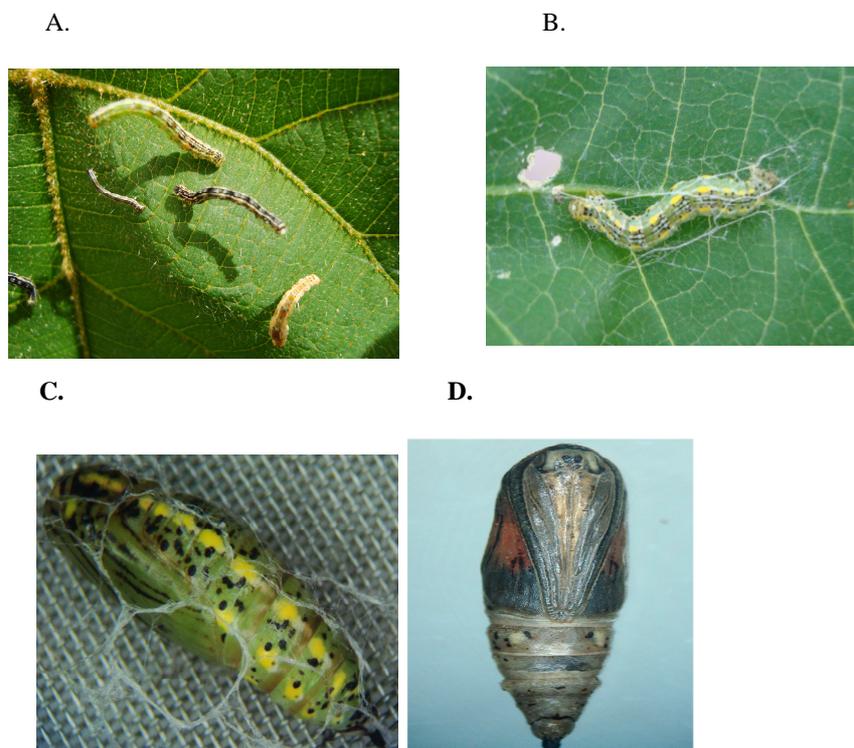
Cuando la larva está desarrollada, -quinto estadio- mide en promedio entre 27 y 30 mm, la coloración es verde con líneas dorsales amarillas discontinuas (Tabla.2).

Las larvas se caracterizan por tener un comportamiento gregario (larvas medidoras) (Madrigal, 2003) y ser de tipo eruciforme (Borror *et al*, 1989). El color de las larvas varió a medida que cambiaban de instar (empezando por un color grisáceo al momento de la eclosión, pasando por una coloración negra con manchas amarillas y cafés hasta llegar a un verde oscuro en el último instar).

**Prepupa – Pupa:** en el último instar, las larvas entraron en un periodo de quietud en el que dejaron de alimentarse; al llegar a la fase preprupal el cuerpo de la oruga se acorta y se ensancha (Fig.5). El estadio de prepupa dura en promedio 2 días, luego pasan a formar el capullo (Tabla.2, Fig. 5, B).

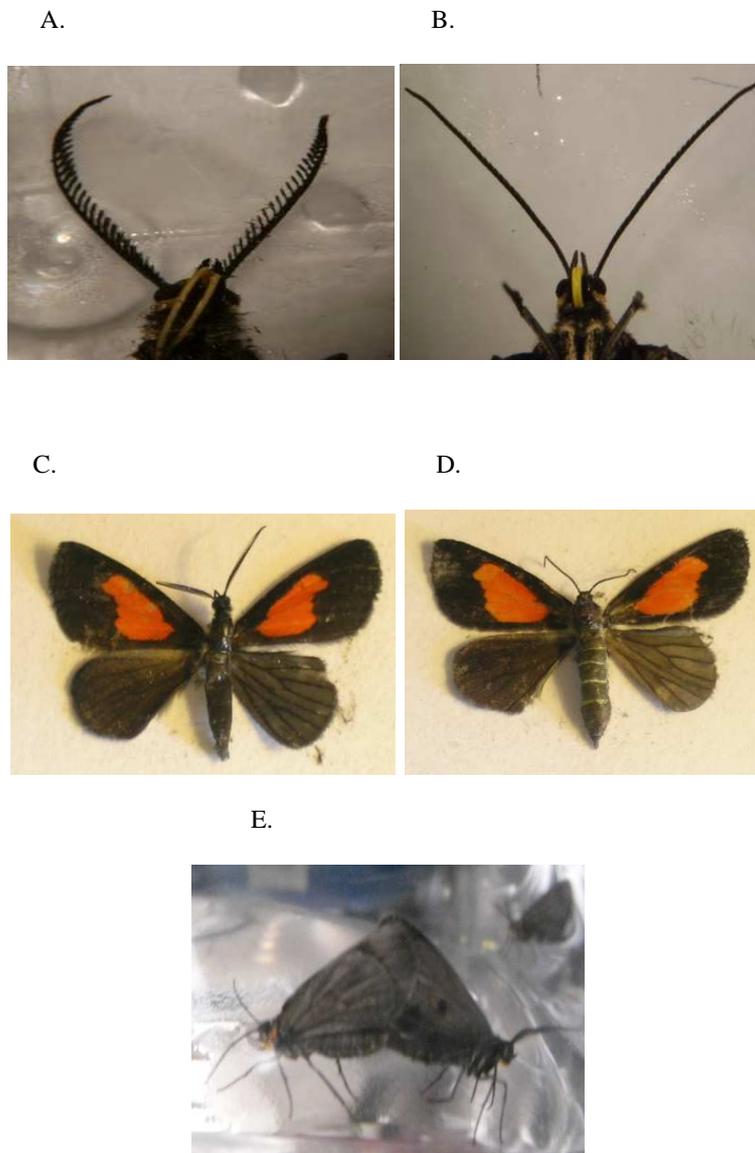
Las pupas (crisálidas) son de tipo obtecta (Borror *et al*, 1989), presentan un color verde recién se forman y se tornan cafés a medida que se endurece la cutícula; normalmente se les encuentra en el tronco de los árboles, miden en promedio 1.1 cm; tienen el cremaster muy

quitinizado y acabado en una punta bifurcada; éste estadio dura aproximadamente 18 días (tabla.2, Fig.5. C, D).



**Fig. 5.** A. larvas de diferentes instar; B. Prepupa; C. Pupa; D. pupa antes de la eclosión de adultos de *S. veliterna*.

**Adulto:** los adultos (macho y hembras) se caracterizan por presentar un patrón de coloración alar negro, con una mancha anaranjada en forma triangular en las alas anteriores (Fig. 6. C, D); las antenas del macho son bipectinadas y las de la hembra filiformes (Forbes, 1925) (Fig. 6. A, B), el macho mide en promedio 1.1 cm y la hembra 1.2cm de longitud. El abdomen de las hembras es más grande que el del macho. El estadio de adulto dura en promedio 7 días para hembras y 5 días para los machos (Tabla.2). La copula tiene una duración promedio de 3 horas (Fig.6. E), después de unas horas las hembras inician la oviposición sobre el envés de las hojas de *Croton* spp. La proporción de sexos para la población de *S. veliterna* obtenida a partir de la cría de laboratorio fue de aproximadamente dos hembras por un macho.



**Fig. 6.** Antenas filiformes de hembra y macho de *S. veliterna* (A, B); Vista dorsal (lado izquierdo) y ventral (lado derecho). C. Macho; D. Hembra.

### **8.2 Descripción las estructuras de la genitalia hembra *S. veliterna***

Al hacer las disecciones de las hembras de *S. veliterna*, se observó el sistema reproductivo propio de hembras de lepidóptera como lo describe Borrór *et al* (1989) y Chapman (1998). Se destaca que el número de huevos ovariolos por ovario es de aproximadamente 150-200 (Fig.7) y en muchos casos ocupa el 70% del abdomen de la hembra. Así mismo, es

importante resaltar que los huevos (oocitos) de las hembras de ésta especie son previtelogenicos, es decir maduran antes de que la hembra copule con un macho (Fig.7).

Se describe por primera vez la bursa copulatrix (Fig.7) (en la que se almacenan los espermátóforos transferidos por el macho, Fig. 8) y el signa de la bursa (encargado de romper los espermátóforos) (Fig.7), las cuales son estructuras que intervienen en durante y después de la copula, y actúan en la selección del espermato del macho (Cordero, 2005).



**Fig.7.** Sistema reproductivo de la hembra de *S. veliterna* (35x).

**A.**



**B.**



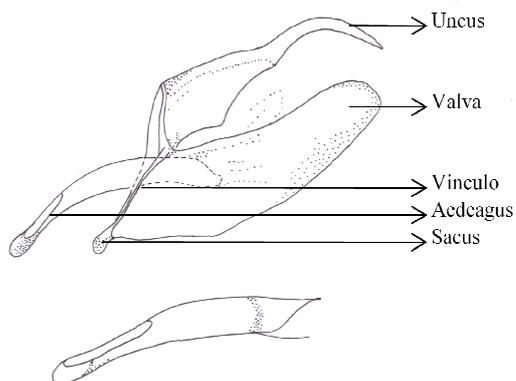
C.



**Fig. 8.** A. Paquetes de espermátóforos. B. Signa de la bursa copulatrix. C. Bursa con espermátóforo (35X).

### 8.3 Descripción genitalia macho *S. veliterna*

Se describe la genitalia externa de los machos en donde se destaca la forma de las valvas (claspers ó *parameres*) y la forma del aedeago, el cual no presenta ninguna estructura para la remoción de esperma del tracto reproductivo de las hembras (Fig. 9) y se caracteriza, por primera vez, los espermátóforos que transfieren los machos a las hembras (Fig. 8, A).



**Fig.9.** Sistema reproductivo macho de *S. veliterna*.

### 8.4 Patrón de apareamiento *S. veliterna*

Al encontrar más de un espermátóforo dentro del tracto reproductivo (bursa copulatrix) de las hembras silvestres de *S. veliterna* (Fig.8, A), se pudo establecer que éstas copulan en

repetidas ocasiones durante todo su ciclo reproductivo lo que permitió inferir que su sistema de apareamiento corresponde al poliándrico (Wedell *et al*, 2002) (Tabla 3). Tal como lo indican Parker (1979), Drummond (1984) y Simmons (2001), la poliandria es una estrategia reproductiva en la cual los insectos se aparean múltiples veces durante toda su vida y es muy común en el orden Lepidóptera; aunque se ha observado que hembras de especies que poseen un sistema de apareamiento poliándrico, muchas veces tienden a aparearse solo una vez en la naturaleza, esto en cierta forma se debe a que tanto las condiciones medioambientales, como la disponibilidad de alimento pueden llegar ser recursos escasos; así mismo la presión que ejercen los machos sobre las hembras puede llevarlas a copular solo una vez, debido a los tapones (sustancias transmitidas a través de las eyaculaciones que inhiben la receptibilidad de la hembra) ó en muchas ocasiones daños en aparato reproductivo de la hembra (Simmons & Gwynne 1991; Nilsson, 2000; Wedell *et al* 2001; Hardling & Kaitala 2004, Harano *et al* 2006). Así mismo se ha observado que existe una fuerte base genética relacionada con la variación en el número de apareamientos de las hembras de distintos taxa (poliandria). El siguiente paso consistió en cuantificar el efecto del sistema de apareamiento en *S. veliterna*, para ello se escogieron variables como la fecundidad, fertilidad y longevidad según Arnqvist & Nilsson (2000) necesarias para este tipo de estudio.

**Tabla 3.** Número de espermátóforos por cada hembra silvestre disectada.

Hembras No.	Espermátóforos	Hembras No.	Espermátóforos
1	1	16	1
2	2	17	1
3	2	18	1
4	3	19	2
5	1	20	3
6	2	21	3
7	2	22	2
8	3	23	1
9	2	24	2
10	2	25	2
11	2	26	2
12	2	27	3
13	1	28	2
14	2	29	1
15	2	30	1

## 8.5 Costos y beneficios asociados al sistema de apareamiento de *S. veliterna*

### 8.5.1 Cruces monotípicos y heterotípicos

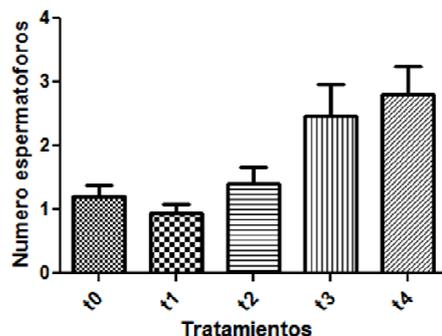
Conocido el sistema de apareamiento de esta especie, a partir de las 30 hembras silvestres obtenidas en campo; se observó que las hembras expuestas a un solo macho (T1) presentaron entre 1 y 2 copulas según su conteo de espermatozoides (Anexo. 3).

A partir del tratamiento dos (T2) se evidenció un aumento en el número de copulas dada la oferta de machos (tabla. 4 y 5). Al realizar el conteo de espermatozoides en los diferentes tratamientos (T<sub>0</sub>= control, T<sub>1</sub>= 1 hembra- 1 macho, T<sub>2</sub>= 1 hembra- 2 machos, T<sub>3</sub>= 1 hembra- 4 machos y T<sub>4</sub>= 1 hembra- 8 machos) se encontró que las hembras del control (T<sub>0</sub>) al igual que las del tratamiento dos (T<sub>2</sub>) copularon más de una vez (Tabla. 4) confirmando lo reportado para las hembras silvestres (Tabla. 3); de igual manera estos resultados también se observan en otros estudios (Wedell *et al* 2001; Wedell *et al*, 2005, Rincon & Garcia 2007) en los cuales el número de copulas aumenta proporcionalmente con respecto a la disponibilidad de machos.

Las hembras sometidas a monandria (T1) copularon entre una y dos veces; las hembras del tratamiento tres (T3) copularon más de dos veces y las del tratamiento cuatro (T4) al menos tres veces, según lo encontrado en las disecciones. Esto también se puede evidenciar en las diferencias encontradas (Kruskal Wallis  $H_{1, 14} = 15,5$   $P = 0,0037$ ; Fig. 10) al momento de comparar el número de copulas entre los tratamientos (T1 con respecto a T4) donde el número de espermatozoides aumenta proporcionalmente con respecto al número de machos de cada tratamiento (Tabla 4; anexo, 3).

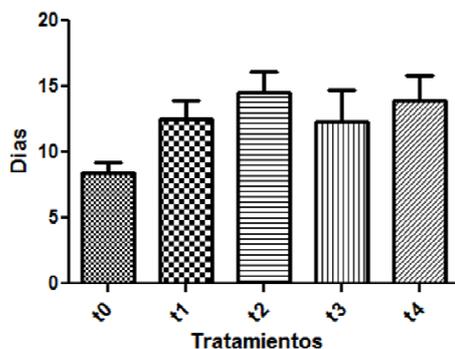
**Tabla.4.** Número de espermatozoides encontrados en los diferentes tratamientos.

	<b>T0</b>	<b>T1</b>	<b>T2</b>	<b>T3</b>	<b>T4</b>
<b>Promedio</b>	<b>1.2</b>	<b>0.933</b>	<b>1.4</b>	<b>2.47</b>	<b>2.8</b>
<b>Desviación estandar</b>	0.676	0.594	1.06	1.96	1.74
<b>Error estandar</b>	0.175	0.153	0.273	0.506	0.449



**Fig. 10.** Comparación del número de copulas entre los tratamientos. T0: control, T1: una hembra - un macho, T2: una hembra - dos machos, T3 una hembra – cuatro machos, T4: una hembra – ocho machos.

Al comparar la longevidad de las hembras que copularon una vez con las que lo hicieron varias veces, se observaron diferencias significativas con respecto al control y los demás tratamientos (Kruskal-Wallis;  $H_{1,14} = 9,53$ ,  $P = 0,0478$ ; Fig. 11). En cuanto a la fecundidad (número de huevos) (Kruskal-Wallis;  $H_{1,14} = 4,72$ ,  $P = 0,3173$ ; Fig. 12) y fertilidad (número de larvas) (Kruskal-Wallis;  $H_{1,14} = 4,18$ ,  $P = 0,3173$ ; Fig. 12) no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos, estos resultados también se observaron en el estudio llevado a cabo por Tregenza & Wedell (1998) y Rincón & García (2007).



**Fig. 11.** Comparación entre tratamientos con respecto a la longevidad.

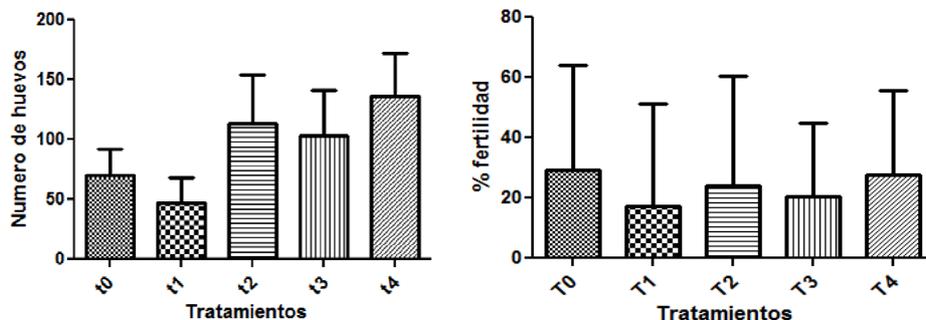


Fig. 12. Fecundidad con respecto a los tratamientos (número de huevos vs. tratamientos) y fertilidad con respecto a los tratamientos (número de larvas vs. tratamientos)

## 9. Discusión

En la naturaleza se ha observado que muchas hembras de distintos taxa animal al aparearse con una mayor frecuencia pueden llegar a asegurar la producción tanto de cigotos como de descendientes viables (Parker 1970, Arnqvist & Nilsson 2000, Simmons, 2001 Nilsson 2004); Sin embargo hay que tener en cuenta que el solo hecho de aparearse conlleva múltiples costos a las hembras (tiempo, energía, vulnerabilidad a depredadores etc), (Chapman *et al*, 1995 en Wedell, 2005; Tregenza & Wedell, 1998); para algunas especies éstos costos pueden ser compensados por medio de beneficios tanto directos como indirectos a través de donaciones de nutrientes hechas por los machos al momento de llevarse a cabo la copula (Gwynne 1984, Tregenza & Wedell, 1998; Simmons, 2001 Nilsson, 2004). En este estudio al evaluar los costos y beneficios del potencial reproductivo de *S.veliterna* bajo un sistema de apareamiento monándrico y poliándrico, se observó que las hembras que no tuvieron restricciones de apareamiento (control) pueden llegar a copular más de una vez durante todo su ciclo reproductivo, lo cual probablemente les permita escoger al macho con quien quieren copular. Algunos autores (Jones & Ratterman 2009; Simmons 2001, Nilsson 2004) proponen que dicha escogencia puede darse por los atributos fenotípicos (los cuales pueden reflejar tanto una falsa como una verdadera ventaja reproductiva) o por los posibles beneficios que éstos les puedan brindar en su descendencia (alimentación nupcial, cuidado parental). De igual manera se encontró que en los tratamientos 2, 3 y 4 al haber una mayor disponibilidad de machos las hembras aumentan el número de copulas; esto puede ser explicado por el hecho de que el número de hembras de *S. veliterna* es inversamente proporcional al número de machos encontrados en la población; por lo tanto es posible que en la naturaleza la oportunidad de copula con un macho pueda llegar a ser baja (de acuerdo a la proporción de sexos encontrada) y por ende al tener una mayor oferta de machos en el estudio, la hembra tenderá a copular con más de

un macho teniendo en cuenta los posibles beneficios ofrecidos por éste (alimentación nupcial cuidado parental, entre otros).

Una explicación posible a la falta de diferencias significativas en el potencial reproductivo (huevos ovipositados y número de larvas que eclosionaron, Fig. 12) de las hembras de *S. veliterna*, es que quizás éstas al aumentar el número de copulas, el esperma obtenido fue invertido más como un recurso energético que en la fecundación y fertilización de los huevos (Tregenza & Wedell 1998; Arnqvist & Nilsson 2000; Wedell *et al* 2002; Nilsson 2004). Es decir que existe la posibilidad de que las hembras no usaran todo el esperma almacenado, sino unos pocos debido a la selección que tiene ésta sobre el esperma (Simmons, 2001; Cordero, 1995) y probablemente a la competencia espermática (Parker, 1970). Algunos autores señalan que los beneficios asociados al aumentar la tasa de apareamiento de las hembras puede llegar a reflejarse de manera indirecta (genéticamente) por medio del aumento del potencial reproductivo (mayor diversidad genética, mayor éxito reproductivo) de los descendientes de las hembras, (Thornhill & Alcock 1983, Tregenza & Wedell, 1988, Nilsson 2004); por ende en investigaciones futuras habría que evaluar los beneficios genéticos que obtienen los descendientes de las hembras de *S. veliterna* al aparearse varias veces.

En los lepidópteros, los productos seminales del macho pueden proveer beneficios a las hembras, debido a que éstas pueden digerir productos proteínicos de los fluidos seminales y utilizar éstos nutrientes en aumentar su supervivencia y producción de huevos (Gwynne 1984, Simmons 2001); este puede ser el caso para las hembras de *S. veliterna* las cuales presentaron diferencias significativas en cuanto a su longevidad (Fig 11). Se ha observado que el espermatofilax que ofrecen los machos a las hembras mediante los fluidos seminales (en el momento de la copula), posee una mayor concentración de aminoácidos que el alimento que normalmente consumen éstas y pueden incrementar tanto el número de descendientes producidos, como su viabilidad y crecimiento (Simmons 1986, 1987, 2001, LaMunyon, 1994 en Wedell, 2005)). Arnqvist & Nilsson (2000) mostraron que algunos de los efectos en el potencial reproductivo de las hembras poliándricas de varios ordenes de insectos, dependían en cierta medida de la alimentación nupcial que les proporcionaban los machos (proteínas, sustancias gonadotropicas, espermatofilax y ampulla).

Una observación interesante en el actual estudio fue que las hembras de *S. veliterna* poseen huevos previtelogénicos (preformados) antes de copular con cualquier macho, esto les podría dar una posible ventaja reproductiva, ya que no tendrían que invertir en formación de huevos, sino que probablemente las hembras inviertan las sustancias nutricias del macho en supervivencia; Cordero (1995) señala que probablemente las hembras de algunos

insectos, usen las sustancias inhibidoras de receptibilidad y estimulación de la ovulación y oviposición recibidas en las eyaculaciones de los machos con el fin de evaluar la calidad y la cantidad de la eyaculación recibida por éstos.

En cuanto a la disponibilidad de machos, hay que tener en cuenta que al aumentar la disponibilidad de individuos, la competencia entre los machos aumenta y por ende la presión hacia la hembra (Parker 1979, Simmons 2001, Nilsson 2004). Es bien sabido que en ausencia de beneficios indirectos en el potencial reproductivo, los cuales compensan las desventajas del reapareamiento, las hembras pueden llegar a presentar apareamientos innecesarios debido a la persistencia de los machos (Arnqvist, 1997). De igual forma las hembras de insectos son capaces de modular adaptativamente su tasa de apareamiento en respuesta a distintos factores ambientales que afectan relativamente los costos y beneficios de apareamiento, tales como la disponibilidad de alimento y fenotipo de sus compañeros previos (Gwynne 1986, Simmons & Gwynne 1991, Arnqvist, 1997, Wiklund & Kaitala 1998). La persistencia en el comportamiento de cortejo por parte de los machos puede conllevar costos a las hembras (Harano *et al*, 2006); como consecuencia las hembras accederán a reaparearse con los machos disminuyendo los costos asociados a la presión u hostigamiento generada por estos (Thornhill & Alcock 1983).

En cuanto a la longevidad, se observaron diferencias significativas con relación a los distintos tratamientos, indicando que las hembras que se cruzaron más de una vez (tratamiento 2, 3 y 4) con respecto al control, pueden utilizar las donaciones del macho de una manera más eficiente viviendo más tiempo que las hembras que se aparearon pocas veces tal como lo señala Tregenza & Wedell (1988); resultados similares han sido demostrados previamente en otras especies (Wiklund *et al*, 1998).

## **10. Conclusiones**

En esta investigación se destaca la primera descripción biológica de *S. veliterna* en cuanto a su ciclo de vida, patrón de apareamiento y descripción de la genitalia de hembras y machos.

A partir de la evaluación de los costos y beneficios asociados al potencial reproductivo de *S. veliterna*, se encontró que los posibles beneficios de múltiples apareamientos podrían verse reflejados en la descendencia de las hembras y en la longevidad de las mismas, de igual manera hay que tener en cuenta que la desproporción de sexos que se observa en esta población, indica que al haber una mayor oferta de machos (laboratorio) las hembras pueden seleccionar distintos machos, y por ende tener mayor probabilidad de copular e invertir los beneficios obtenidos de múltiples apareamientos en su supervivencia. Factores

propios de la población (como su capacidad de dispersión) pueden tener influencia directa en las bajas oportunidades de copula que tienen las hembras naturalmente, debido a los escasos encuentros con machos; sin embargo la excesiva concentración del recurso (árboles de *Croton* spp) en la ciudad de Bogotá, aumenta la probabilidad de encuentro con machos y por ende la incidencia de esta especie a lo largo del recurso (árboles de *Croton* spp) convirtiéndola en un problema ambiental a nivel de manejo integral de plagas y daño del paisaje urbano.

## **11. Recomendaciones**

Se recomienda para futuras investigaciones acerca de la frecuencia de copula de *S. veliterna* poder determinar los posibles beneficios (éxito reproductivo) que obtienen los descendientes de las hembras que se aparean múltiples con respecto a las hembras que solo copulan una sola vez; teniendo en cuenta las distintas variables ambientales (temperatura, humedad, alimento y sustrato) para su cría y desarrollo biológico.

## 12. Bibliografía

Arnqvist, G. 1989. Multiple mating in a water strider: mutual benefits or intersexual conflict? *Animal Behaviour*, 38, 749–756.

Arnqvist, G. 1997. The evolution of water strider mating systems: causes and consequences of sexual conflicts. In: *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids* (Ed. by J. C. Choe & B. J. Crespi), pp. 146–163. Cambridge: Cambridge University Press.

Arnqvist, G. 1998. Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. *Nature*, 393, 784–786.

Arnqvist, G., Eduardsson, M., Friberg, U. & Nilsson, T. 2000. Sexual conflict promotes speciation in insects. *PNAS*, Vol 97. 19:10464-10466.

Arnqvist, G. & Nilsson, T. 2000. The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in Insects. *Animal behaviour*, 60, 145–164.

Arnqvist, G., Nilsson, T. & Katvala, M. 2004. Mating rate and fitness in female bean weevils. *Behavioral Ecology*. 16, 123-127.

Borror, D., Triplehorn. N & Johnson. N. 1989. *An introduction to the study of insects*. 6ta. Ed. 875 pp.

Chapman, R. 1998. *The insects . Structure and Function*. Cambridge Uni. Pr. 4ta. Ed., 770 pp.

Constantino, M. 1996. Ciclos de vida y plantas hospederas de lepidópteros diurnos con potencial económico en condiciones de colinas bajas del Choco biogeográfico. II Seminario de investigación y manejo de fauna para la construcción de sistemas sostenibles. INCIVA, U. Javeriana, IMCA, CIPAV, WWF, Instituto Alexander Von Humboldt. Cali, Marzo 28 – 30 de 1996. Memorias pp 75-86.

Chapman T, Liddle LF, Kalb JM, Wolfner MF, Partridge L, 1995. Cost of mating in *Drosophila melanogaster* females is mediated by male accessory gland products. *Nature* 373:241–244.

- Cordero, C. 1995. Ejaculate Substances that Affect Female Insect Reproductive Physiology and Behavior Honest or Arbitrary Traits?. *J. theor. Biol.* 174. pp. 453-461.
- Cordero, C. 2005. The evolutionary origin of *signa* in female Lepidoptera: Natural and sexual selection hypotheses. *Journal of Theoretical Biology.* 232. Pp. 443-449.
- Drummond, B. 1984. Multiple mating and sperm competition in the Lepidoptera.
- Eberhard, W. 1996. Sexual selection by cryptic female choice. *Monographs in Behavior and Ecology.*
- Forbes, T. 1925. Pectinate Antennae In The Geometridae (Lepidoptera). *Psyche.* 106-112 pp.
- Gowaty, P., Kim, Y., Rawlings, J. & Anderson, W. 2010. Polyandry increases offspring viability and mother productivity but does not decrease mother survival in *Drosophila pseudoobscura*. *PNAS* August 3. vol. 107 no. 31
- Gwynnw, D. 1984. Courtship feeding increases female reproductive success in bushcrickets. *Nature*, 307:361-363.
- Hardling, R. & Kaitala, A. 2004. The evolution of repeated mating under sexual conflict. *J. Evol. Biol.* 1420-9101.
- Harano, T., Yasui, Y. & Miyatake, T. 2006. Direct effects of polyandry on female fitness in *Callosobruchus chilensis*. *Animal Behavior.* Vol 71. 539 - 548.
- Hosken, D. & Stockley, P. 2004. Sexual selection and the genitalia evolution. *TRENDS in Ecology and Evolution.* Vol. 19. 87-93.
- Jones, A. & Ratterman, N. 2009. Mate choice and sexual selection: What have we learned since Darwin?. *PNAS.* June 16. Vol. 106, 1-8.
- Madrigal, A. 2003. *Insectos forestales en Colombia: Biología, hábitos, ecología y manejo.* Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias. 848 pp.
- Malaver, C. 2003. Nubes de insectos devoran árboles en Cedritos. Reporte periódico *EL Tiempo.*

Nilsson, T. 2004. Polyandry and the evolution of reproductive divergence in insects. Doctoral Dissertation. Umea University. Dept. of Ecology and Environmental Science. Pages 5-10.

Parker, G.A. 1970. "Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects", *Biological Reviews* **45**: 525-567.

Parker, G. 1979. Sexual selection and sexual conflict. In: Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects (Ed. by M. S. Blum & N. A. Blum), pp. 123–166. New York: Academic Press.

Rincón, D. Y García, J. 2007. Frecuencia de copula de la polilla Guatemalteca de la papa *Tecia solanivora* (Lepidóptera: Gelechiidae). *Revista Colombiana de Entomología*. 33 (2), 133-140.

Sanchez, R. 2004. Protocolo de cría para dos especies de mariposas, *Ascia monuste* y *Leptophobia aripa* (Lepidoptera: Pieridae) bajo condiciones controladas en el municipio de la Mesa, Cundinamarca. Tesis de grado. Pontificia Universidad Javeriana. Facultad de Ciencias. 170 p.

Simmons, L. 1986. Female choice in the field cricket, *Gryllus bimaculatus* (De Gerr). *Anim. Behav.* 34:1464-1470.

Simmons, L. 1987. Sperm competition as a mechanism of female choice in the field cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 21:197-202.

Simmons, L. & Gwynne, 1991. The refractory period of female katydids (Orthoptera:Tettigonidae): sexual conflict over the remating interval? *Behav. Ecol.* 2: 276-282.

Simmons, L. 2001. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. Monographs in behavior and ecology. Princeton University Press. Oxford (UK). 434 p.

Soria, S. & Toimil, F. 1983. Fuerte ataque de *Erannis defoliaria* Clerk. . Geometridae) en los Montes de Toledo y ensayos de lucha química para su combate. *Bol. Serv. Plagas*. vol. 9, 61-75.

Thornhill, R. & Alcock, J. 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

Tregenza, T. & Wedell, N. 1998. Benefits of multiple mates in the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Evolution*, 52(6), pp 1726-1730.

Wedell, N. 2005. Sperm competition in butterflies and moths, pp. 49-81. En: *Insect Evolutionary Ecology*. M. Fellowes y G. Holloway (eds.). Royal Entomological Society. CABI Publishing, CAB International. Wallingford (Reino Unido).

Wedell, N. 2001. Female remating in butterflies: interaction between female genotype and non-fertile sperm. *Journal of Evolutionary Biology*, 14, 746-754.

Wedell, N., Wiklund, C. & Cook, P. 2002. Monandry and polyandry as alternative lifestyles in a butterfly. *Behavioral Ecology* Vol. 13 No. 4: 450–455

Wiklund C, Kaitala A, Wedell N, 1998. Decoupling of reproductive rates and parental expenditure in a polyandrous butterfly. *Behav Ecol* 9:20–25.

Wiklund, C., Karlsson, B. & Leimar, O. 2001. Sexual conflict and cooperation in butterfly reproduction : a comparative study of polyandry and female fitness. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **268**, 1661-1667.

Zar, J. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. 663pp.

**13. Anexo 1. Formato para ciclo de vida de *S. veliterna***

Longitud mm																															
No día																															
Fecha		20																													
No bolsa	larva	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
1	1	3																													
	2	3																													
	3	3																													
2	1	3																													
	2	3																													
	3	3																													
3	1	3																													
	2	3																													
	3	3																													
4	1	3																													
	2	3																													
	3	3																													
5	1	3																													
	2	3																													
	3	3																													
6	1	3																													
	2	3																													
	3	3																													
7	1	3																													
	2	3																													
	3	3																													
8	1	3																													
	2	3																													
	3	3																													
9	1	3																													
	2	3																													
	3	3																													
10	1	3																													
	2	3																													
	3	3																													

**13.1 Anexo 2.** Formato para cruces monotípicos y heterotípicos

<b>Monandría 1 ♀; 1 ♂</b>						
Número	Fecha Postura	Núm Huevos	Fecha eclosión	Núm. Larvas	Num. Espermatóforos	Supervivencia ♀
1						
2						
3						
4						
5						
6						
7						
8						
9						
10						
11						
12						
13						
14						
15						

<b>Poliandría 1 ♀; 2 ♂</b>						
Número	Fecha Postura	Núm Huevos	Fecha eclosión	Núm. Larvas	Num. Espermatóforos	Supervivencia ♀
1						
2						
3						
4						
5						
6						
7						
8						
9						
10						
11						
12						
13						
14						
15						

Poliandría 1 ♀; 4 ♂						
Número	Fecha Postura	Núm Huevos	Fecha eclosión	Núm. Larvas	Num. Espermatóforos	Supervivencia ♀
1						
2						
3						
4						
5						
6						
7						
8						
9						
10						
11						
12						
13						
14						
15						

Poliandría 1 ♀; 4 ♂						
Número	Fecha Postura	Núm Huevos	Fecha eclosión	Núm. Larvas	Num. Espermatóforos	Supervivencia ♀
1						
2						
3						
4						
5						
6						
7						
8						
9						
10						
11						
12						
13						
14						
15						

### 13.2 Anexo 3

Cruces monotípicos y heterotípicos: A, T<sub>0</sub>: Control; B: monandría (T1, una hembra - un macho). Cruces poliándricos: C. T<sub>2</sub> (una hembra- dos machos); D.T<sub>3</sub> (una hembra- cuatro machos); E. T4 (una hembra - ocho machos); REP:replica.

A.

REP	Longevidad	Huevos	Larvas	Espermatóforos
1	7	16	13	1
2	9	195	167	2
3	7	19	19	1
4	7	158	40	1
5	7	0	0	0
6	5	0	0	1
7	5	0	0	1
8	5	22	13	1
9	13	56	11	2
10	7	61	15	2
11	7	51	0	1
12	13	291	32	2
13	13	101	20	2
14	14	78	10	1
15	7	0	0	0

B.

REP	Longevidad	Huevos	Larvas	Espermatóforos
1	7	34	0	1
2	13	33	0	0
3	7	0	0	0
4	13	0	0	1
5	7	126	81	2
6	16	279	224	1
7	17	7	7	1
8	9	0	0	1
9	23	180	19	2
10	9	0	0	1
11	7	30	2	1
12	22	0	0	0
13	14	0	0	1
14	12	0	0	1
15	12	17	0	1

C

REP	Longevidad	Huevos	Larvas	Espermatóforos
1	21	97	5	3
2	9	0	0	1
3	15	207	40	1
4	23	312	306	2
5	15	225	53	3
6	11	0	0	0
7	11	20	0	3
8	26	239	239	1
9	21	0	0	1
10	15	162	116	2
11	16	0	0	2
12	16	148	52	1
13	6	29	3	1
14	6	0	0	0
15	7	0	0	0

**D.**

REP	Longevidad	Huevos	Larvas	Espermatóforos
1	23	29	0	4
2	28	381	184	3
3	9	182	107	2
4	7	481	316	2
5	5	0	0	0
6	5	37	11	1
7	5	12	0	6
8	5	51	29	5
9	14	0	0	2
10	24	100	40	2
11	2	0	0	0
12	16	46	15	6
13	6	20	10	1
14	7	5	0	1
15	29	204	62	2

**E.**

REP	Longevidad	Huevos	Larvas	Espermatóforos
1	21	0	0	2
2	11	0	0	4
3	11	0	0	5
4	29	33	0	2
5	28	341	199	1
6	9	21	0	5
7	19	247	54	5
8	7	204	80	3
9	11	352	165	2
10	15	366	169	4
11	12	211	31	1
12	8	23	10	5
13	15	87	50	1
14	7	28	0	0
15	6	130	112	2

