



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**"LA EVOLUCION DE LOS SIGNA LEPIDOPTERA: UN
ESTUDIO COMPARATIVO DE COEVOLUCION SEXUAL"**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

VICTOR MANUEL SANCHEZ MARTINEZ



DIRECTOR: DR. CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO



2004
**FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR**



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



GOBIERNO NACIONAL
SECRETARÍA DE EDUCACIÓN PÚBLICA
MEXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: *[Faint text]*
realizado por *[Faint text]*
con número de cuenta *[Faint text]*, quien cubrió los créditos de la carrera de: *[Faint text]*

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Propietario

Propietario

Suplente

Suplente

[Handwritten signature]

[Handwritten signature]

Consejo Departamental de *[Faint text]*

[Large handwritten signature]

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

A mis padres

Guadalupe Martínez Lira

y

Víctor Manuel Sánchez Juárez

porque gracias a su apoyo y cariño siempre e alcanzado mis sueños

Agradecimientos a:

Jorge Llorente, Armando Luis e Isabel Vargas por haber me permitido el acceso y uso del material bibliográfico del Museo de Zoología, Facultad de Ciencias UNAM.

Dalia Ivette Galicia, por haber me ayudado a la realización de la búsqueda de información en la literatura.

Alejandro Córdoba, Constantino Macías, Miguel Moreno y Nubia Caballero por haber colaborado en el desarrollo de estas tesis.

José Andrés por sus comentarios y sugerencias que mejoraron significativamente esta tesis.

La cosa más bella que podemos experimentar es lo misterioso. Es la fuente de toda verdad y ciencia. Aquel para quien esa emoción es ajena, aquel que ya no puede maravillarse y extasiarse ante el miedo, vale tanto como un muerto: sus ojos están cerrados... saber que lo impenetrable para nosotros existe realmente, manifestándose como la prudencia máxima y la belleza más radiante que nuestras torpes capacidades pueden comprender tan solo en sus formas más primitivas... este conocimiento, este sentido, se encuentra en el centro de la verdad religiosa. En ese sentido, y solo en ese sentido, pertenezco a las filas de los hombres religiosos devotos.

Albert Einstein

Índice

Resumen	1
Introducción	2
Hipótesis	7
Predicciones	7
Objetivos	7
Métodos	7
Resultados	11
Predicción 1	14
Predicción 2	17
Predicción 3	23
Discusión	27
Conclusiones	30
Bibliografía	31
Apéndice	33

Resumen

En la mayoría de los lepidópteros existe una relación positiva entre la duración del periodo post-cópula en que las hembras no están sexualmente receptivas (= periodo refractario) y el grado de distensión del *corpus bursae* (que es una estructura femenina con forma de bolsa en la que el macho deposita un espermátforo durante la cópula), el cual está determinado por la cantidad de espermátforo remanente en el *corpus bursae*. Debido a que un incremento en la duración del periodo refractario disminuye la intensidad de la competencia espermática, la selección sexual puede favorecer a los machos que prolonguen dicho periodo más allá de la duración que es óptima desde el punto de vista de las hembras. Esto lo podrían conseguir manteniendo el *corpus bursae* de la hembra muy distendido, disminuyendo la tasa a la que las hembras digieren el espermátforo mediante la evolución de espermátforos difíciles de digerir. En respuesta a lo anterior, se espera que la selección favorezca en las hembras la evolución de adaptaciones que les permitan reestablecer sus tasas óptimas de digestión de espermátforo y de recuperación de la receptividad sexual. Un posible ejemplo de estas adaptaciones femeninas podrían ser los *signa*, que son estructuras de la pared interior del *corpus bursae* de las hembras que ayudan a abrir los espermátforos, rasgándolos o perforándolos. Es posible que los *signa* hayan mantenido y elaborado esta función "antagonista", aunque también es posible que posteriormente hayan adquirido una función relacionada con la elección post-cópula de pareja. En términos generales, aquí se propone la hipótesis de que la coevolución sexual (por selección sexual antagonista y/o elección post-cópula de pareja) podría ser la responsable de la evolución de los *signa*. De esta hipótesis se derivan tres predicciones que fueron puestas a prueba en esta tesis: (1) Debido a que la poliandria es el patrón de apareamiento más común en los lepidópteros y que teóricamente este patrón genera presiones selectivas que favorecen la evolución de espermátforos difíciles de degradar, se espera encontrar un mayor número de taxa de Lepidoptera con *signa* que sin ellos. (2) Dado que la coevolución sexual promueve la divergencia en los caracteres sujetos a selección sexual, los *signa* deberán mostrar divergencia morfológica entre taxa. (3) En los taxa poliándricos la probabilidad de poseer *signa* deberá ser mayor que en los monándricos. Para poner a prueba las tres predicciones de la hipótesis se realizó una búsqueda de información en la literatura especializada (principalmente taxonómica y de biología reproductora), sobre la presencia/ausencia y características de los *signa*, así como el patrón de apareamiento de diferentes taxa de Lepidoptera. Los resultados de la revisión proporcionaron datos sobre la presencia/ausencia y características de los *signa* de 1030 especies (~1% de las 100.000 especies estimadas), comprendidas en 303 géneros, 37 familias (~30% del total de familias existentes) y 18 superfamilias (~40% del total de superfamilias existentes), los cuales brindan apoyo a las tres predicciones de la hipótesis de la coevolución sexual: (1) se encontró un mayor porcentaje de taxa con *signa* que sin ellos: 68.2% de las especies, 72.3% de los géneros y el 86.9% de las familias. (2) Se encontró evidencia de que los *signa* evolucionan divergentemente, tanto al analizar la distribución taxonómica de su presencia/ausencia, como al estimar su divergencia morfológica mediante una evaluación, realizada independientemente por cuatro personas, de la utilidad de las características de los *signa* para distinguir especies cercanas en una muestra de 37 trabajos donde se ilustran los *signa* de dos o más especies taxonómicamente cercanas. (3) En la muestra de 81 especies, pertenecientes a 20 géneros, de las cuales se encontró información sobre la presencia/ausencia de los *signa* y patrón de apareamiento femenino, se encontró una asociación significativa entre la poliandria y la presencia de los *signa*, tanto al analizar los datos a nivel de especies como de géneros. En conclusión, los resultados de este trabajo brindan apoyo a la hipótesis de que los *signa* son un producto de la coevolución sexual.

Introducción

En varias especies de Lepidoptera se presenta en la pared interior del *corpus bursae* de las hembras (estructura con forma de bolsa en la que el macho deposita un espermatóforo durante la cópula), unas estructuras con forma de diente, espina, peine, sierra o gancho, fuertemente esclerotizadas, a las que se les denomina *signum* (plural *signa*) o *lamina dentata* (Hinton, 1964; Scoble, 1992; Powell, 2003). El número, tamaño, forma y ubicación de los *signa* varían entre diferentes taxa de lepidoptera (**Fig. 1**) y en algunos casos han sido utilizados, en conjunción con otras características, para discriminar entre especies (e.g. Rubinoff y Powell, 1999; Penz, 1999). Hinton (1964) mencionó que cuando un *signum* está presente casi siempre hay músculos insertados en su base, lo cual ha sido comprobado en estudios posteriores (e.g. Ferro y Akre, 1975; Drummond 1984; Rogers y Welles, 1984; Tschudi-Rein y Benz, 1990).

Hinton (1964) propuso cuatro hipótesis acerca de la posible función de estas estructuras:

- a) Los *signa* son órganos que estimulan la eyaculación de los machos.
- b) Los *signa* son órganos que mantienen el espermatóforo fijo en la posición adecuada.
- c) Los *signa* son órganos que actúa como un filtro, permitiendo el paso de los espermatozoides, a la vez que evitan el bloqueo del ducto seminal (el conducto a través del cual los espermatozoides se transfieren del *corpus bursae* hacia la espermateca, que es el receptáculo donde se almacenan) con partículas más grandes.
- d) Los *signa* son órganos que desgarran o perforan los espermatóforos.

Hinton (1964) evaluó estas alternativas y mencionó que en casi todos los lepidópteros el *signum* no está sobre la apertura del ducto seminal por lo que no puede funcionar como filtro, lo cual descarta la hipótesis (c) como explicación general. También menciona que el moviendo de los espermatóforos dentro del *corpus bursae* en especies que se aparean repetidamente (él mencionó concretamente el caso de *Galleria mellonella*) indica que es muy improbable que la función del *signum* sea retener al espermatóforo, descartando la hipótesis (b). Aunque Hinton (1964) no dio argumentos para descartar la primera hipótesis (a), al menos en algunas especies la posición de los *signa* y la longitud del *ductus bursae* (el ducto a través del cual el macho introduce su edeago) sugieren que los *signa* y el edeago no entran en contacto, sin embargo existe poca información al respecto. Hinton (1964) mencionó que, de acuerdo con la evidencia disponible en su tiempo, “parece haber poca duda” (p. 99) de que los *signa* sirven para romper los espermatóforos. Estudios posteriores apoyan esta conclusión (Rogers y Welles, 1984; Tschudi-

reproducción” y nos permite entender la evolución de los caracteres sexuales secundarios de plantas y animales. Uno de los tipos de selección sexual propuestos por Darwin (1871) es la elección femenina de pareja, también llamada selección intersexual. De acuerdo con ésta, las hembras utilizan ciertas características de los machos que les revelan su calidad fenotípica y/o genética a la hora de decidir con quién se aparean, lo que ha resultado en una coevolución entre estas características de los machos y las preferencias de las hembras. Más recientemente se propuso que la elección femenina no solo ocurre previamente a la cópula, sino que continúa durante e incluso después de ésta, dando lugar a la denominada elección post-cópula (o críptica) de pareja, de acuerdo con la cual las hembras continúan su proceso de evaluación de los machos con los que copulan para decidir si fertilizan o no sus huevos con el esperma que ellos les transfieren (Eberhard, 1996).

Recientemente, Holland y Rice (1998) propusieron la existencia de otro tipo de selección sexual, al que denominaron selección sexual antagonista o selección “chase-away”, la cual resulta de los conflictos de intereses que pueden existir entre machos y hembras, y que favorecen la evolución de características “ofensivas” en los primeros y de “resistencia” en las últimas. Las diferencias de intereses que generalmente existen entre machos y hembras se intensifican a medida que aumenta el grado de poliandria (Cunningham y Birkhead, 1998; Rice, 2000). Por ejemplo, para un macho lo más conveniente podría ser que la hembra con la que se aparea no copule posteriormente con otro macho y ponga sus espermatozoides a competir por la fertilización de sus huevos (Smith, 1984; Birkhead y Moller, 1998). Por su parte, para la hembra podría ser conveniente volverse a aparear posteriormente con otro macho, para así obtener alguna de las múltiples ventajas de la poliandria, como por ejemplo la obtención, a través del eyaculado, de nutrientes, sustancias que estimulan la ovogénesis y la oviposición, o sustancias defensivas (Vahed, 1998; Arnqvist y Nilsson, 2000; Wedell, *et al.* 2002); o la reducción en el riesgo de fertilizar sus huevos con el esperma de machos genéticamente incompatibles (Tregenza y Wedell 2002). La selección antagonista favorece en los machos la evolución de características que les permitan manipular la conducta de las hembras de manera que éstas no se vuelvan a aparear, a pesar de que esto pueda tener un efecto negativo en el éxito reproductivo de las hembras. En respuesta a la evolución de estas características “ofensivas” de los machos, la selección antagonista va a favorecer en las hembras la evolución de “resistencia” a las ofensas de los machos; es decir, mecanismos que les permitan evitar ser manipuladas. Este tipo de interacciones

puede dar lugar a una carrera coevolutiva antagonista entre los sexos (de aquí el nombre de “chase-away”), que va a estar caracterizada por una espiral evolutiva de adaptaciones masculinas (ofensa) y contra-adaptaciones femeninas (resistencia).

La hipótesis propuesta por Cordero (manuscrito no publicado) se puede plantear como una secuencia de eventos evolutivos que se enumeran a continuación: (1) La hipótesis parte de la suposición de que en las hembras la selección ha favorecido la evolución de la poliandria debido a las ventajas que les brindan los estimulantes de la ovogénesis y oviposición, nutrientes y sustancias defensivas contenidas en los espermatozoides. Esta suposición cuenta con el apoyo de una buena cantidad de estudios empíricos (revisados en Vahed, 1998). (2) Con el fin de maximizar la obtención de recursos provenientes del espermatozoides, a la vez que se minimizan los costos de tiempo, energía y riesgos de aparearse múltiples veces, en muchos lepidópteros evolucionó una relación positiva entre la duración del periodo post-cópula en que las hembras no están sexualmente receptivas (= periodo refractario) y la cantidad de espermatozoides remanente en el *corpus bursae*. Existen muchos datos que han demostrado (e. g., Sugawara, 1979; Torres-Vila et al., 1997; Wedell y Cook 1999b; Wedell, 2001) o sugieren fuertemente (e. g., He & Tsubaki, 1991) la existencia de esta relación. Esta relación, además, requiere de la existencia de mecanismos en las hembras que les permitan evaluar la cantidad de eyaculado que permanece en su *corpus bursae*, la existencia de los cuales se ha demostrado en estudios con *Pieris rapae* (Sugawara, 1979) y *Danaus plexippus* (Rogers y Welles, 1984). (3) En estas circunstancias, la selección antagonista favorece en los machos características que les ayuden a evitar el apareamiento de las hembras, al menos hasta que hayan utilizado todo su esperma, para reducir los riesgos de competencia espermática, aunque les reduzcan a las hembras el aporte de nutrientes proveniente de los espermatozoides. Esto se podría conseguir manteniendo el *corpus bursae* de la hembra muy distendido para inhibir su receptividad sexual. Una manera de lograr esto es disminuyendo la tasa a la que las hembras digieren el espermatozoides mediante la evolución de espermatozoides difíciles de digerir (esto se puede lograr, por ejemplo, evolucionando cubiertas de los espermatozoides gruesas y duras que sean más difíciles de romper y digerir: Drummond, 1984). (4) Como consecuencia de la evolución de espermatozoides difíciles de digerir, la selección favorece en las hembras la evolución de adaptaciones, tales como los *signa*, que le permiten reestablecer su tasa óptima de digestión de espermatozoides (y, por lo tanto, de apareamiento). Este proceso de adaptación y contra-adaptación podría repetirse múltiples veces dando origen a

una coevolución entre los *signa* y muchas de las características de los espermatozoides de la manera propuesta por Holland y Rice (1998). También es posible que, una vez que ya hubieron evolucionado los *signa*, hayan cambiado su función antagonista por la de ser instrumentos para la evaluación críptica de los machos con base en su habilidad para “manipular” hembras (Cordero, manuscrito no publicado). De acuerdo con esta idea, las hembras podrían utilizar los *signa* para discriminar en contra de los machos con espermatozoides fáciles de digerir, al disminuir la paternidad asignada a éstos como resultado de la competencia espermática, favoreciendo (*i. e.*, teniendo un mayor número de hijos con ellos) a los machos que tienen espermatozoides más difíciles de digerir. Esta elección críptica sería favorable para las hembras si resulta en que las hembras con los *signa* más adecuados para discriminar tienen hijos machos con mejores habilidades para manipular a las hembras y estos beneficios “indirectos” son mayores que las desventajas “directas” (*i. e.*, menor cantidad de nutrientes, etc.) de aparearse con machos cuyos espermatozoides son difíciles de digerir (Cordero y Eberhard, 2003). En este caso, la teoría de la selección intersexual también predice una coevolución sexual que aceleraría la tasa de evolución de los *signa* y los espermatozoides (Eberhard, 1985, 1996).

Para poder distinguir el tipo de coevolución sexual (elección de pareja *vs.* selección antagonista) responsable de características particulares se requieren estudios experimentales detallados (Cordero y Eberhard, 2003). Sin embargo, se puede evaluar el papel de la coevolución sexual en la evolución de los *signa* poniendo a prueba predicciones generales (es decir, compartidas por elección de pareja y la selección antagonista) de esta hipótesis, mediante un estudio comparativo de la presencia/ausencia y características de los *signa* de una muestra que abarque la mayor cantidad posible de los taxa que constituyen a los Lepidoptera. Desgraciadamente, este enfoque impide realizar un análisis comparativo que tome en cuenta explícitamente la filogenia, ya que no existen hipótesis filogenéticas a nivel de género que incluyan una proporción amplia de los taxa de Lepidoptera. Sin embargo, es posible que este enfoque de una idea más aproximada de la importancia general de la coevolución sexual en la evolución de los *signa*. En esta tesis se ponen a prueba tres predicciones de la hipótesis de la evolución de los *signa* como resultado de la coevolución sexual mediante un estudio comparativo que utiliza el enfoque comparativo mencionado previamente. Los datos para este estudio se obtuvieron a partir de una amplia revisión de la literatura especializada.

Hipótesis

La coevolución sexual (por selección sexual antagonista y/o elección poscopulatoria de pareja) es la responsable de la evolución de los *signa* en las hembras de Lepidoptera. Esta hipótesis permite hacer las siguientes predicciones.

Predicciones

1. Debido a que la poliandria es el patrón de apareamiento más común en los Lepidoptera (Drummond, 1984; Eberhard, 1985; Arnqvist y Nilsson, 2000) y a que, este patrón genera presiones selectivas que favorecen la evolución de espermatozoides difíciles de degradar (Drummond, 1984), se espera encontrar un mayor número de taxa con *signa* que sin ellos.
2. Dado que la coevolución sexual promueve la divergencia en los caracteres sujetos a selección sexual (Eberhard, 1996; Holland y Rice, 1998), se espera que los *signa* muestren divergencia morfológica al comparar diferentes taxa.
3. Debido a que la poliandria genera presiones selectivas que favorecen la evolución de los *signa* en las hembras de Lepidoptera (Cordero, manuscrito no publicado), se espera que en las especies poliándricas la probabilidad de poseer *signa* sea mayor que en las especies monándricas.

Objetivos

Evaluar las tres predicciones de la hipótesis de que la evolución de los *signa* es un producto de la coevolución sexual (*sensu lato*), mediante un estudio comparativo de una muestra taxonómicamente amplia de Lepidoptera, utilizando datos obtenidos de la literatura.

Metodología

Para poner a prueba las predicciones de la hipótesis se realizó una búsqueda de información en la literatura especializada sobre la presencia/ausencia de los *signa* y el patrón de apareamiento de las hembras de diferentes taxa de Lepidoptera y se elaboró una base de datos. En la literatura taxonómica se buscó información acerca de la presencia y características de los *signa*. Se revisaron todos los volúmenes de las revistas más importantes sobre Lepidoptera (**Cuadro I**), así como artículos de revistas que no fueron revisadas en su totalidad debido a que

no se tuvieron colecciones completas disponibles (v. gr. *Annals of the Entomological Society of America*, *Australian Journal of Entomology*, *Zoological Journal of the Linnean Society*, *Zoological Science*), libros y capítulos de libros, obteniéndose datos de un total de 1030 especies. La información sobre el patrón de apareamiento de las hembras (monándricas vs. poliándricas) se obtuvo a partir de algunas revisiones clásicas de biología reproductiva de Lepidoptera (Burns, 1968; Scott, 1972; Drummond, 1984; Eberhard, 1985) y de la revisión de las revistas más importantes sobre lepidopterología (**Cuadro 1**), así como de algunos capítulos de libros y artículos de revistas que no fueron revisadas en su totalidad debido a que no se tuvieron colecciones completas disponibles. La mayor parte de la información sobre los patrones de apareamiento proviene de estudios que reportan conteos de espermátóforos dentro del *corpus bursae*, los cuales, a pesar de tener ciertas limitaciones, son buenos estimadores de la frecuencia de apareamiento de las hembras (Drummond, 1984; Eberhard, 1985; Gage, 1994; Cordero, 2000; Nakanishi *et al.*, 2000).

Cuadro 1. Principales revistas especializadas en Lepidoptera utilizadas en la revisión de literatura, con los volúmenes y años consultados.

Revista	Volúmenes	Años	Número de Artículos ^b
<i>Journal of the Lepidopterist's Society</i>	1-57	1947-2003	61
<i>Journal of Research on the Lepidoptera</i>	1-36	1962-2000	33
<i>Bulletin of the Allyn Museum</i>	1-140 ^a	1971-1994	23
<i>SHILAP Revta. Lepit.</i>	11-28	1983-2000	46
<i>Tropical Lepidoptera</i>	1-10	1990-1999	4
<i>Holarctic Lepidoptera</i>	1-6	1994-1999	23

^a Esta revista no está dividida en volúmenes sino en números.

^b En esta columna se presenta el número de artículos en los que se encontró información útil para el estudio.

La base de datos que se elaboró contiene los siguientes campos: superfamilia, familia, género, especie, *signa* (ausente = 0; presente = 1; especie en que unas hembras presentan *signa* y otras no = 2; especie en que las hembras presentan estructuras en el *corpus bursae* que podrían tener una función similar a la de los *signa* pero que no se les denomina de esta manera = 3), patrón de apareamiento (monándrica = M; poliándrica = P) y referencia bibliográfica.

Para poner a prueba la primer predicción (“Debido a que la poliandria es el patrón de apareamiento más común en los Lepidoptera y que, este patrón genera presiones selectivas que favorecen la evolución de espermatóforos difíciles de degradar, se espera encontrar un mayor número de taxa con *signa* que sin ellos”), simplemente se contó el número de especies con *signa* (las especies polimórficas para la presencia de los *signa* fueron incluidas en las especies con *signa*) y sin *signa*. También se analizó como se encuentran distribuidas estas especies en los diferentes géneros y familias.

La segunda predicción (“Dado que la coevolución sexual promueve la divergencia en los caracteres sujetos a selección sexual, se espera que los *signa* muestren divergencia morfológica al comparar diferentes taxa”) se puso a prueba de dos maneras. Primero, el que los *signa* muestren divergencia implicaría que tener conocimiento de la superfamilia, la familia o incluso el género al que pertenece una especie no permitiría predecir con exactitud si dicha especie presenta o no *signa*. Para esto se utilizaron modelos nominales logísticos anidados en los que la variable de respuesta fue la presencia/ausencia de *signa* en una especie y los factores fueron la superfamilia, la familia y el género al que pertenece la especie. El análisis no incluyó los datos de las 1030 especies (las 10 especies en las que se reporta variación intra-específica en la presencia de *signa* y las 35 con estructuras que tienen en apariencia la misma función que los *signa* fueron incluidas en la categoría “*signa* presente”) debido a que de muchas de las superfamilias solo se cuenta con datos de una familia (10 de 18, que incluyen a las seis que solo están constituidas por una familia), de muchas familias solo se cuenta con datos de un género (18 de las 37) y de más de la mitad de los géneros solo se cuenta con datos de una especie (169 de los 303). Para evitar el problema de la falta de réplicas se realizaron dos análisis en los que se utilizaron solamente una parte de los datos. En el primero se utilizaron datos de las superfamilias que tenían dos o más familias, que a su vez tenían dos o más géneros, que a su vez tenían dos o más especies. Esto redujo la muestra a tres superfamilias, nueve familias, 76 géneros y 580 especies. En el segundo análisis se eliminó el nivel superfamilia y se incluyeron todas las familias con dos o más géneros, que a su vez tenían dos o más especies. Esto incrementó la muestra con respecto al análisis anterior a 15 familias, 125 géneros y 798 especies.

El análisis anterior de la magnitud de la divergencia de los *signa* es muy “crudo” en el sentido de que solo toma en cuenta si están presentes o ausentes en una especie y no toma en cuenta características de los mismos tales como su forma, tamaño, ubicación dentro del *corpus*

bursae y número, que son otras dimensiones a lo largo de las cuales puede estar ocurriendo la evolución. Los análisis anteriores mostraron que el nivel género explica mucha de la variación en la presencia/ausencia de los *signa* al nivel de especie. Sin embargo, si los *signa* son un carácter divergente se espera que en especies del mismo género o de géneros cercanamente emparentados en los que al menos algunas especies presenten *signa*, estos muestren diferencias en una o más de las dimensiones antes mencionadas; si no son un carácter divergente se espera que los *signa* sean uniformes entre las especies en todas las dimensiones mencionadas. Esta idea podría ponerse a prueba viendo si los taxónomos utilizan los *signa* como caracteres diagnósticos de las especies, de la misma manera en que Eberhard (1985, 1996) puso a prueba la hipótesis de la divergencia de los órganos intromitentes masculinos. Sin embargo, tradicionalmente los taxónomos de Lepidoptera se han basado en caracteres externos y de genitales masculinos para separar especies cercanas y no han considerado el valor taxonómico a nivel específico de características del aparato reproductor femenino (ver Discusión). Con el fin de poder poner a prueba una versión más refinada de la predicción 2, a saber, la hipótesis de que los *signa* han divergido tanto que sus características permiten distinguir entre especies cercanas (*i.e.* son específicas de la especie), superando la ausencia de información antes mencionada, se realizó una segunda prueba de la siguiente manera. Utilizando una muestra aleatoria de 37 artículos (17.7% del total) en los cuales se ilustran los *signa* de dos o más especies cercanas (generalmente pertenecientes al mismo género, aunque en algunos casos se incluían ilustraciones de especies de géneros cercanamente emparentados), cuatro personas evaluaron independientemente y de manera cualitativa si los *signa* les permitían distinguir a las especies entre sí; estas personas no estaban familiarizadas con la hipótesis de trabajo, aunque tienen experiencia en el estudio de la morfología genital. A cada una de las personas se les pidió que clasificaran los artículos en aquellos en los que (0) los *signa* no les permitían distinguir entre las especies, (1) les permitían distinguir al menos algunas (menos del 50%), (2) les permitían distinguir a la mayoría (más del 50%) y (3) les permitían distinguir a todas entre sí. Con los resultados se realizaron histogramas de frecuencias para determinar si las categorías 2 y 3 eran las más frecuentes, como esperaría uno de acuerdo con la hipótesis. Las concordancias entre las clasificaciones realizadas por los cuatro observadores fueron evaluadas mediante correlaciones de Spearman. Tal vez la manera más adecuada de evaluar si la magnitud de la divergencia de los *signa* es particularmente alta es comparándola con la divergencia de características que no estén sujetas a selección sexual. En este trabajo no se

pudo realizar este tipo de comparación debido a que no se pudo identificar una estructura que tuviera poca probabilidad de ser haber sido influida durante su evolución por la selección sexual y que fuera ilustrada en una muestra relativamente grande de los trabajos revisados. Las características que con mayor frecuencia se ilustran en los trabajos taxonómicos son los genitales masculinos y la forma y patrón de coloración de las alas; sin embargo, varios trabajos sugieren o demuestran que estas características se han visto afectadas por la selección sexual (ver revisiones en Eberhard, 1985; Rutowski, 1997).

Para poner a prueba la tercer predicción (“Debido a que la poliandria genera presiones selectivas que favorecen la evolución de los *signa* en las hembras de Lepidoptera, se espera que en las especies poliándricas la probabilidad de poseer *signa* sea mayor que en las especies monándricas”), con las especies para las que se contó con datos de presencia/ausencia de los *signa* y patrón de apareamiento (monándrica/ poliándrica) de las hembras se elaboró una tabla de contingencias de 2×2 . En este análisis existe el riesgo de que al existir géneros representados por más de una especie se pueda estar sobreestimando el número de eventos de evolución independiente. En ausencia de una hipótesis filogenética general que permita ubicar a todos los taxa de la base de datos, se trato de corregir este posible sesgo filogenético elaborando una tabla de contingencia similar a la anterior pero con los géneros en vez de las especies. En este último análisis los géneros *Heliconius* (Nymphalidae) y *Eueides* (Nymphalidae) fueron incluidos en más de una celda, debido a que en *Heliconius* existen especies monándricas y poliándricas y especies con *signa* y sin *signa*; mientras que en *Eueides* existen especies monándricas y poliándricas. Ambas tablas fueron analizadas con la Prueba de la Probabilidad Exacta de Fisher.

Resultados

La revisión de la literatura permitió localizar 208 artículos (ver Apéndice) con información sobre la presencia/ausencia y características de los *signa* de 1030 especies, comprendidas en 303 géneros, 37 familias (que corresponden al 34.6% de las 107 familias de Lepidoptera consideradas por Scoble [1992] o al 30.1% de las 120 consideradas por Powell [2003]) y 18 superfamilias (que corresponden al 43.9% de las 41 familias consideradas por Scoble [1992] o al 37.5%–40% de las entre 45 y 48 consideradas por Powell [2003]). En el **Cuadro 2** se enlistan todas las familias de Lepidoptera, de acuerdo con Scoble (1992), y se

indican aquellas de las que se encontró información sobre la presencia/ausencia y características de los *signa*.

Cuadro 2. Lista de todas las familias de Lepidoptera, de acuerdo con Scoble (1992), en la que se indica el número de géneros y especies de los cuales se obtuvieron datos en la literatura sobre presencia/ausencia de *signa*.

Superfamilia	Familia	# géneros con <i>signa</i>	# especies con <i>signa</i>	# géneros sin <i>signa</i>	# especies sin <i>signa</i>	# géneros con/sin <i>signa</i>	# especies con/sin <i>signa</i>
Micropterigoidea	Micropterigidae						
Agathiphagoidea	Agathiphagidae						
Heterobathmioidea	Heterobathmiidae						
Eriocranioidea	Eriocraniidae	1	1				
	Acanthopteroctetidae						
	Catapterigidae						
Lophocoronoidea	Lophocoronidae						
Neopseustoidea	Neopseustidae						
Mnesarchaeoidea	Mnesarchaeidae						
Hepialoidea	Hepialidae						
Incurvarioidea	Heliozelidae						
	Adelidae						
	Crinopterigidae						
	Incurvariidae			1	1		
	Cecidosidae						
	Prodoxidae	1	3				
Nepticuloidea	Nepticulidae	1	1				
	Opostegidae						
Palaephatoidea	Palaephatidae						
Tischerioidea	Tischeriidae						
Tincoidea	Tineidae			1	1		
	Eriocottidae						
	Acrolophidae						
	Psychidae			1	1		
	Galacticidae						
Gracillarioidea	Gracillariidae					1	1/1
	Bucculatricidae	1	2				
	Roeslerstammiidae						
	Douglasiidae						
Yponomeutoidea	Yponomeutidae	1	1				
	Ypsolophidae						
	Heliodinidae	1	1				
	Lyonetiidae						
	Glyphipterigidae	1	1	1	1		
Gelechioidea	Oecophoridae	3	3	3	4	2	3/3
	Lecithoceridae	3	4				
	Elachistidae	7	17	1	1	2	16/4
	Pterolonchidae						
	Coleophoridae					1	34/6
	Agonoxenidae						

Superfamilia	Familia	# géneros con <i>signa</i>	# especies con <i>signa</i>	# géneros sin <i>signa</i>	# especies sin <i>signa</i>	# géneros con/sin <i>signa</i>	# especies con/sin <i>signa</i>
	Blastobasidae	1	2				
	Momphidae	1	3				
	Scythrididae	1	1				
	Cosmopterigidae			1	1		
Cossoidea	Gelechiidae	9	26	5	6	2	16/8
	Cossidae						
	Dudgeonidae						
	Ratardidae						
Tortricoidea	Tortricidae	23	66	3	6	2	9/7
Castnioidea	Castniidae						
Sesioidea	Sessidae			1	1		
	Brachodidae						
	Choreutidae	4	6				
Zygaenoidea	Zygaenidae						
	Heterogynidae						
	Megalopygidae						
	Limacodidae						
	Dalceridae						
	Epipyropidae						
	Cyclotornidae						
	Chrysopolomidae						
Immoidea	Immidae						
Copromorphaidea	Copromorphidae	2	6				
	Carposinidae						
Schreckensteinioides	Schreckensteiniidae						
Urodoidea	Urodidae						
Epermenioidea	Epermeniidae	1	1				
Alucitoidea	Alucitidae						
	Tineodidae						
Pterophoroidea	Pterophoridae	8	19			2	2/9
Hyblaeoidea	Hyblaeidae						
Thyridoidea	Thyrididae						
Pyraloidea	Pyralidae	34	58	16	25 (a)		
Geometroidea	Geometridae	6	9	2	4		
Uranoidea	Uraniidae						
	Sematuridae						
	Epicopeiidae						
Drepanoidea	Drepanidae						
Axioides	Axiidae						
Calliduloidea	Callidulidae						
	Pterothysanidae						
Hedyloidea	Hedylidae						
Hesperioidea	Hesperiidae	1	1	10	39	1	3/3
Papilionoidea	Papilionidae	4	16	2	4		
	Pieridae	5	14				
	Nymphalidae	16	112	3	7 (b)	3	33/19
	Lycanidae	35	117	7	8 (c)	3	48/9
Bombycoidea	Lasiocampidae						
	Anthelidae						

Superfamilia	Familia	# géneros con <i>signa</i>	# especies con <i>signa</i>	# géneros sin <i>signa</i>	# especies sin <i>signa</i>	# géneros con/sin <i>signa</i>	# especies con/sin <i>signa</i>
Noctuoidea	Lemoniidae						
	Eupterotidae						
	Apateleodidae						
	Carthacidae						
	Cercophanidae						
	Oxytenidae						
	Saturniidae	1	1	1	4 (d)	1	8/5
	Brahmacidae						
	Endromidae						
	Bombycidae						
	Sphingidae						
	Mimallonidae						
	Oenosandriidae						
	Doidae						
	Notodontidae	3	4	1	5		
	Lymantriidae						
	Arctiidae	1	4				
Noctuidae	19	27	24	34	4	37/66	
	Total	195	527	84	153	24	210/140

(a) Una de estas especies puede o no tener *signa*. (b) Tres especies de un mismo género pueden o no tener *signa*. (c) Dos especies de un mismo género pueden o no tener *signa*. (d) Cuatro especies de un mismo género pueden o no tener *signa*.

Predicción 1: Debido a que el patrón de apareamiento que parece ser más común en los Lepidoptera es la poliándria, la hipótesis de la coevolución sexual predice que habrá una mayor proporción de taxa con *signa* que sin ellos.

La información recopilada apoya fuertemente esta predicción. El 68.2% del total de las especies presentan *signa*: a estas se puede agregar otro 3.4% que presentan estructuras que los autores no designan explícitamente como *signa* pero cuya descripción sugiere que podrían tener una función similar (“dientes”, “cuernos” o “espinas”), lo cual da un total de 71.6% (Fig. 2). Las especies con *signa* están distribuidas en el 72.28% de los géneros y el 86.85% de las familias de las que se encontró información (Fig. 3a y 3d). En el 64.36% de los géneros y el 40.54% de las familias, todas las especies de las que se encontró información presentan *signa*, mientras que en 7.92% de los géneros y el 45.95% de las familias se encontraron tanto especies con *signa* como sin ellos (Fig. 3). Debido a que de varias familias únicamente se cuenta con datos de un solo género y de varios géneros solo se cuenta con datos de una especie (Cuadro 2), los porcentajes anteriores podrían estar sesgados. Con el fin de obtener estimaciones menos sesgadas, en la Fig. 3b solo se incluyen aquellos géneros de los que se encontró información de dos o más especies y en la Fig. 3c aquellos de los que se encontró información de cuatro o más especies. El porcentaje de géneros que incluye especies con *signa* y especies sin *signa* se incrementa cuando solo se

incluyen géneros con información de dos o más especies en el análisis (7.92→17.91); este incremento es mayor cuando se consideran géneros con información de cuatro o más especies (28.36) y estos incrementos son principalmente “a costa” de los géneros sin *signa* (27.72→19.4→13.43). En el caso de las familias pasa algo similar pero más dramático. En la **Fig. 3e** solo se incluyen aquellas familias de las que se encontró información de dos o más géneros y en la **Fig. 3f** aquellas para los que se encontró información de cuatro o más géneros. El porcentaje de familias que incluye tanto géneros en los que todas las especies tienen *signa* como géneros en los que todas las especies carecen de *signa* se incrementa cuando solo se incluyen familias con información de dos o más géneros en el análisis (45.95→78.95); este incremento es mayor cuando se consideran familias con información de cuatro o más géneros (86.66) y estos incrementos son “a costa” tanto de las familias cuyos géneros están constituidos por especies sin *signa* (13.51→0→0), como de las familias cuyos géneros están constituidos por especies con *signa* (40.54→21.05→13.33). En 10 especies, pertenecientes a 4 géneros y 4 familias, hay hembras que presentan *signa* y hembras que no los presentan (**Cuadro 2**).

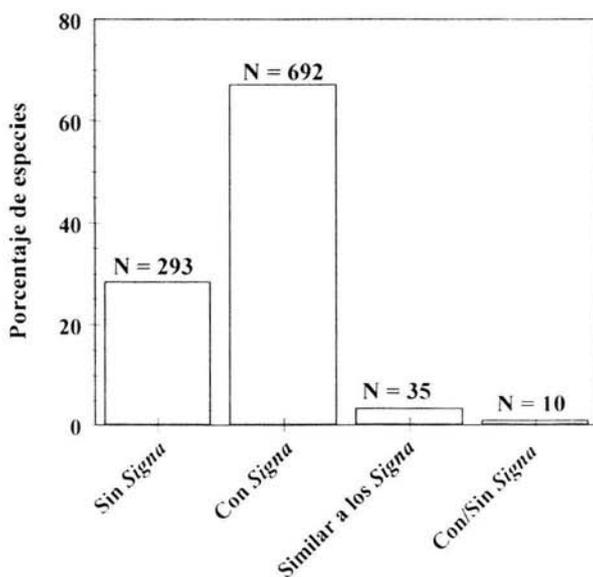


Fig. 2. Porcentajes de especies que presentan o no *signa*, o alguna estructura que podría tener una función similar. El número arriba de cada columna indica el número de especies de cada categoría. El número total de especies incluidas es 1030.

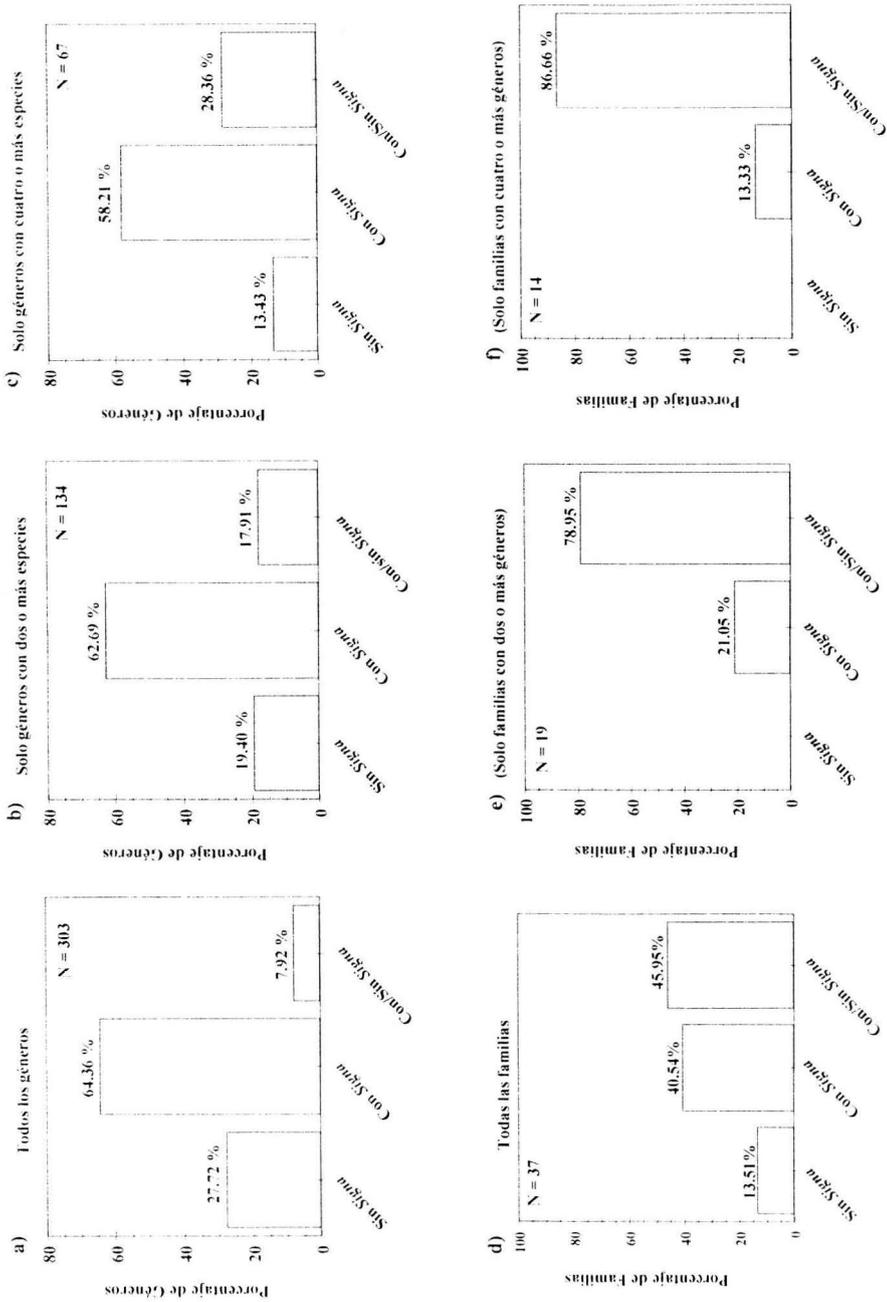


Fig. 3. (a) Porcentaje de géneros cuyas especies revisadas no tienen *signa* ("Sin *Signa*"), si los tienen ("Con *Signa*") y con especies que tienen *signa* y especies que no los tienen ("Con Sin *Signa*"). (b) Igual que (a) pero eliminando los géneros con información de una sola especie. (c) Igual que (a) pero eliminando los géneros con información de tres o menos especies. (d) Porcentaje de familias cuyas especies revisadas no tienen *signa* ("Sin *Signa*"), si los tienen ("Con *Signa*") y con especies que tienen *signa* y especies que no los tienen ("Con Sin *Signa*"). (e) Igual que (d) pero eliminando las familias con información de un solo género. (f) Igual que (d) pero eliminando las familias con información de tres o menos géneros.

Predicción 2: La hipótesis de la coevolución sexual predice que los *signa* deberán mostrar mucha divergencia

Esta predicción se puso a prueba de dos maneras. Primero, si los *signa* han experimentado mucha divergencia, la distribución de su presencia o ausencia deberá ser explicada estadísticamente por el nivel taxonómico de especie o género, y no por niveles superiores como la familia o superfamilia. Para evaluar esto se utilizaron modelos nominales logísticos en los que la variable de respuesta fue la presencia/ausencia de *signa* en una especie y los factores fueron la superfamilia, la familia (anidada dentro de la superfamilia) y el género (anidado dentro de la familia) al que pertenece la especie. En un primer análisis se utilizaron datos de las superfamilias que tenían dos o más familias, que a su vez tenían dos o más géneros, que a su vez tenían dos o más especies. Esto redujo drásticamente la muestra a tres superfamilias, nueve familias, 76 géneros y 580 especies. El modelo ajustado fue altamente significativo (Chi cuadrada = 360.39, $p < 0.0001$) y explica el 55.25% de la “incertidumbre” (una medida de la variación) total de los datos. Los resultados del análisis apoyan la predicción 2, ya que las pruebas de “cocientes de verosimilitud” (likelihood ratio) mostraron un efecto significativo del género (Chi cuadrada = 210.81, $p < 0.0001$, $gl = 67$) pero no de la familia (Chi cuadrada = 11.31, $p = 0.079$, $gl = 6$) ni de la superfamilia (Chi cuadrada = 0.0001, $p = 0.99$, $gl = 2$). Pudiera pensarse que con una muestra más grande, el factor familia pudiera ser significativo. Sin embargo, los resultados muestran que en cuatro de las nueve familias existen géneros sin *signa*, géneros con *signa* y géneros que incluyen especies que no tienen *signa* y especies que si los tienen; de hecho en siete de las nueve familias existen dos o más géneros que incluyen tanto especies que no tienen *signa* como con especies que si los tienen (**Cuadro 3**).

En un segundo análisis se eliminó el nivel superfamilia y se incluyeron todas las familias con dos o más géneros, que a su vez tenían dos o más especies. Esto aumento la muestra a 16 familias, 125 géneros y 798 especies. El modelo ajustado fue altamente significativo (Chi cuadrada = 605.15, $p < 0.0001$) y explica el 63.4% de la incertidumbre total de los datos. Las pruebas de “cocientes de verosimilitud” (likelihood ratio) mostraron efectos significativos del género (Chi cuadrada = 358.49, $p < 0.0001$, $gl = 109$) y, contrario a lo esperado de acuerdo a la predicción 2, de la familia (Chi cuadrada = 85.64, $p < 0.0001$, $gl = 15$). Para evaluar la importancia relativa de los dos niveles significativos, se realizaron análisis que incluyeron únicamente la familia o el género y se comparó el porcentaje de la incertidumbre que explicaba cada uno de ellos. El modelo que solo incluye a la familia (Chi cuadrada = 246.65, $p < 0.0001$)

explica el 25.83% de la incertidumbre total, mientras que el que solo incluye al género (Chi cuadrada = 605.15, $p < 0.0001$) explica el 63.4% de la incertidumbre total. Este resultado era de esperar si tomamos en cuenta que de las 16 familias incluidas en el análisis, cinco presentan géneros en las tres categorías consideradas (*i.e.*, géneros cuyas especies tienen *signa*, géneros cuyas especies carecen de *signa* y géneros que incluyen tanto especies que no tienen *signa* como con especies que si los tienen), nueve presentan géneros en dos de las categorías consideradas y solamente dos presentan géneros incluidos en una sola categoría (**Cuadro 3**).

En resumen, los resultados muestran que el nivel superfamilia no fue significativo en el análisis en que se incluyó, el nivel familia solo lo fue en uno de los dos análisis, pero su importancia relativa fue menor que la del género (a juzgar por el porcentaje de la incertidumbre que explica cada uno por separado), y que el nivel de género fue significativo en los dos análisis realizados. En términos generales, estos resultados apoyan la predicción 2.

Cuadro 3. Distribución del número de géneros en los que todas las especies estudiadas carecen de *signa* (G-SS), todas los poseen (G-CS) y géneros en los que algunas especies tienen y otras carecen de *signa* (G-C/SS). Solo se incluyen familias con información de dos o más géneros, que a su vez cuentan con información de dos o más especies. Las 16 familias fueron utilizadas en el segundo análisis nominal logístico de la Predicción 2, mientras que las nueve familias incluidas en el primer análisis nominal logístico están marcadas con un *.

Familia	No. de Géneros	No. de Especies	G-SS	G-CS	G-C/SS
Saturniidae	2	17	1	0	1
Elachistidae *	5	33	0	3	2
Gelechiidae *	8	48	1	5	2
Oecophoridae *	3	8	1	0	2
Geometridae	3	8	1	2	0
Hesperiidae	8	42	7	0	1
Noctuidae *	15	132	6	5	4
Notodontidae *	2	7	1	1	0
Lycenidae *	23	160	1	19	3
Nymphalidae *	13	162	1	9	3
Papilionidae *	4	18	2	0	2
Pieridae *	3	12	0	3	0
Pterophoridae	6	26	0	4	2
Pyralidae	13	46	2	11	0
Choreutidae	2	5	0	2	0
Tortricidae	15	74	2	11	2
Totales	125	798	26 (20.8%)	75 (60%)	24 (19.2%)

El análisis anterior de la magnitud de la divergencia de los *signa* es muy “crudo” en el sentido de que solo toma en cuenta si están presentes o ausentes en una especie y no toma en cuenta características de los mismos tales como su forma, tamaño, ubicación dentro del *corpus bursae* y número, que son otras dimensiones a lo largo de las cuales puede estar ocurriendo la divergencia. Los análisis anteriores mostraron que el nivel género explica mucha de la variación en la presencia/ausencia de los *signa* al nivel de especie. Sin embargo, si los *signa* han experimentado mucha divergencia se espera que en especies del mismo género o de géneros cercanamente emparentados en los que al menos algunas especies presenten *signa*, estos muestren diferencias en una o más de las dimensiones antes mencionadas; por el contrario, si no han experimentado mucha divergencia se espera que los *signa* sean muy uniformes entre las especies en todas las dimensiones mencionadas. Con el fin de poder poner a prueba esta versión más refinada de la predicción 2, a saber, que los *signa* muestran tanta divergencia que sus características permiten distinguir entre especies cercanas (*i.e.*, son específicas de la especie), se realizó el estudio en el que cuatro observadores clasificaron una muestra aleatoria de 37 artículos, en los cuales se ilustran los *signa* de dos o más especies cercanas, de acuerdo a si los *signa* les permitían distinguir a las especies entre sí, utilizando las siguientes categorías: (0) los *signa* no permiten distinguir entre las especies, (1) permiten distinguir menos del 50%, (2) permiten distinguir más del 50% y (3) permiten distinguir las a todas entre sí. Los datos mostraron que, como se esperaba de acuerdo a la predicción 2, en la mayoría de los casos es posible distinguir a las hembras de especies cercanas mediante sus *signa* (**Fig. 4 y 5**). Las correlaciones de Spearman de las calificaciones de los distintos observadores indican que en general las cuatro personas percibieron de manera similar las diferencias y similitudes entre los *signa* de especies cercanas, lo cual llevó a que clasificaran los artículos de manera similar (**Cuadro 4**) y en promedio, pudieron distinguir más de la mitad de las especies por las características de los *signa* en el 60.2% de los artículos (rango: 46%–70.3%; **Fig. 4**), lo cual apoya la predicción de que las características de los *signa* evolucionan divergentemente.

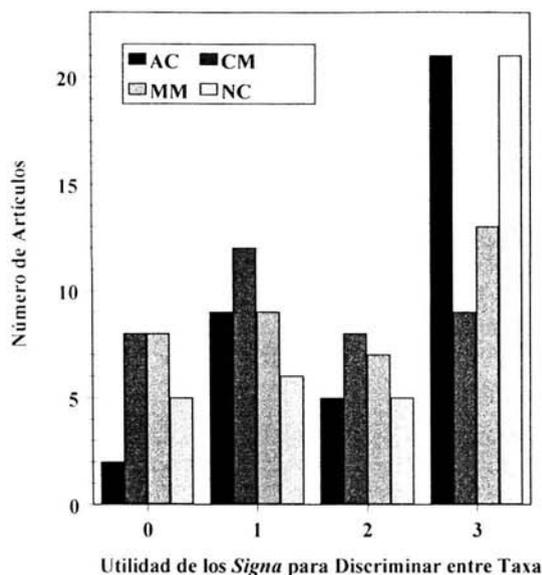


Fig. 4. Clasificación de los artículos a través de las características de los *signa* de las especies presentes. (0) los *signa* no les permitían distinguir entre las especies. (1) les permitían distinguir al menos algunas (menos del 50%), (2) les permitían distinguir a la mayoría (más del 50%) y (3) les permitían distinguir a todas entre sí.

Cuadro 4. Correlaciones de Spearman entre las calificaciones otorgadas por distintos pares de observadores a 37 artículos con ilustraciones de los *signa* de dos o más especies cercanas. Las calificaciones posibles eran: (0) los *signa* no permiten distinguir entre las especies, (1) los *signa* permiten distinguir al menos algunas especies (< 50%), (2) los *signa* permiten distinguir a la mayoría (> 50%) de las especies y (3) los *signa* permiten distinguir a todas las especies entre sí.

Observadores comparados ¹	r_s	p
AC & CM	0.46	3.9 E-03
AC & MM	0.35	0.03
AC & NC	0.30	0.07
CM & MM	0.35	0.04
CM & NC	0.32	0.054
MM & NC	0.38	0.02

¹AC: Alejandro Córdova. CM: Constantino Macías.
MM: Miguel Moreno. NC: Nubia Caballero.

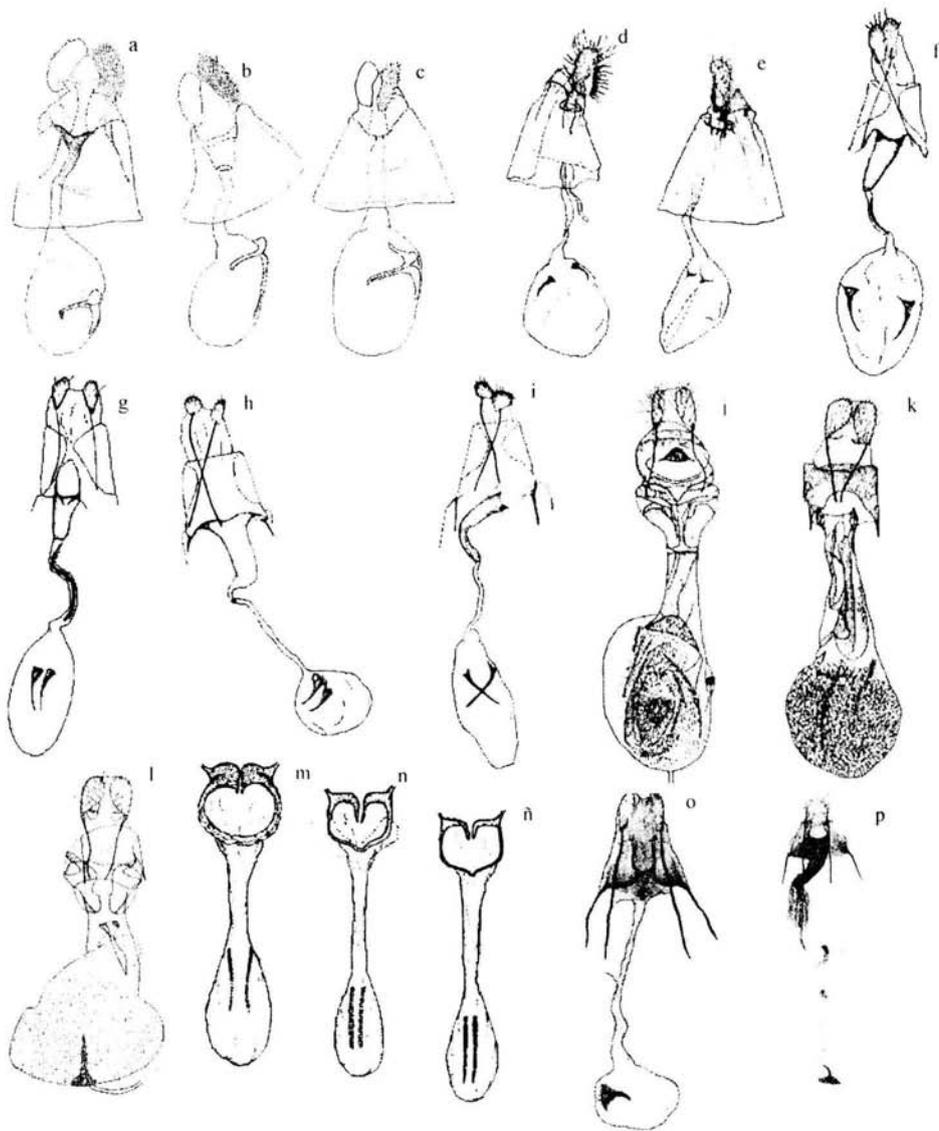
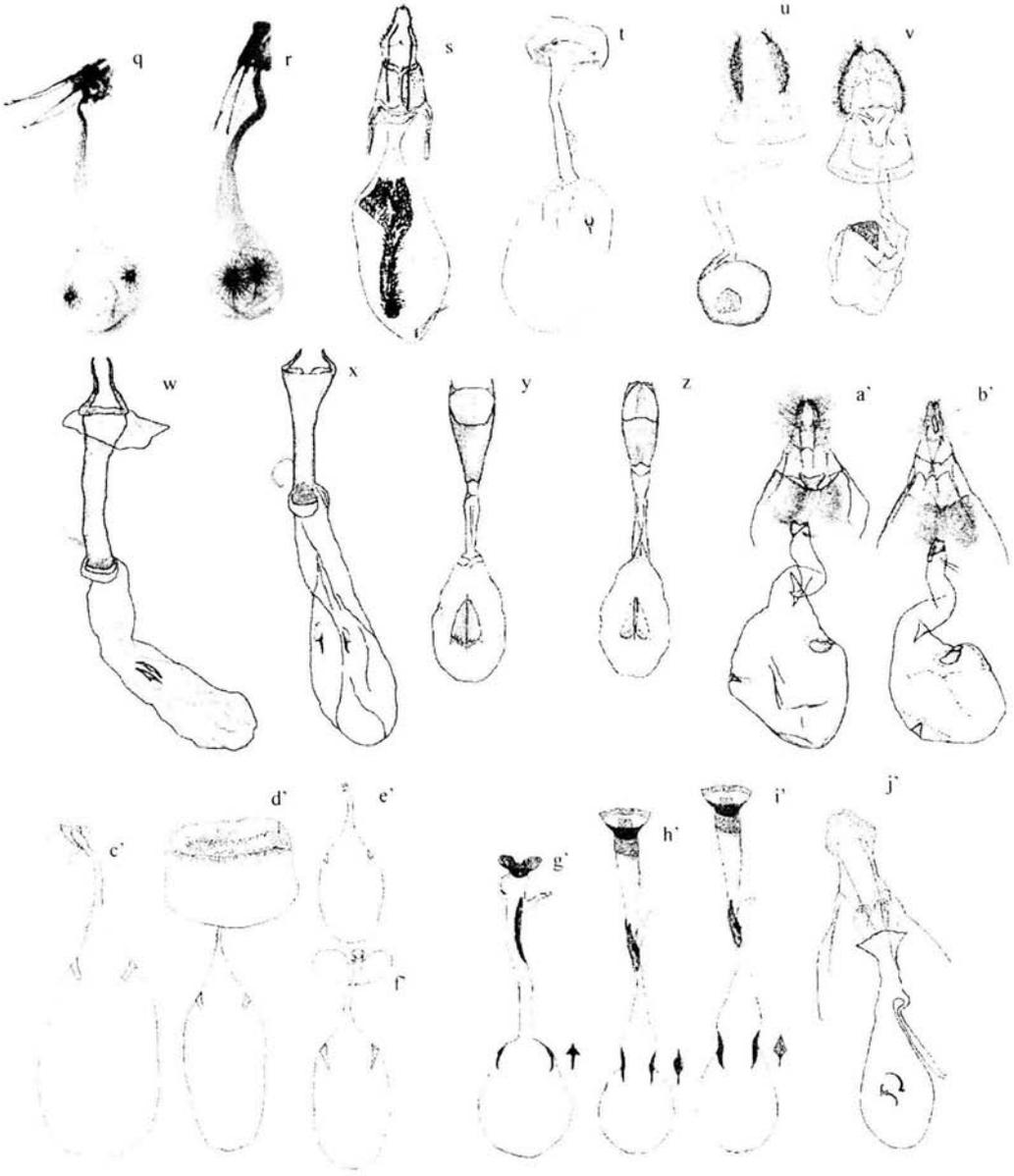


Fig. 5. Genitales femeninos en donde se muestra la variación de la forma, tamaño y posición de los *signa* en distintas especies de Lepidoptera. Todas las especies aquí mostradas fueron incluidas en el análisis en donde se evaluó si los *signa* permiten distinguir entre especies cercanas y por lo tanto evolucionan rápidamente **a.** *Argyrotaenia spinacallis* (Tortricidae); **b.** *A. unda*; **c.** *A. coconinana*; **d.** *Accinctapubes albifasciata* (Pyrilidae); **e.** *A. apicalis*; **f.** *Stenoptilia pallistriga* (Pterophoridae); **g.** *S. neblina*; **h.** *Postplatyptilia triangulocosta* (Pterophoridae); **i.** *P. machupicchu*; **j.** *Dichomeris obseptata* (Gelechiidae); **k.** *D. violacula*; **l.** *D. bifurca*; **m.** *Calisto elelea* (Nymphalidae); **n.** *C. confusa*; **ñ.** *C. debarriera*; **o.** *Coleophora microalbella* (Coleophoridae); **p.** *C. sahariana*; **q.** *Parategeticula martella* (Prodoxidae); **r.** *P. tzovallella*; **s.** *Zamagiria dixolophella* (Pyrilidae); **t.** *Callophrys xami* (Lycaenidae); **u.** *Hermerophila diva* (Choreutidae); **v.** *H. dyari*; **w.** *Olynthus narbal* (Lycaenidae); **x.** *O. Ophelia*; **y.** *Podanotum clarissimus* (Lycaenidae); **z.** *P. metallicus*; **a'.** *Epinotia zandana* (Tortricidae); **b'.** *E. bicordana*; **c'.** *Seco calagutis* (Lycaenidae); **d'.** *Detritivora matte* (Lycaenidae); **e'.** *Charis anius* (Lycaenidae); **f'.** *Calephelis virginiensis* (Lycaenidae); **g'.** *Archaeonympha smalli* (Lycaenidae); **h'.** *A. drepana*; **i'.** *A. urichi*; **j'.** *Mompha achlyognoma* (Momphidae).



Predicción 3: La hipótesis de la coevolución sexual predice que los *signa* evolucionarán en las especies poliándricas y estarán ausentes en las especies monándricas.

La información recabada apoya esta predicción (Cuadro 5 y Fig. 6). Se encontró una asociación significativa entre la poliandria y la presencia de los *signa* al analizar los datos al nivel de especies (Prueba de Probabilidad Exacta de Fisher, $p < 0.0001$; Fig. 6a), sin embargo es muy probable que estos resultados estén sesgados filogenéticamente y sobreestimen el número eventos evolutivos independientes. Ante la ausencia de una filogenia que nos permita determinar el número de veces que evolucionaron independientemente las distintas asociaciones posibles entre el patrón de apareamiento monandria/poliandria y la presencia/ausencia de los *signa* en las 81 especies para las que se obtuvieron ambos tipos de datos, se trató de reducir el posible arrastre filogenético realizando un análisis de asociación a nivel de géneros, el cual también fue significativo (Prueba de Probabilidad Exacta de Fisher, $p < 0.04$) y apoyó la predicción (Fig. 6b).

El caso de género *Heliconius*, un grupo para el cual existen hipótesis filogenéticas nos ilustran el sesgo filogenético antes mencionado, ya que la monandria asociada a la ausencia de *signa*, y la poliandria asociada a la presencia de los *signa* parecen haber evolucionado una sola vez (Fig. 7). Un grupo de géneros que muestra un problema similar es el estudiado por Matsumoto y Suzuki (1995) (Fig. 8a). Sin embargo, este último ejemplo es muy interesante, ya que los autores presentan datos acerca de la cubierta de los espermátóforos y el grado de desarrollo de los *signa*, los cuales se presentan en la Fig. 8b.

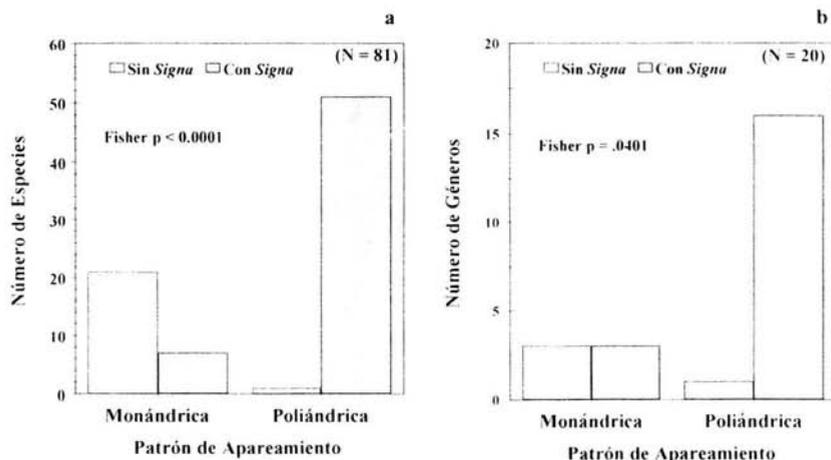


Fig. 6 a, b. Asociación entre el patrón de apareamiento y ausencia/presencia de *signa*. a, análisis utilizando los datos de todas las especies; b, análisis con datos de los géneros, los géneros *Heliconius* y *Eucides* entraron en más de una categoría.

Cuadro 6. Relación entre el patrón de apareamiento (monandria/poliandria) y la presencia/ausencia de los *signa* en 81 especies de 20 géneros de Lepidoptera

	Monándrica		Poliándrica	
Sin <i>signa</i>	Papilionidae	<i>Parnassius stubbendorfi</i> ^{p1, s4}	Hesperiidae	<i>Urbanus proteus proteus</i> ^{p2, s3}
		<i>Parnassius glacialis</i> ^{p1, s4}		
		<i>Luehdorfia puzilo</i> ^{p1, s4}		
		<i>Luehdorfia japónica</i> ^{p1, s4}		
	Nymphalidae	<i>Heliconius</i> (17 spp) ¹		
Con <i>signa</i>	Nymphalidae	<i>Driadula phaetusa</i> ^{p3, s1}	Nymphalidae	<i>Agraulis vanille</i> ^{p2, s1}
		<i>Eucides</i> (5 spp) ^{iv, s1}		<i>Dryas iulia</i> ^{p3, s1}
		<i>Heliconius xanthocles</i> ^{p3, s1}		<i>Eucides</i> (4 spp) ^{iv, s1}
				<i>Heliconius</i> (19 spp) ⁱⁱ
				<i>Hipparchia semele</i> ^{p4, s8}
				<i>Laparus doris</i> ^{p3, s1}
				<i>Anatole rossi</i> ^{p7, s10}
				<i>Callophris xami</i> ^{p6, s9}
				<i>Lycaena xanthoides</i> ^{p5, s3}
		Papilionidae		<i>Atrophaneura alcinous</i> ^{p1, s4}
				<i>Graphium doson</i> ^{p1, s4}
				<i>Graphium sarpedon</i> ^{p1, s4}
		<i>Pachilioptia aristolochiae</i> ^{p1, s4}		
		<i>Papilio</i> (11 spp) ^{vi}		
	Pieridae	<i>Phoebis semae</i> ^{p2, s8}		
		<i>Pieris</i> (4 spp) ^v		
		<i>Pontia daphidice</i> ^{p4, s6}		

¹*Heliconius antiochus*^{p3}, *H. charitonia*^{p5}, *H. clysonymus*^{p3}, *H. contener*^{p3}, *H. demeter*^{p3}, *H. dysominus*^{p3}, *H. eleuchia*^{p3}, *H. erato*^{p2, p3}, *H. hecalesia*^{p3}, *H. hermathena*^{p3}, *H. hewitsona*^{p3}, *H. hortense*^{p5}, *H. leucadia*^{p3}, *H. ricino*^{p3}, *H. sapho*^{p3}, *H. sara*^{p3}, *H. telesiphe*^{p3}, ⁱⁱ*H. astraea*^{p5}, *H. atthis*^{p3}, *H. besckei*^{p3}, *H. burneyi*^{p3}, *H. cyndo*^{p3}, *H. egerius*^{p3}, *H. elevatus*^{p3}, *H. ethilla*^{p2, p3}, *H. hecale*^{p3}, *H. heurippa*^{p3}, *H. ismenius*^{p3}, *H. luciana*^{p3}, *H. melpomene*^{p3}, *H. nattereri*^{p3}, *H. numata*^{p3}, *H. pachimus*^{p3}, *H. pardalimus*^{p3}, *H. timareta*^{p3}, *H. wallacei*^{p3}, ⁱⁱⁱ*Eucides emsleyi*^{p3}, *E. isabella*^{p3}, *E. lineatus*^{p3}, *E. pavana*^{p3}, *E. vigilia*^{p3, iv}, *E. alipha*^{p3}, *E. eanes*^{p3}, *E. lybia*^{p3}, *E. tales*^{p3}, ^v*Pieris brassicae*^{p4, s5}, *P. napi*^{p2, p5, s6}, *P. protodice*^{p5, s7}, *P. rapae*^{p2, p5, s6}, ^{vi}*Papilio bianor dehaan*^{p1, s4}, *P. helemus*^{p1, s4}, *P. junia*^{p1, s4}, *P. maackii*^{p1, s4}, *P. macilentus*^{p1, s4}, *P. machaon*^{p4, s4}, *P. memnon*^{p1, s4}, *P. okinawaensis*^{p1, s4}, *P. polytes*^{p1, s4}, *P. protenor*^{p1, s4}, *P. xuthus*^{p1, s4}.

^{p1} = Patrón de apareamiento tomado de Matsumoto et. al., (1995), ^{p2} = Patrón de apareamiento tomado de Drummond (1984), ^{p3} = Patrón de apareamiento tomado de Brown (1981), ^{p4} = Patrón de apareamiento tomado de Svárd y Wiklund (1989), ^{p5} = Patrón de apareamiento tomado de Eberhard (1985), ^{p6} = Patrón de apareamiento tomado de Cordero (2000), ^{p7} = Patrón de apareamiento tomado de Clench (1964), ^{s1} = Dato de *signa* tomado de Brown (1981), ^{s2} = Dato de *signa* tomado de Steinhäuser (1981), ^{s3} = Dato de *signa* tomado de Johnson et. al. (1977), ^{s4} = Dato de *signa* tomado de Matsumoto et. al. (1995), ^{s5} = Dato de *signa* tomado de Tschudi-Rein (1990), ^{s6} = Dato de *signa* tomado de Robbins, (1986), ^{s7} = Dato de *signa* tomado de Chang (1963), ^{s8} = Dato de *signa* tomado de Coutsis (1983), ^{s9} = Dato de *signa* tomado de Clench (1981), ^{s10} = Dato de *signa* tomado de Clench (1964).

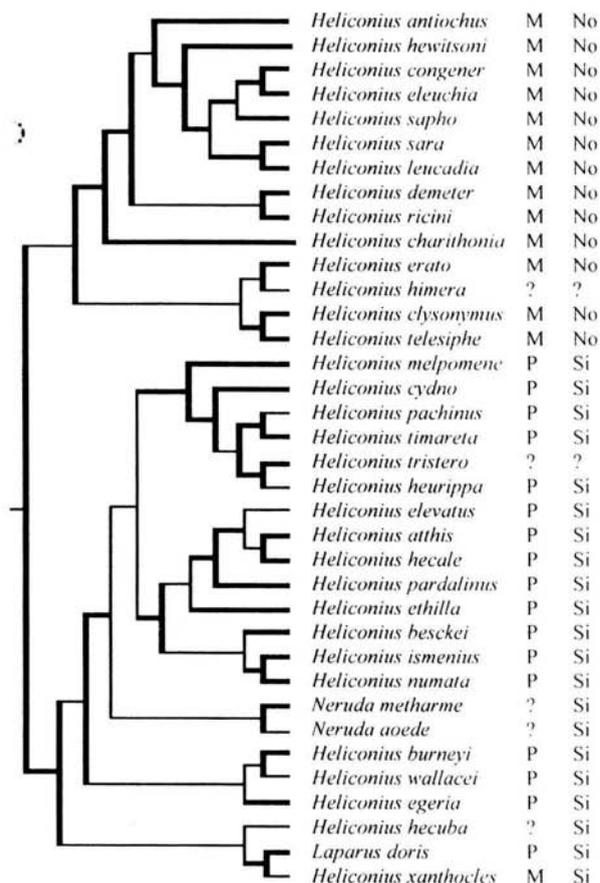


Fig. 7. Filogenia de *Heliconius* por Brower y Egan (1997); en donde se observa que las especies con patrones de apareamiento monándrico y ausencia de *signa*, representan un grupo aparte de las especies poliándricas que presentan *signa*. Esta asociación parecen haber evolucionado una sola vez. M = patrón de apareamiento monándrico; P = patrón de apareamiento poliándrico; No = No presenta *signa*; Si = Presenta *signa*; ? No se conoce el dato.

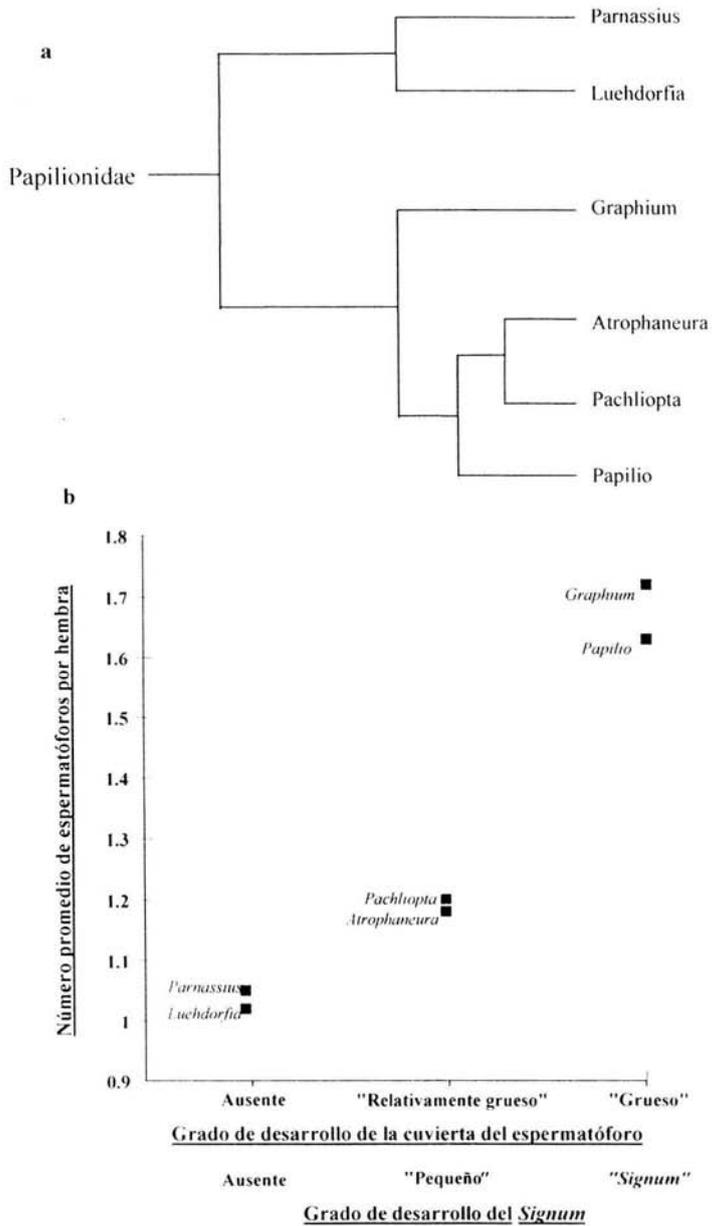


Fig 8 a. Filogenia para los géneros *Luehdorfia*, *Parnassius*, *Atrophaneura*, *Pachliopta*, *Papilio* y *Graphium* por Nijhout (1991). **b** Asociación entre el patrón de apareamiento y el grado de desarrollo de la cubierta del espermatoforo y del *signum*. Matsumoto y Suzuki (1995).

Discusión

La revisión de la literatura realizada indica que en ningún trabajo previo se había sintetizado información acerca de la distribución taxonómica y características de los *signa* en los Lepidoptera. Tal vez debido a la falta de una revisión de este estilo, autores previos han hecho afirmaciones que el presente trabajo muestra que son erróneas. Por ejemplo, Hinton (1964), menciona que las hembras de los lepidópteros usualmente tienen solo un *signum* dentro del *corpus bursa*. Sin embargo, en la revisión realizada para este trabajo se encontró que es mucho más común que las hembras presenten dos *signa*.

Prácticamente todos los datos recopilados fueron obtenidos en publicaciones de carácter taxonómico. Los datos sobre la presencia/ausencia y características de los *signa* aparecieron en la literatura consultada con mayor frecuencia a partir de los años 70's. Por ejemplo, de la revista *Journal of the Lepidopterist's Society* se revisaron ejemplares a partir del año 1947 pero se obtuvieron artículos con información de genitales femeninos solo a partir del año 1973. Una hipótesis para explicar este patrón es que anteriormente a estos años en las descripciones taxonómicas raramente se incluían los genitales femeninos, tal vez porque no se consideraba que tuvieran valor taxonómico. Esto contrasta con el uso de los genitales masculinos en los trabajos taxonómicos, donde comúnmente son descritos y utilizados como caracteres diagnósticos al nivel de especie.

El objetivo principal de este trabajo fue evaluar la hipótesis de que la coevolución sexual (por selección sexual antagonista y/o elección post-cópula de pareja) es la responsable de la evolución de los *signa* en las hembras de Lepidoptera. De acuerdo con esta hipótesis, los *signa* evolucionaron en las hembras en respuesta a la manipulación masculina que ejercen los machos, mediante la evolución de espermatozoides difíciles de degradar, con el fin de prolongar los intervalos entre apareamientos (Cordero, manuscrito no publicado); esto dio origen a un proceso de coevolución entre los sexos, que pudo ser resultado de la selección sexual antagonista (evolución de adaptaciones y contra-adaptaciones entre los sexos por el control de la frecuencia de apareamiento de las hembras) y/o la elección femenina poscopulatoria (evolución en las hembras de un mecanismo para seleccionar a los machos con mejores habilidades para "manipular" a las hembras, lo cual ejerce selección en los machos para mejorar estas habilidades). De esta hipótesis se derivan una serie de predicciones, tres de las cuales se pusieron a prueba en este trabajo. En términos generales, se encontró evidencia a favor de todas ellas. A continuación se discute la evidencia que apoya cada una de las predicciones.

La primer predicción es que, debido a que la poliandria es el patrón de apareamiento más común en los Lepidoptera (Drummond, 1984; Eberhard, 1985; Arnqvist y Nilsson, 2000) y a que, este patrón genera presiones selectivas que favorecen la evolución de espermatóforos difíciles de degradar (Drummond, 1984), se espera encontrar un mayor número de taxa con *signa* que sin ellos. Los resultados de la revisión de la literatura apoyan esta predicción pues se encontró que 68.2% del total de las especies presentan *signa*, y este porcentaje se podría incrementar a 71.6% si se incluyen especies que presentan estructuras que, aunque no se les llama *signa*, tienen características que sugieren que podrían tener una función similar. Es poco probable que estos resultados estén sesgados filogenéticamente y no sean representativos de lo que ocurre en el Orden, ya que las especies con *signa* están distribuidas en el 72.3% de los 303 géneros y el 86.9% de las 37 familias para las que se encontró información.

La segunda predicción es que, dado que la coevolución sexual promueve la divergencia en los caracteres sujetos a selección sexual (Eberhard, 1996; Holland y Rice, 1998; Chapman *et al.*, 2003), se espera que los *signa* muestren mucha divergencia morfológica al comparar diferentes taxa. Esta predicción se puso a prueba de dos maneras: en la primera se evaluó la divergencia de los *signa* en distintos grupos taxonómicos en términos de su presencia o ausencia, mientras que en la segunda se evaluó la divergencia en las características de los *signa* (forma, tamaño, ubicación dentro del *corpus bursae* y número) en grupos que los poseen. Ambos análisis brindaron apoyo a la predicción. La mayor proporción de la incertidumbre en la distribución de la presencia/ausencia de los *signa* se explica sobre todo por diferencias entre los géneros y, en promedio, en el 60% de los trabajos examinados es posible distinguir a más de la mitad de las especies de un mismo género (o géneros cercanos) por las características de sus *signa*. Resulta curioso que, a pesar de que los *signa* parecen ser de utilidad taxonómica para distinguir especies, tradicionalmente los taxónomos de Lepidoptera se han basado en caracteres externos y de genitales masculinos para separar especies cercanas. De hecho, en la mayoría de los 37 artículos analizados, los autores no mencionan explícitamente que los *signa* tengan valor taxonómico, aunque en unos pocos los *signa* fueron utilizados, en combinación con otras características, para distinguir entre especies del mismo género (Chang, 1963; Coutsis, 1983; Solis y Styer, 2003).

La tercera predicción es que en las especies poliándricas la probabilidad de poseer *signa* deberá ser mayor que en las especies monándricas. Esta predicción deriva tanto de la hipótesis de la coevolución sexual mediante conflicto sexual, debido a que la poliandria incrementa los

conflictos de intereses sobre la tasa de apareamiento de las hembras (Holland y Rice, 1998; Rice, 2000), como de la hipótesis de la elección femenina, ya que los *signa* son considerados un instrumento para la elección femenina post-cópula y esta última requiere que las hembras sean, al menos potencialmente, poliándricas (Cordero, manuscrito no publicado). Los resultados mostraron la asociación esperada de acuerdo a la tercera predicción entre la presencia/ausencia de los *signa* y con el patrón de apareamiento femenino: existe una tendencia estadísticamente significativa a que los géneros monándricos carezcan de *signa* y los géneros poliándricos los presenten. Obviamente esta asociación debe tomarse con reservas ya que no revela la relación causa-efecto que podría existir entre la presencia/ausencia de los *signa* y el patrón de apareamiento femenino. Se podría tener evidencia de esta relación causa-efecto si se contará con información filogenético que permitiera evaluar la secuencia temporal en que han aparecido las características. La hipótesis de la coevolución sexual predice la secuencia evolutiva: poliandria → espermátóforos más difíciles de digerir → *signa*: una secuencia diferente podría considerarse evidencia en contra de la hipótesis. Desgraciadamente no contamos con una hipótesis filogenético que nos permita evaluar esta predicción. Sin embargo, los datos de Matsumoto y Suzuki (1995) sugieren que la coevolución ha estado implicada en la evolución de estas características, ya que parece existir una relación cuantitativa entre el grado de poliandria, el grosor de la cubierta del espermátóforo y el tamaño de los *signa*, la cual se esperaría si han ocurrido varios “ciclos de coevolución” en algunos grupos.

Los datos de este trabajo no permiten evaluar la importancia relativa de los distintos tipos de presiones de selección que podrían generar la coevolución sexual (conflicto sexual y elección femenina) en el caso de los *signa*. Se piensa que la única manera de evaluar esto es realizando estudios donde se manipulen experimentalmente las características masculinas y femeninas involucradas en la coevolución sexual, con el fin de determinar si los *signa* sirven únicamente para disminuir los costos que imponen las características masculinas (dificultad para digerir los espermátóforos) a las hembras, como predice la selección por conflicto sexual, o si les brindan beneficios indirectos a través del incremento en la habilidad de sus hijos para manipular la duración del periodo refractario de las hembras con las que se aparean, como predice la hipótesis de la elección femenina (Cordero y Eberhard, 2003; Kokko *et al.*, 2003).

Conclusiones

Las tres predicciones de la hipótesis sobre el origen de los *signa* como resultado de la coevolución sexual puestas a prueba se vieron apoyadas por los datos comparativos:

1. Existe un mayor número de taxa con *signa* que sin *signa*.
2. Se encontró evidencia de que los *signa* evolucionan divergentemente, tanto al analizar la distribución taxonómica de su presencia/ausencia, como al evaluar su utilidad para distinguir entre especies cercanas.
3. Se encontró evidencia de una asociación entre la poliandria y la presencia *signa*.
4. Los resultados de este trabajo no permiten evaluar la importancia relativa del conflicto sexual y la elección femenina en el proceso de coevolución responsable de la evolución de los *signa*.

Bibliografía:

- Arnqvist G. 1998. Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. *Nature*. 393: 784-786.
- Arnqvist G. y Nilsson T. 2000. The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Animal Behaviour* 60: 145-164.
- Birkhead T. R. y Møller AP (eds.) 1998. *Sperm Competition and Sexual Selection*. Academic Press, New York.
- Brown K.S. 1981. The biology of *Heliconius* and related genera. *Annual Review of Entomology* 26: 427-456.
- Brower A.V. Z. y Egan M. G. 1997. Cladistic analysis of *Heliconius* butterflies and relatives (Nymphalidae: Heliconiini) a revised phylogenetic position for *Eueides* based on sequences from mtDNA and nuclear gene. *Proceedings of the Royal Entomological Society, London B*. 264: 969-977.
- Burns J. M. 1968. Mating frequency in natural populations of skippers and butterflies as determined by spermatophore counts. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 61: 851-859.
- Chang V. C. S. 1963. Quantitative analysis of certain wing and genitalia characters of *Pieris* in Western North America. *Journal of Research on the Lepidoptera*. 2: 97-125.
- Chapman T. Arnqvist G., Banghan J. y Rowe L. 2003. Sexual conflict. *TRENDS in Ecology and Evolution*. 18: 41-47.
- Clench H. K. 1964. A new species of Riodinidae from Mexico. *Journal of Research on the Lepidoptera*. 3: 73-80.
- Clench H. K. 1981. New *Callophrys* (Lycaenidae) from north and middle America. *Bulletin of Allyn Museum*. Num. 64 (20 Octubre): 1-31.
- Cordero C. 2000. Is spermatophore number a good measure of mating frequency in female *Callophrys xami* (Lycaenidae)? *Journal of the Lepidopterists' Society* 53: 170-171.
- Cordero C. y Eberhard W. G. 2003. Female choice of sexually antagonistic male adaptations: a critical review of some current research. *Journal of Evolution Biology* 16: 1-6.
- Coutsis J. G. 1983. Description of the female genitalia of *Hipparchia fagi* Scopoli, *Hipparchia semele* Linnaeus (Satyridae) and their related taxa. *Journal of the Research on the Lepidoptera*. 22: 161-203.

Cunningham E. J. A. y Birkhead T. R. 1998. Sex roles and sexual selection. *Animal Behaviour*, 56: 1311-1321.

Darwin C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. Londres. John Murray.

Drummond BA III 1984. Multiple mating and sperm competition in the Lepidoptera. En: Smith RL ed. Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Academic Press. Orlando, 291-371.

Eberhard W. G. 1985. *Sexual Selection and Animal Genitalia*. Harvard Univ. Press, Harvard.

Eberhard W. G. 1996. Female control: sexual selection by cryptic female choice. Princeton Univ. Press. Princeton, NJ.

Ferro D. N. y Akre R. D. 1975. Reproductive morphology and mechanics of mating of Codling moth, *Laspeyresia pomonella*. *Annals of the Entomological Society of America*. 68: 417-424.

Gage M. J. G., 1994. Associations between body size, mating pattern, testis size and sperm lengths across butterflies. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 269: 2309-2316.

Hinton, H. E. 1964. Sperm transfer in insects and the evolution of haemocelic insemination. Pages 95-107 En: K. C. Highnam, ed. *Insect Reproduction*. Symposium of the Royal Entomological Society of London, London.

He Y. y Tsubaki Y 1991. Effects of spermatophore size on female remating in the Armyworm, *Pseudaletia separata*, with reference to larval crowding. *Journal of Entomology*. 9: 47-50.

Holland. B. y Rice, W. R. 1998. Chase-away selection: antagonistic seduction vs. resistance. *Evolution*. 52: 1-7.

Johnson K. y Balgo G. 1977. Studies in the Lycaeninae (Lycaenidae) 2. Taxonomic and evolution of nearctic *Lycaena rubidus complex*, with description of a new species. *Bulletin of the Allyn Museum*. Num. 43 (10 Mayo).

Kokko H., Brooks R., Jennions M. D. y Morley J. 2003. The evolution of mate choice and mating biases. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*. 270: 653-664.

Matsumoto, K. y Suzuki, N. 1995. The nature of mating plugs and the probability of reinsemination in Japanese Papilionidae. pp.145-154 En: J. M. Scriber, Y. Tsubaki, y R. C. Lederhause, eds. *Swallowtail Butterflies: Their Ecology and Evolutionary Biology*. Scientific Publishers. Gainesville.

Nakanishi Y., Watanabe M. y Ito T. 2000. Differences in lifetime reproductive output and mating frequency of two female morphos of the sulfur butterfly, *Colias erate* (Lepidoptera: Pieridae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 35: 1-8.

- Penz C. M. 1999. Higher level phylogeny for the passion-vine butterflies (Nymphalidae: Heliconiinae) based on early stage and adult morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 127: 277-344.
- Powell J. A. 2003. Lepidoptera (Moths, Butterflies). pp. 631-663 *En* V. H. Vincent y R. T. Cardé, eds. *Encyclopedia of Insects*. Academic Press.
- Rice W. R. 2000. Dangerous Liaisons. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 97: 12953-12955.
- Robbins R. K. 1986. Why *Pieris rapae* is a Better Name than *Artogeia rapae* (Pieridae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 40: 79-92.
- Rogers, S. H. y Wells, H. 1984. The structure and function of the bursa copulatrix of the monarch butterfly (*Danaus plexippus*). *Journal of Morphology*. 180: 213-221.
- Rubinoff D. y Powell J. A. 1999. Description of *Diedra*, new genus (Lepidoptera: Tortricidae: Tortricinae: Archipini), and three new species, based on phylogenetic analysis. *Annals of the Entomological Society of America*. 92: 473-478.
- Rutowski R. L. 1997. Sexual dimorphism, mating systems and ecology in butterflies. pp. 257-272. *En*: Choe J. C. y Crespi B. J. eds. *Mating systems in insects and arachnids*. Cambridge University Press.
- Scoble M. J. 1992. *The Lepidoptera from. Function and Diversity*. Oxford University Press. USA.
- Scott J. A. 1972. Mating of butterflies. *Journal of Research on the Lepidoptera*. 11: 99-127.
- Smith R. L. (comp.) 1984. *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. Academic Press, San Diego.
- Solis M. A. y Styer L. 2003. Revision and phylogenetic analysis of *Accinctapubes* Solis (Pylalidae: Epipaschiinae) with a larval description of an avocado-feeding species. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 57: 121-136.
- Steinhauser S. R. 1981. A revision of the Proteus group of the genus *Urbanus* Hubnei (Lepidoptera: Hesperiiidae). *Bulletin of the Allyn Museum* Num. 62 (4 Septiembre).
- Sugawara, T. 1979. Stretch reception in the bursa copulatrix of the butterfly *Pieris rapae* crucivora, and its role in behaviors. *Journal of Comparative Physiology A*. 130: 191-199.
- Svärd L. y WiKlund C. 1989. Mass and production rate of ejaculates in relation to monandry/polyandry in butterflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 24: 395-402.

- Torres-Vila L. M., Stockel J. y Rodriguez-Molina M. C. 1997. Physiological factors regulating polyandry in *Lobesia botrana*. (Lepidoptera: Tortricidae). *Physiological Entomology*. 22: 387-393.
- Tregenza T. y Wedell N. 2002. Polyandrous females avoid costs of inbreeding. *Nature*. 415: 71-73.
- Tschudi-Rein, K. y Benz, G. 1990. Mechanisms of sperm transfer in female *Pieris brassicae*. *Annals of the Entomological Society of America*. 83: 1158-1164.
- Vahed K. 1998. The function of nuptial feeding in insecta: a review of empirical studies. *Biol. Rev.* 73: 43-78.
- Wedell N. 2001. Female remating in butterflies; interaction between female genotype and nonfertile sperm. *Journal of Evolutionary Biology*. 14: 746-754.
- Wedell N. y Cook P. A. 1999. Butterflies tailor their ejaculate in response to sperm competition risk and intensity. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 266: 1033-1039.
- Wedell N., Wiklund C. y Cook P. A. 2002. Monandry and polyandry as alternative lifestyles in butterfly. *Behavioral Ecology*. 13: 450-455.

Apéndice

Adamski D. 1989. A new neotropical Anoncia species (Cosmopterigidae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 43: 93-101

Austin G. T. 2000. Hesperidae of Rondônia, Brazil: *Antigonus* genus group (Pyrginae), with taxonomic comments and descriptions of new species from Brazil and Guatemala. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 54:1-28.

Austin G. T. y Johnson K. 1995. Theclinae of Rondônia, Brazil: *Arcus* with description of three new species (Lepidoptera: Lycaenidae). *Tropical Lepidoptera*. 6: 31-39.

* Austin G. T. y Johnson K. 1996. The clinae of Rondônia, Brazil *Iaspis* Kaye, taxonomic comments and descriptions of new species (Lepidoptera: Lycaenidae). *Tropical Lepidoptera*. 7: 45-59.

Baldizzone G. 1995. Contribuzioni alla conoscenza dei Coleophoridae LXXXIV. I Coleophoridae Raccolti in Marocco dalla spedizione della Zoologisk Museum di Copenaghen (Lepidoptera: Coleophoridae). *SHILAP Revta. Lepid.* 23: 107-121.

Baldizzone G. 1996. Contribuzioni alla conoscenza dei Coleophoridae. LXXXVI. I Coleophoridae di Cipro (Lepidoptera: Coleophoridae). *SHILAP Revta. Lepid.* 24: 359-367.

* Baldizzone G. 1997. Contribuzioni alla conoscenza dei Coleophoridae LXXXVII. Coleophoridae nuovi o poco conosciuti dell' Africa Settentrionale (Lepidoptera: Coleophoridae). *SHILAP Revta. Lepid.* 25: 214-257.

Baldizzone G. 1998. Contribuzioni alla conoscenza dei Coleophoridae. LXXXVIII. Nuove specie di Coleophoridae della Spagna (Lepidoptera: Coleophoridae). *SHILAP Revta. Lepid.* 26: 45-66.

Baldizzone G. 2001. Contribuzioni alla conoscenza dei Coleophoridae. XCV. Nuove sspecie di Coleophoridae della collezione Klimesch (Lepidoptera: Coleophoridae). *SHILAP Revta. Lepid.* 29: 131-144.

Baldizzone G. 2002. *Coleophora cirsietta* Baldizzane & Tabell.sp. n. and *C. ardesicola* Baldizzone 6 Tabell. sp. N., two new Coleophoridae from Turkey (Lepidoptera: Coleophoridae). *SHILAP Revta. Lepid.* 30: 77-86.

* Baldizzone G. y Vander Wolf H. W. 1999. New and little known species of Coleophoridae form Spain (Lepidoptera: Coleophoridae). *SHILAP Revta. Lepid.* 27: 19-37.

Baldizzone G. y Vander Wolf H. W. 2000. Corrections of and additions to the checklist of European Coleophoridae (Lepidoptera: Coleophoridae). *SHILAP Revta. Lepid.* 28: 395-428.

* Baldizzone G. y Tabell J. 2002. *Coleophora obscenella* Herrich-Schäffer, 1855. *C. virgaureas* Stainton, 1857 y *C. cinerea* Tol.1953. Three distinct species (Lepidoptera: Coleophoridae). *SHILAP Revta. Lepid.* 30:15-26.

Bassi G. 1999. Contributo allo studio delle Crambinae X. Nuove specie Africane (Lepidoptera: Pyraloidea: Crambinae). *SHILAP Revta. Lepid.* 27: 57-67.

Beutelspacher B. C. R. 1991. Contribución al estudio de los árcetidos mexicanos IV. El género *Arachnis* Söller, 1837. (Lepidoptera: Aretidae). *SHILAP Revta. Lepid.* 19: 113-127.

Blanchard A. 1973. A new species of the genus *Glenoides* McDunnough (Geometridae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 27:141-143.

Blanchard A. 1973. Two species of Phycitinae from Texas, with description of two new genera (Pyralidae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 27: 219-225.

Blanchard A. 1975. A new Phycitine genus and species (Pyraloidea). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 29: 95-97.

Blanchard A. 1975. A new Schoenobine genus and species (Pyraloidea). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 29: 98-101.

Blanchard A. 1975. *Rostrolaetilia* a new north American genus of the subfamily Phycitinae, with description of seven new species. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 29: 131-150.

Blanchard A. 1976. A New Species of the genus *Bertelia* B and McD (Pyralidae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 30(3): 211-213.

- Blanchard A. 1976. Two New Species of Phycitine Moths with description of a New Genus (Pyralidae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 30: 284-288.
- Blanchard A. 1978. The status of *Ollia parvella* Dyar: Redescription of in a News Genus (Pyralidae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 32:103-106.
- Blanchard A. 1979. Five new species of the tribu Eucosmini (Tortricidae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 33: 209-215.
- Blanchard A. 1980. A New Species of the Genus *Peoria* Ragonot (Pyralidae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 34: 338-339.
- Blanchard A. y Knudson E. 1981. A new species of *Ozania* Ragonot (Pyralidae) from Texas. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 35: 233-235.
- Blanchard A. y Knudson E. 1981. Two new species of the tribu Eucosmini (Tortricidae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 35: 169-172.
- Blanchard A. y Knudson E. 1981. Two new species of *Eucosmia* Hübner (Tortricidae) from Texas. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 35:173-178.
- Blanchard A. y Knudson E. 1983. Two new species of the tribu Eucosmini (Tortricidae) closely related to *Phaneta granulata* (Kearfott). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 37: 140-145.
- Bland K. P. 1980. Nigerian Gracillariidae. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 34: 25-35.
- Brown K. S. 1981. The biology of *Heliconius* and related genera. *Annual Review of Entomology*. 26: 427-456.
- * Brown J. K. S. 1973. The heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part V. three new species from Mato Grosso and Rondônia. *Bulletin of the Allyn Museum*. 13: 1-19.
- Brown J. W. 1998. A new genus of tortricid moths from Chile and Argentina related to *Vartifula razowski* (Lepidoptera: Tortricidae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 52: 335-337.
- Brown J. W. 1998. A new species of *Pseudocomotis* from Costa Rica, including the first reported female of the genus (Lepidoptera: Tortricidae: Chlidonotinae). *Tropical Lepidoptera*. 9: 55-57.
- * Brown J. W. y Cramer A. 1999. Five new species of *Argyrotaenia* (Tortricidae: Archipini) from Mexico and the southwestern U.S. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 53: 114-125.
- Brown J. W. y Adamski D. 2002. One new species and one combination in *Netechma Razowski* (Lepidoptera: Tortricidae: Euliini). *Journal of New York Entomology Society*. 110: 247-254.
- Brown J. W. y Nishida K. 2003. First record of larval endophagy in euliini (Tortricidae): a new species of *Seticosta* from Costa Rica. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 57:113-120.
- * Brown R. L. 1986. Resurrection of *Catastega* Clemens and Revision of the *Epinotia vertumnana* (Zeller) species-group (Tortricidae: Olethreutinae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 40: 327-346.
- Brown R. M. 1986. A new genus and species from the Southwestern United States (Noctuidae: Acontiinae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 25.
- Buckett S. J. 1965. Rediscovery and redescription of the moth *Lithophane vanduzeei* (Barnes), with notes on the type locality (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 4: 281-286.
- Buckett S. J. 1966. Description of new species of *Nyctomiges* from California with notes and illustrations (Lepidoptera: Noctuidae: Hadeninae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 6: 23-30.
- Buckett S. J. 1967. A new species of Army worm Belonging to the genus *Faronta* Smith from the Western United States (Noctuidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 6: 268- 274.
- Buckett S. J. 1972. A New species of *Nephelodes* Guence from the great basin area of northeastern California (Noctuidae: Hadeninae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 11: 260-268.

- Buckett S. J. y W. R. Bauer. 1966. A new species of *Oncocnemis* from the western United States (Noctuidae: Cucullinae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 5: 197-208.
- Buckett S. J. y W. R. Bauer. 1966. A new species of *Polia* Ochsenheimer. *Journal of Research on the Lepidoptera*. 5: 221-228.
- Callaghan C. J. 1979. A new genus and a new subspecies of Riodinidae from southern Brazil. *Bulletin of the Allyn Museum*. 53.
- Callaghan C. J. 1982. A new genus of Riodinid butterflies. *Bulletin of the Allyn Museum*. 78:1-7.
- Callaghan C. J. 1988. A preliminary revision of the genus *Nymphidium* (Riodinidae) III: The omois group. *Bulletin of the Allyn Museum*. 119: 1-6.
- Callaghan C. J. 1995. A review of the genus *Panara* Doubleday, 1847 (Riodinidae) in southeast Brazil, with a description of two new sp. *Journal of Research on the Lepidoptera*. 34:21-38.
- * Callaghan C. J. 2000. The genus *Hypophylla* Boisduval, 1836 (Riodinidae) with descriptions of new taxa. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 54: 119-130.
- Clench H. K. 1964. A new species of Riodinidae from Mexico. *Journal of Research on the Lepidoptera*. 3: 73-80.
- * Clench H. K. 1981. New *Callophrys* (Lycaenidae) from north and middle America. *Bulletin of Allyn Museum*. 64:1-31.
- Cordero R. J., Brown R. L., y Pitre H. N. 1999. Description of life stages and distribution of *Metapopneumata rogenhoferi* (Lepidoptera: Noctuidae). *Tropical Lepidoptera*. 10: 59-67.
- Coutsis J. G. 1983. Description of the female genitalia of *Hipparchia fagi* Scopoli, *Hipparchia semele* Linnaeus (Satyridae) and their related taxa. *Journal of Research on the Lepidoptera*. 22: 161-203.
- * Coutsis J. G. 1986. Male and Female Genitalia of *Phoebis editha* (Butler): How they differ from Hispaniolan *P. semele* (Linnaeus) (Pieridae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 40: 97-106.
- Covell C. V., Irving L., Finklestein y Abner A. Towers. 1984. A new species of *Narraga* Walker (Geometridae, Ennominae) from Georgia, with biological notes. *Journal of Research on the Lepidoptera*. 23: 161-168.
- Crabo L. 1995. A revision of *Mesogona* Boisduval (Lepidoptera:Noctuidae) for North America with descriptions of two new species. *Journal of Research on the Lepidoptera*. 34:88-98.
- Crabo L. y Lafontaine J. D. 1997. A revision of the *Cerastis cornuta* group of the genus *Cerastis* subgenus *Metalepsis* (Noctuidae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 51: 237-248.
- * Chang V. C. S. 1963. Quantitative analysis of certain wing and genitalia characters of *Pieris* in Western North America. *Journal of Research on the Lepidoptera*. 2: 97-125.
- Choi Sei-Woong. 1999. Taxonomic review of a new genus, *Diatheragen*. N., from Southeast Asia (Lepidoptera, Geometridae: Larentiinae). *Journal of Natural History*. 33: 1039-1048.
- Dale W. J. 1986. Neotropical Nymphalidae. V. Revision of Epiphle. *Bulletin of the Allyn Museum*. 101:1-70.
- Davis D. R. 1984. A New Acanthopteroctetes from the Northwestern United States. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 38: 47-51.
- Davis D. R. 1999. Brachygynaincae, a new genus and species of Psychid from Peru with atypical larval biology (Lepidoptera Psychidae). *Tropical Lepidoptera*. 10: 51-58.
- De Laever E. 1984. Espèce à Rechercher en Espagne: *Aylocampa mustapha* Piker & Robes. *SHILAP Revista Lepid.* 12: 35.
- Du Y. 2002. A taxonomic Study on the Genus *Ceroprepes* Zeller, 1867 from the China. (Lepidoptera: Pyralidae, Phycitinae) *SHILAP. Revista Lepit.* 30: 113-118.
- Ferguson D. C. 1983. A new genus and new species of Geometridae moth from Texas. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 37: 24-28.

- Ferguson D. C. 1987. *Xanthorhoe clarkeata* (Geometridae) a new species and possible endemic of the Queen Charlotte Islands, British Columbian. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 41: 98-103.
- Ferguson D. C. 1988. New species and new nomenclature in the American Acronictin (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 26: 201-218.
- Ferguson D. C. 1991. First record of the genus *Acrapex* from the new world, with description of a new species from the Carolina and Virginia (Noctuidae: Amphipyriinae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 45: 209-214.
- Ferguson D. C. 1993. A revision of the species of *Nematocampa* (Geometridae: Ennomina) occurring in the U.S. and Canada. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 47: 60-77.
- Ferris C. D. 1991. Appearance of the "heathii" Aberration and genitalic variation in a *Mitoura* population from Oregon (Lycenidae: Theclinae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 30: 113-120.
- Ferro D. N. y Akre R. D. 1975. Reproductive Morphology and Mechanics of Mating of the Codling Moth, *Laspeyresia pomonella*. *Annals of the Entomological Society of America*. 68: 417-424.
- Freeman T. N. 1966. A New species of *Nepticula* on Bur Oak in Ontario (Nepticulidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 6: 19-21.
- Friedlander T. P. 1985. A new squash borer from México (Lepidoptera: Sesiidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 24: 277-288.
- Friedlander T. P. 1987. Taxonomy, phylogeny and biogeography of *Asterocampa* Röber 1916 (Lepidoptera, Nymphalidae, Apaturinae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 2: 215-338.
- Gall L. F. 1976. *Satyrium boreale* (Lycenidae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 30: 214-218.
- * Gaskin D. E. 1986. Genus *Diptychophord* Zeller and Related New Genus *Steneromene* from the Neotropical Region (Pyrilidae: Crambinae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 40: 107-123.
- Gaskin D. E. 1986. New genera for the neotropical "pareromene" species (Pyrilidae: Crambinae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 40: 271-288.
- Gates C. J. F. 1978. A lost and Misplaced Taxon (Lepidoptera: Tortricidae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 32: 251-255.
- Gates C. J. F. 1981 (82). A new Genus and two new species of Oecophoridae from Colombia (Lepidoptera). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 20: 46-49.
- Gates C. J. F. 1983. A new species of *Eomichla* from Costa Rica (Oecophoridae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 37: 155-159.
- Gates C. J. F. 1989. A new species of *Argyrotaenia* from Arizona (Lepidoptera: Tortricidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 28: 97-99.
- Gielis C. 1992. Neotropical Pterophoridae 8: The genus *Adaina* Futt. 1905. (Lepidoptera Pterophoridae). *SHILAP Revista Lepid.* 20: 373-404.
- * Gielis C. 1995. Neotropical Pterophoridae 11: The genus *Stenoptilia* Hübner [1825] (Lepidoptera: Pterophoridae). *SHILAP Revista Lepid.* 23: 141-152.
- * Gielis C. 1996. Neotropical Pterophoridae 12: new species (Lepidoptera: Pterophoridae). *SHILAP Revista Lepid.* 24: 81-110.
- Gielis C. 1999. Neotropical Pterophoridae 16: New Pterophoridae from Costa Rica. *SHILAP Revista Lepid.* 27: 305-317.
- * Gozmany L. 2002. Some Lecithocerid species from Morocco and the middle east (Lepidoptera-Lecithoceridae). *SHILAP Revista Lepid.* 30:33-38.
- * Hall J. P. y Harvey D. J. 1998. A new genus of Riodinid, with a new species from Panama (Lepidoptera: Riodinidae: Nymphidiini). *Tropical Lepidoptera*. 9: 36-41.

- * Hall J. P. W. 2000. Two new genera in the neotropical riodonid tribe Nymphidiini (Riodonidae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 54: 41-46.
- Hall J. P. y Harvey D. J. 2001. Phylogenetic Revision of the *Charis gynaea* Group (Lepidoptera: Riodonidae) with Comments on Historical Relationships Among Neotropical Areas of Endemism. *Annals of Entomological Society of America*. 94: 631-647.
- * Hall J. P. y Harvey D. J. 2002. A Phylogenetic Review of *Charis* and *Calephelis* (Lepidoptera: Riodonidae). *Entomological Society of America*. (Systematics). 95: 407-421.
- Heath-Ogden T. y Parra L. E. 2001. Taxonomy and biology of the a new Oecophoridae (Lepidoptera) from central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*. 74: 533-538.
- Heitzman R. L. y Enns W. R. 1977. Descriptions of a new species of *Eupithecia* and the male of *E. cocoata* Pearsall (Geometridae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 16: 75-82.
- Heppner J. B. 1980. A new *Tortyra* from Cocos Island, Costa Rica (Lepidoptera: Choreutidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 19: 196-198.
- Heppner J. B. 1980. A new *Parochromolopis* (Epermeniidae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 34: 48-50.
- Heppner J. B. 1984. Revision of the Oriental and Nearctic Genus *Ellabella* (Lepidoptera: Copromorphidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 23: 50-73.
- Heppner J. B. 1990. New Epermeniidae from Taiwan (Lepidoptera: Copromorphidae). *Tropical Lepidoptera*. 1: 59-61.
- Heppner J. B. 1991. A new Florida *Chrysendenton* moth (Lepidoptera: Pyralidae: Nymphulinae). *Tropical Lepidoptera*. 2: 119-121.
- Heppner J. B. 1991. A new Florida *Ethmia* moth (Lepidoptera: Oecophoridae). *Tropical Lepidoptera*. 2: 69-72.
- * Heppner J. B. 1991. *Hemerophila* Metalmark moths of Florida (Lepidoptera: Choreutidae). *Tropical Lepidoptera*. 2: 79-85.
- Heppner J. B. 1991. *Tortyra* Metalmark moths of Florida (Lepidoptera: Choreutidae). *Tropical Lepidoptera*. 2: 73-78.
- Heppner J. B. 1997. New *Diploschizia* Sedge moths from Florida (Lepidoptera: Glyphipterigidae). *Holarctic Lepidoptera*. 4: 70-72.
- Heppner J. B. 1997. New *Glyphipterixsedge* moths from the Southeastern United States (Lepidoptera: Glyphipterigidae). *Holarctic Lepidoptera*. 4: 67-69.
- Heppner J. B. y Landry B. 1994. A new Sun moth from Galapagos Islands (Lepidoptera: Heliodinidae). *Tropical Lepidoptera*. 5: 126-128.
- Heppner J. B. y Landry B. 1994. A new *Tebenna* species from the Galapagos Islands (Lepidoptera: Choreutidae). *Tropical Lepidoptera*. 5: 123-125.
- Hill R., Penz C. M. y DeVries P. J. 2002. Phylogenetic analysis and review of *Panacea* and *Batesia* Butterflies (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 56: 199-215.
- Hodges R. W. 1978. Two new pine-feeding species of *Coleotechnites* (Gelechiidae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 32: 118-122.
- Hogue L. C. 1965. A new species of *Basilodes* from the Southwestern United States (Noctuidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 4: 275-280.
- Honey M. R. & Wojtusik J. 1994. A new species of *Apospasta* sensu lato from Sao Tomé (Lepidoptera: Noctuidae: Hadeninae). *Tropical Lepidoptera*. 5: 105-107.
- Hsu Yu-Feng & Johnson K. 1998. A new species of *Zinaspia* from China (Lepidoptera: Lycaenidae: Theclinae). *Holarctic Lepidoptera*. 5: 39-42.

- Huemer P., Karsholt O. y Sauter W. 1996. The genus *Epiparasia* Pebel, 1914 in Spain (Lepidoptera: Gelechiidae). *SHILAP Revista Lepid.* 24: 341-345.
- Hull M. 1995. *Deltophora gielisia* Hull, sp. Nova from Southern Spain (Lepidoptera: Gelechiidae). *SHILAP Revista Lepid.* 23: 241-245.
- * Iruegas R., Gomez B., Cruz-Lopez L., Malo E. A. y Rojas J. C. 2002. A new record of a moth attacking Sapodilla, with descriptions of female genitalia and the last instar larva. *Florida Entomologist*. 85: 394-397.
- Jenkins D. W. 1987. Neotropical Nymphalidae VI. Revision of *Asterope* (= *Callithea* auct.). *Bulletin of the Allyn Museum*. 114: 1-66.
- Jenkins D. W. 1989. Neotropical Nymphalidae. VII. Revision of *Nessaea*. *Bulletin of the Allyn Museum*. 125: 1-37.
- * Johnson K. 1976. Three new Neartic species of *Callophrys* (Mitura) with a diagnostics of all nearctic consubgenera (Lepidoptera: Lycaenidae). *Bulletin of the Allyn Museum*. 38.
- Johnson K. 1986. A new species of *Timolus* (Lycaenidae) with notes on the *Euptychia westwoodi* (Satyridae) mimicry complex. *Bulletin of the Allyn Museum*. 106: 1-11.
- Johnson K. y Balgo G. 1977. Studies in the Lycaeninae (Lycaenidae) 2. Taxonomic and evolution of nearctic *Lycaena rubidus* complex, with description of a new species. *Bulletin of the Allyn Museum*. 43.
- * Johnson K., Eisele R. C. y MacPherson B. 1988. The "hairstreak butterflies" (Lycaenidae: Theclinae) of Northwestern Argentina I. Introduction. *Calycopis*, *Calystrima*, *Tergissima*, and *Femniterra*. *Bulletin of the Allyn Museum*. 123.
- * Johnson K., Eisele R. C. y MacPherson B. 1990. The "Hairstreak butterflies" (Lycaenidae: Theclinae) of Northwestern Argentina II. *Strymon sensu stricto*. *Bulletin of the Allyn Museum*. 130: 1-77.
- Johnson K., MacPherson B. y Ingraham J. 1986. A new genus and species of Eumaeini (Theclinae) from western Argentina (Lepidoptera: Lycaenidae). *Bulletin of the Allyn Museum*. 102: 1-7
- * Johnson K., Quinter E. L. y Matusik D. 1986. A new species of *Calisto* from Hispaniola with a review of female genitalia of Hispaniola congeners (Satyridae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 25: 73-82.
- Kawahara A. Y. 2003. Rediscovery of *Libythea collenettei* Poulton & Riley (Nymphalidae: Libytheinae) in the Marquesas, and a description of the male. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 57: 81-85.
- King, G. E. Contribución al conocimiento del género *Phyllonorycter insignitella* (Zeller, 1846), especie nueva para la fauna de España (Lepidoptera: Gracillariidae, Lithocolletinae). *SHILAP Revista Lepid.* 30:119-122.
- Knudson, E. C. 1986. New species of *Olethreutinae* moths (Tortricidae) from Texas and Louisiana. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 40: 322-326.
- * Koster J.C. y Harrison T. 1997. Identity of *Mompha sexstrigella* (Braun), with two new nearctic species (Lepidoptera: Momphidae). *Holarctic Lepidoptera*. 4: 19-23.
- Landry B. 2001. A new Agonoxenine moth from the Galápagos Islands (Gelechioidea: Elachistidae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 52: 59-62.
- Lemaire C. 1988. Trec new species of *Paradirphia* (Saturniidae: Hemileucinae) from México and Central America with notes on the immature stages. *Journal of Research on the Lepidoptera*. 27: 197-212.
- Lemaire C., Tangerini N. y Mielke H. H. 1999. A new genus of Ceratopampinae from Brazil (Lepidoptera: Saturniidae). *Tropical Lepidoptera*. 10: 31-33.
- Leuschner H. R. 1965. California Coastal *Eupithecia*s with description of new species (Geometridae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 4: 191-197.
- * Li H. y Zheng Z. 1996. A systematic study on the genus *Dichomeris* Hübner, 1818 from China. (Lepidoptera: Gelechiidae). *SHILAP Revista Lepid.* 24: 229-273.

- Li H. y Zheng Z. M. 1998. A systematic study on the genus *Dendrophila* Ponomarenko, 1993 from China (Lepidoptera: Gelechiidae). *SHILAP Revta. Lepid.* 26:101-111.
- Lödl M. 1995. A new *Hypena* deltoid moth from Zaire (Lepidoptera: Noctuidae: Hypeninae). *Tropical Lepidoptera*. 6: 53-54.
- Maes K. V. N. 2002. Revision of the genus *Adelpherupa* Hampson (Lepidoptera:Pyraloidea. Crambidae. Schoenobiinae) with the description of five new species. *Journal of Natural History*. 36:1707-1724.
- Mattoni H.T. 1977. The Scolitantidini I: Two new genera and a generic rearrangement. (Lycanidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 16: 223-242.
- McAlpine W. S. 1971. A revision of the butterfly genus *Calephelis* (Riodinidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*.10: 1-125.
- Miller J. S., Janzen D. H. y Franclemont J.G. 1997. New species of Euhapigiodes, new genus, from Costa Rica, with notes on their life history and immatures (Lepidoptera : Notodontidae). *Tropical Lepidoptera*. 8: 81-99.
- Miller J. y Miller L. D. 1981. Taxonomic notes on some *Graphium* species from the Solomon Islands. *Bulletin of the Allyn Museum*. 65.
- Miller L. D. 1980. A Review of the *Erora laeta* group, with description of a New species (Lycanidae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 34: 209-216.
- Miller W. E. 1978. *Larisa subsolana* a New Genus and Species of Moth from Eastern North America (Olethreutidae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 32: 256-260.
- * Miller W. E. 1986. The species of *Pseudoxentera* (Tortricidae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 40: 218-237.
- Miller W. E. 1987. A new species of *Gretchena* (Tortricidae) injurious to planted neotropical walnut. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 41: 151-153.
- Miller W. E. 1995. *Jerapovuella burnsorom*, a new genus and species of moth from the southwestern U.S. (Tortricidae: Olethreutinae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 49: 24-30.
- Miller W. E. 2001. A new species of *Eucosmomorpha* from North America (Tortricidae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 55: 81-84.
- Monroe E. 1978. Meyrick's record of "*Mecyna furnacalis*, G N" from Fiji, with a new generic assignment for *Pyrausta homaloxantha* Meyrick (Pyralidae: Pyraustinae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 32:132-134.
- Nekrutenko Y. P. 1975. A new species of *Melitaea* (Nymphalidae) from Armenia. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 29: 102-105.
- Nicolay S. S. 1976. A review of the Hübnerian genera *Panthiades* and *Cynicus* (Lycanidae: Eumacini). *Bulletin of the Allyn Museum*. 35:1-30.
- * Nicolay S. S. 1979. Studies in the genera of American Hairtreaks 5. A new genus *Michaelus* (Lycanidae: Eumacini). *Bulletin of the Allyn Museum*. 56.
- Nicolay S. S. 1980. The Genus *Chlorostrymon* and a New Subspecies of *C. simaethis*. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 34: 253-256.
- * Nicolay S. S. 1982. Studies in the genera of American Hairtreaks. 6. A review of the Hübnerian genus *Olynthus* (Lycanidae: Eumacini). *Bulletin of the Allyn Museum*. 74:1-30.
- Owada, M.1987. A taxonomic study on the subfamily Hermininae of Japan. (Lepidoptera. Noctuidae). Tokyo. National Science Museum. 208.
- Park Kyu-Tek. 1995. Gelechiidae of Taiwan. I. Review of *Anarsia* with descriptions of four new species (Lepidoptera: Gelechioidea). *Tropical Lepidoptera*. 6: 55-56.

- Park Kyu-Tek. 1995. Gelechiidae of Taiwan. II. *Hyatima* and allies, with descriptions of a new genus and five species (Lepidoptera: Gelechioidea). *Tropical Lepidoptera*. 6: 67-85.
- Parra L. E. y Ibarra-Vidal H. 1994. Nuevo Esqueletizador del "Coitluc" (*Nothofagus bombeyi*) en Chile, *Basileura osornoensis* sp.-N., (Lepidoptera: Incurvariidae). *Tropical Lepidoptera* 5: 57-64.
- * Pellmyr O y Balcázar-Lara M. 2000. Systematics of *Yucca* moth genus *Parategeticula* (Lepidoptera: Prodoxidae), with description of three Mexican species. *Annals of the Entomological Society of America*. 93: 432-439.
- Pogue M. G. y Passoa S. 2000. *Spodoptera ochrea* (Lepidoptera: Noctuidae): a new host record (Asparagus) from Peru and description of female genitalis. *Annals of the Entomological Society of America*. 93: 1019-1021.
- Povolny D. 1999. A revision of the genus *Nevadopalpa* Povolny 1998 with description of four new species (Lepidoptera: Gelechioidea). *SHILAP Revista. Lepid.* 27: 379-391.
- Povolny D. 1999. Two indigenous Nearctic species of genus *Microcraspedus* Janse, 1958 (Lepidoptera: Gelechioidea). *SHILAP Revista. Lepid.* 27: 413-417.
- Povolny D. 2000. Four new Nearctic species of the genus *Tuta* Strand, 1910 (Lepidoptera: Gelechioidea). *SHILAP Revista. Lepid.* 28: 213-225.
- Powell J. A. 1976. The giant Blastobasid Moths of *Yucca* (Gelechioidea). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 30: 219-228.
- Powell J. A. 1985. Discovery of two new species and Genera of Shaggy Tortricids related to *Synnoma* and *Niasoma* (Tortricidae: Sparganothini). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 24: 61-71.
- Razowski J. 1991. *Atepa*, a new Sonoran Euliini genus (Lepidoptera: Tortricidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 30:14-18.
- Razowski J. 1991. Second revision of *Henricus* Bosck, 1943. (Lepidoptera: Tortricidae). *SHILAP Revista. Lepid.* 19: 53-66.
- Razowski J. 1995. Some Tortricidae from the Arabian Peninsula, with description of one new genus and four new species. *SHILAP. Revista. Lepid.* 23: 129-139.
- Razowski J. y Becker V. O. 1991. Brazilian species of *Stilenis* Razowski, 1987 (Lepidoptera: Tortricidae). *SHILAP Revista. Lepid.* 19:145-152.
- Razowski J. y Becker V. O. 1994. Cochylini of Brazil (Lepidoptera: Tortricidae). *SHILAP Revista. Lepid.* 22:19-53.
- Redondo V. M. 2002. Presencia de *Archearis touranginii* (Bersé, 1870) en España. (Lepidoptera: Geometridae: Archearinae). *SHILAP Revista. Lepid.* 30: 27-32.
- Riotte J. C. E. 1980 (81). A revision of the American genus *Anisota* (Saturniidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. 19: 101-180.
- Robbins R. K. 1986. Evolution and Identification of the new world hairstreak Butterflies (Lycaenidae: Eumacini): Eliot's *Trichonis* Section and *Trichoris* Hewitson. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 40: 138-157.
- Robbins R. K. 1986. Why *Pieris rapae* is a Better Name than *Artogeia rapae* (Pieridae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 40: 79-92.
- * Robbins R. K. y Nicolay S. S. 1998. Taxonomy of *Strymon toussainti*, *S. andrewi*, *S. amonesus* y *S. rhapsos* (Lycaenidae: Theclinae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 52: 328-334.
- Rodríguez (2000). Scriptania. Hamson, 1905 y Strigania Hamson, 1905: Dos géneros hadeninos de la región neotropical (Lepidoptera: Noctuidae: Hadeninae). Tesis para obtener el grado de Magister en Cs Mención Zoología, de la Universidad de Concepción.
- Rodríguez M. A., Angulo A. O. & Badilla R. 1998. Una especie de *Euxoamorphia* de la subregión Andino-Patagónica con algunos aspectos de su biología (Lepidoptera: Noctuidae) *Tropical Lepidoptera*. 9: 77-85.

- Rubioff D. Z. 1997. Two new species of Asteraceae-feeding Bucculatrix (Bucculatricidae) from California. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 51: 227-236.
- Sala P. F. 1963. The *Annaphila astrologa* complex with descriptions of three new species. *Journal of Research on the Lepidoptera*. 2: 289-300.
- Salazar Escobar J. A. 1991. Descripción de una nueva especie de Philaethria (Billberg) 1820 para el occidente de Colombia. (Lepidoptera: Nymphalidae: Heliconiinae). *SHILAP Revista. Lepid.* 19: 273-174.
- Salazar Escobar J. A. y Constantina L. M. 1995. Descripción de un nuevo género y 2 especies nuevas de Lepidópteros de la Cordillera Central de Colombia (Lepidoptera: Lycaenidae). *SHILAP Revista. Lepid.* 23: 457-464.
- Sattler K. 1999. The genus *Mirificama* Gozmany, 1955, in the New World (Lepidoptera: Gelechiidae). *SHILAP Revista. Lepid.* 27: 375-378.
- Shaffer J. C. 1991. Redescription and reassignment of the Brazilian *Anerastia hemirhodella hampton* to *Volatica heinrich* (Pyralidae: Phycitinae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 45: 124-129.
- Smith D. S., Johnson K., Miller J. y McKenzie F. 1991. A new Hairstreak butterfly (Lycaenidae) from Mona Island Puerto Rico. *Bulletin of the Allyn Museum*. 134:1-9.
- Smith D. S., Millar L. D. y McKenzie F. 1991. The butterflies of Anegada British Virgin Island, with descriptions of a new *Calisto* (Satyridae) and a new *Copoeodes* (Hesperiidae) endemic to the Island. *Bulletin of the Allyn Museum*. 133: 1-25.
- Solis M. A. y Shaffer M. 1999. Contribution towards the study of the Pyralinae (Pyralidae) historical review, morphology and nomenclature. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 53: 1-10.
- * Solis M. A. y Styer L. 2003. Revision and phylogenetic analysis of *Accinctapubes* Solis (Pyralidae: Epipaschiinae) with a larval description of an avocado-feeding species. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 57: 121-136.
- Solis M. A. 1986. A New Species of *Epidromia* (Noctuidae) from Florida. *Journal of the Lepidopterist's Society*. 40: 8-19.
- Steinhauser S. R. 1974. Notes on neotropical Nymphalidae and Hesperidae with descriptions of new species and subspecies and new genus. *Bulletin of the Allyn Museum*. 22: 1-38.
- Steinhauser S. R. 1981. A revision of the Proteus group of the genus *Urbanus* Hubnei (Lepidoptera: Hesperidae). *Bulletin of the Allyn Museum*. 62: 1-46.
- Steinhauser S. R. 1991. Taxonomic notes and descriptions of new taxa in the neotropical Hesperidae. Part II. Heteropterinae, Hesperinae Vinius group. *Bulletin of the Allyn Museum*. 132: 1-79.
- * Sutrisno H. 2002. A preliminary study on relationships among selected Australian members of the tribe Spilomelini (Lepidoptera: Crambidae: Pyraustinae). *Zoological Science*. 19: 915-929.
- Todd E. L. 1976. A Revision of the Genus *Dunama* Schaus (Notodontidae). *Journal of the Lepidopterist's Society*. 30: 188-196.
- * Torres-Núñez R., Jason P.W., Keith R. W. y Kart J. 1996. A new genus of "El Fin" butterflies from the northern high Andes (Lepidoptera: Lycaenidae). *Tropical Lepidoptera*. 7: 81-86.
- Traugott-Olsen E. 1985. Three new *Elachista* species and supplement to the description of the five Nsp from Sierra Nevada: *SHILAP Revista. Lepid.* 13: 73-79.
- * Traugott-Olsen E. 1995. Phylogeny of the subfamily Elachistinae S. Str. Part II Peritini: with some taxonomic revision and descriptions of new taxa (Lepidoptera: Elachistidae). *SHILAP Revista. Lepid.* 23: 257-290.
- Traugott-Olsen E. 1995. Phylogeny of the subfamily Elachistinae: S. Str. Part III: white bradiini, with some taxonomic revision and descriptions of new taxa (Lepidoptera: Elachistidae). *SHILAP Revista. Lepid.* 23: 417-449.
- Traugott-Olsen E. 1995. The *Elachista gleichenella* (Fabricius 1781) group with descriptions of three new species (Lepidoptera: Elachistidae: Elachistinae). *SHILAP Revista. Lepid.* 23: 365-377.

Traugott-Olsen E. 1996. Phylogeny of the subfamily Elachistinae S. Str. Part IV: Stephenssini, with some taxonomic revision and descriptions of new taxa. (Lepidoptera: Elachistidae). *SHILAP Revta. Lepid.* 29: 129-149.

* Traugott-Olsen E. 2000. Variation in *Elachista biotomella* (Stainton 1848) a review of the species-group, with description of four new species (Lepidoptera: Elachistidae). *SHILAP Revta. Lepid.* 28: 63-90.

Tschudi-Rein K. y Benz G. 1990. Mechanisms of sperm transfer in female *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae). *Annals of the Entomological Society of America.* 83: 1158-1164.

Vander Wolf H. W. 1999. New species of Coleophoridae from Argentina (Lepidoptera: Coleophoridae). *SHILAP Revta. Lepid.* 27: 361-373.

Vives M. A. 1985. Lista sistemática y sinonímica de la familia Oecophoridae Brauand (1851), de España y Portugal, con la descripción de nuevos géneros y especies. *SHILAP Revta. Lepid.* 13: 251-270.

Vives M. A. 2001. Contribución al conocimiento de los microlepidópteros de España, con la descripción de ocho nuevas especies para la Ciencia (Insecta: Lepidoptera). *SHILAP Revta. Lepid.* 29: 165-178.

Wang S. X. 2002. Four new species of the genus *Irepacma* Moriuti, Saito & Leuwvanich, 1985 from China (Lepidoptera: Oecophoridae). *SHILAP Revta. Lepid.* 30: 155-161.

Wang S. Zheng Z. y Li H. 1997. Description of seven new species of the genus *Promalactis* Meyrick, 1908 from China (Lepidoptera: Oecophoridae). *SHILAP Revta. Lepid.* 25: 199-206.

Weller S. J. 1992. Survey of adult morphology in Nystaleinae and related Neotropical Subfamilies (Noctuoidea: Notodontidae). *Journal of Research on the Lepidoptera.* 31: 233-277.

Willmott K. R., Constantino L. M. y Hall J. P. W. 2001. A review of *Colobura* (Lepidoptera: Nymphalidae) with comments on larval and adult ecology and description of sibling species. *Annals of the Entomological Society of America.* 94: 185-1986.

Wright D. J. 2002. A new species of *Epiblema* previously confused with *E. tripartitana* (Zeller) and *E. infelix* Heinrich (Tortricidae). *Journal of the Lepidopterist's Society.* 56: 277-285.

Yela J. L. 1984. Resultados de una Jornada de Capturas en Cabezuela del Valle (Cáceres). *SHILAP Revta. Lepid.* 12: 35-40.

Yoshiyasu Y. y Arita Y. 1992. A new species of *Parthenodes* from the Ryukyus, Japan (Lepidoptera: Pyralidae: Nympholinae). *Tropical Lepidoptera.* 3: 131-133.

Yu- Feng 1995. Discovery of *Sibatanozephyrus* from Mainland China (Lepidoptera: Lycaenidae: Thacinae). *Tropical Lepidoptera.* 6: 129-130.

* Artículos utilizados para la prueba de distinción entre especies por medio de las características de los *signa*.