Artículo Científico

Historia natural de *Pseudopogonogaster hebardi* (Terra) (Mantodea: Thespidae), una especie de mantis liquen polifénica del sur de Ecuador

Natural history of *Pseudopogonogaster hebardi* (Terra) (Mantodea: Thespidae), a species of polyphenic lichen-mantis from southern Ecuador

José Manuel Falcón-Reibán[1]* y Pablo Sebastián Padrón-Martínez[1, 2]

[1]*Museo de Zoología de la Universidad del Azuay MZUA, Laboratorio de Entomología. Universidad del Azuay. Avenida 24 de Mayo 7-77 y Hernán Malo. Cuenca, Ecuador.*
[2]*Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales del Instituto Nacional de Biodiversidad, Sección invertebrados, Quito, Ecuador. E-mail: *jm1994falcon@gmail.com*

ZooBank: urn:lsid:zoobank.org:pub:C68F4392-C353-48C9-B406-D4921503D97D
https://doi.org/10.35249/rche.45.2.19.6

Resumen. *Pseudopogonogaster hebardi* es un mántido polifénico neotropical que se mimetiza con el microhábitat en el que vive, su distribución está restringida a los ecosistemas altoandinos del sur de Ecuador. Se describen macho y hembra, estados ninfales y ooteca de la especie. Se registra y describe por primera vez dos casos de parasitismo ejercido por micro avispas de la familia Torymidae y una mosca de la familia Tachinidae. Se aportan siete nuevas localidades de recolección en las provincias de Azuay y Cañar, Ecuador, extendiendo el rango de distribución previamente conocido de la especie. Adicionalmente se provee información sobre su comportamiento, reproducción, ciclo de vida y variaciones fenotípicas. Estos nuevos datos nos permiten sugerir a *P. hebardi* como un organismo modelo para desarrollar futuros estudios de biología evolutiva, plasticidad fenotípica y procesos de especiación.

Palabras clave: Andes, Insecta, Neotrópico, plasticidad fenotípica, polifenismo.

Abstract. *Pseudopogonogaster hebardi* is a neotropical polyphenic mantid, which mimics the microhabitat in which it lives, its distribution is restricted to high Andean ecosystems of southern Ecuador. The male and female, nymphal stages and ootheca of the species are described. Two cases of parasitism by micro-wasps of the family Torymidae and a fly of the family Tachinidae are recorded and described for the first time. Seven new collection localities in the provinces of Azuay and Cañar, Ecuador, are provided, extending the previously species known distribution range. Additionally, information on their behavior, reproduction, life cycle and phenotypic variations are provided. These new data allow us to suggest *P. hebardi* as a model organism for develop future studies of evolutionary biology, phenotypic plasticity and speciation processes.

Key words: Andes, Insecta, Neotropic, phenotypic plasticity, polyphenism.

Introducción

El género neotropical de mantis *Pseudopogonogaster* Beier, 1942 (Mantodea: Thespidae: Miopteryginae), comprende seis especies distribuidas en Colombia, Ecuador y Perú

Recibido 26 Febrero 2019 / Aceptado 2 Mayo 2019 / Publicado online 17 Mayo 2019
Editor Responsable: José Mondaca E.

OPEN ACCESS Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de la licencia Creative Commons License (CC BY NC 4.0)

(Lombardo y Agabiti 2001; Rivera *et al*. 2011). En los Andes de Ecuador se han registrado dos especies, *Pseudopogonogaster mirabilis* (Beier, 1942) de la región norte y *Pseudopogonogaster hebardi* (Terra, 1982) del sur del país. Rivera *et al*. (2011) definió el género basado en características morfológicas externas de machos y hembras, como son el pequeño tamaño corporal (23-27 mm) y la coloración que puede ser verde, gris, blanco, negro y marrón combinada con diferentes tonalidades (Salazar 2005), las cuales contrastan entre sí en el cuerpo y las patas (Rivera *et al*. 2011). Una característica interesante de este género, es que posee un amplio potencial para el desarrollo de estudios evolutivos, ya que sus especies son polifénicas (Salazar 2005; Rivera *et al.* 2011; Simpson *et al.* 2011; Rivera y Svenson 2016).

El polifenismo es la variación y expresión de diferentes fenotipos en un organismo como resultado de la exposición a diversas condiciones ambientales y las adaptaciones que el organismo expresa en respuesta a ellas (McCollum y Van Buskirk 1996; Pfennig y McGee 2010). Estas mantis muestran distintos patrones de coloración según el microhábitat que ocupan (Rivera *et al*. 2011; Rivera y Svenson 2016). De acuerdo con Rivera *et al*. (2011), *Pseudopogonogaster* posee la capacidad de adaptar su coloración al sustrato donde habita y a los factores ambientales en los que se desarrolla. Ayala y Onore (2001) reportan individuos inmaduros de *P. mirabilis* que varían de color durante el desarrollo. Sumado a esto, nuestras observaciones en especímenes de *P. hebardi* criados en laboratorio bajo condiciones ambientales controladas, confirman la capacidad de este género para expresar distintos fenotipos. Pero a pesar de que el polifenismo es frecuente en insectos, este ha sido poco estudiado y comprendido (Shapiro 1976; Bond 2007; Pfenning *et al*. 2010; Simpson *et al*. 2011), por lo que su estudio es importante para entender las adaptaciones de los organismos al ambiente, plasticidad fenotípica y procesos evolutivos como la especiación (Shapiro 1976; Bond 2007; Pfenning *et al*. 2010; Simpson *et al*. 2011; Rivera *et al*. 2011; Rivera y Svenson 2016).

En esta contribución describimos la especie, los estados ninfales, ooteca, y principales morfos, además identificamos por primera vez dos parasitoides y aportamos nuevos registros de distribución de la mantis liquen polifénica en el sur de Ecuador.

Metodología

Área de estudio. Los datos ecológicos y biológicos de *P. hebardi* se obtuvieron de especímenes recolectados en terreno, en las localidades de La Paz, Estación Científica ''El Gullán'', Azuay (-3.338340°, -79.171147°); El Chorro de Girón, Azuay (-3.130667°S, -79.165519°W); Taday, Azuay (-2.633097°S, -78.691421°W); Bosque Protector Aguarongo, Azuay (-2.933535°S, -78.833850°W) y ''La Copa'', Zhogra, San Gerardo, Azuay (-3.182002°S, -79.202170°W). La información de su ciclo de vida y reproducción fue obtenida de especímenes criados en cautiverio en el Laboratorio de Entomología de la Universidad del Azuay en Cuenca, Ecuador. Las mediciones de los individuos y ootecas fueron realizadas siguiendo la metodología propuesta por Brannoch *et al*. (2017). Las recolecciones y observaciones en campo se realizaron de día y noche desde junio del 2016 hasta agosto del 2018. Los especímenes se recolectaron manualmente en zonas boscosas y de matorral, en varios transectos al azar situados en distintas localidades y tipos de hábitat, prefiriendo vegetación epífita, musgos y líquenes. Cada ejemplar capturado se colocó en un frasco plástico individual, transportándolo al laboratorio dentro de un cooler.

Fase de laboratorio. En el laboratorio de Entomología de la Universidad del Azuay, se destinó un área para la crianza y estudio de *P. hebardi*, recreando las condiciones ambientales en base a información climática y ambiental registrada en la estación científica El Gullán durante el período abril-agosto de 2017; esta se obtuvo usando medidores ambientales de temperatura y humedad. Esta localidad se usó como hábitat de referencia de la especie, debido al gran número de individuos y morfos presentes, además de encontrarse a una altitud de 2800-3000 m que se aproxima a la del lugar de crianza en Cuenca (2530 m).

Los individuos que formaron parte de la colonia experimental se obtuvieron en el campo en estado ninfal y a partir de ootecas viables, además una gran cantidad de especímenes fueron obtenidos de hembras criadas en laboratorio. Estos se criaron individualmente dentro frascos plásticos; para los primeros tres estadíos de desarrollo se utilizaron contenedores de 10 cm de alto y 5 cm de diámetro, y para los individuos sobre el cuarto estadío y adultos se usaron contenedores de 14 cm de alto y 10 cm de diámetro. Todos los frascos de crianza se ubicaron dentro de un estante metálico con puertas corredizas de vidrio, la iluminación fue suministrada mediante un tubo led, también se contó con ventiladores de computadora que permitieron mantener un flujo de aire fresco evitando la condensación de humedad y calentamiento excesivo. Todos los equipos se programaron mediante temporizadores para el encendido y apagado de luces y ventiladores. Como alimentación de los individuos se usaron ejemplares vivos de colémbolos, grillos y moscas, siendo suministrados 3 veces por semana; el agua fue proporcionada una vez por semana mediante aspersiones manuales.

Los especímenes que sirvieron de base para las descripciones morfológicas fueron examinados con un estereoscopio NIKON SMZ 745 T, y medidos mediante un calibrador digital; las medidas registradas se expresan en mm. Las ilustraciones se basaron en ejemplares vivos y preservados, y fueron realizadas con rotuladores, lápices grafito y de colores, para posteriormente ser escaneadas en alta resolución. Las fotografías se tomaron con una cámara digital Canon 5D III y un lente Canon de 100 mm. Los ejemplares de distinto estadío, las ootecas eclosionadas y parasitadas, además de los parasitoides se conservaron en alcohol al 96%. Sólo algunos individuos adultos de ambos sexos se montaron en seco.

Resultados

Pseudopogonogaster hebardi fue descrita originalmente como *Calopteromantis hebardi* por Terra (1982), basado en un espécimen macho recolectado en el Cerro de Bulán, Paute, Azuay, Ecuador. Posteriormente Rivera *et al*. (2011), transfiere la especie *hebardi* al género *Pseudopogonogaster*. Debido al marcado dimorfismo sexual que presentan estos mántidos, en el pasado individuos de sexos opuestos se describieron como géneros o especies diferentes (Rivera *et al*. 2011). *P. hebardi* se caracteriza por presentar una coloración críptica con su entorno, mimetizando su cuerpo con líquenes y musgos (Rivera *et al*. 2011; Rivera y Svenson 2016), mostrando una gran variabilidad de colores y texturas, encontrando individuos marrones, verdes, blancos, negros, amarillentos, grises, o incluso individuos con tonalidades rojizas (Fig. 1).

Figura 1. Variaciones fenotípicas en hembras adultas de *P. hebardi*. Escala: 1 cm.

Descripción. Machos adultos (n=10). Coloración más tenue que las hembras, alas generalmente con abundantes manchas y puntos oscuros (Fig. 2). Se los puede reconocer a partir del tercer estadío ninfal, cuando en la zona dorsal del tórax se distingue una marca en forma de triángulo. Las antenas son más gruesas y los lóbulos que desarrollarán las alas más notorios (Fig. 2). En estadíos previos al adulto, presentan una gran variación de color, dependiente del sustrato en donde habiten. Sin embargo, al alcanzar el estado adulto, su coloración se torna grisácea o marrón con lóbulos abdominales reducidos y alas de apariencia hialina; las alas mesotoráxicas presentan abundantes manchas oscuras. Las antenas son filiformes, marrones o de coloración negruzca, también pueden mostrar bandas alternas de color claro y oscuro en insectos vivos. Tórax: Pronoto corto, compacto y oblongo, cubierto con vellosidades diminutas en las áreas oscuras. Dilatación supracoxal desarrollada y visible. Prozona con dos áreas bulbosas prominentes, bastante notorias en vista lateral. Coxa con 5 dentículos en la parte anterior y ausentes en la parte posterior. Fórmula de espinas: F (fémur): 15 EI (espinas internas); 5 EE (espinas externas); 4 ED (espinas discoidales); T (tibia): 10 EI (espinas internas); 7 EE (espinas externas). Largo corporal: 8,15 mm (s=3,11); largo pronoto: 1,74 mm (s=0,05); largo procoxa: 4,34 mm (s=0,08); largo profémur: 5,49 mm (s=0,12); largo protibia: 2,65 mm (s=0,06); largo mesocoxa: 1,76 mm (s=0,05); largo mesofémur: 5,52 mm (s=0,08); largo mesotibia: 5,60 (s=0,05); largo metacoxa: 1,75 mm (s=0,04); largo metafémur: 6,56 mm (s=0,05); largo metatibia: 8,13 mm (s=0,03); largo ala mesotoráxica: 25,18 mm (s=0,06); largo ala metatoráxica: 23,39 mm (s=0,06). Cabeza triangular, ancho 2,91 mm (s=0,07). Patas metatoráxicas más largas que las protoráxicas y mesotoráxicas. Abdomen cilíndrico, ensanchado en la parte media (Figs. 2A-2D).

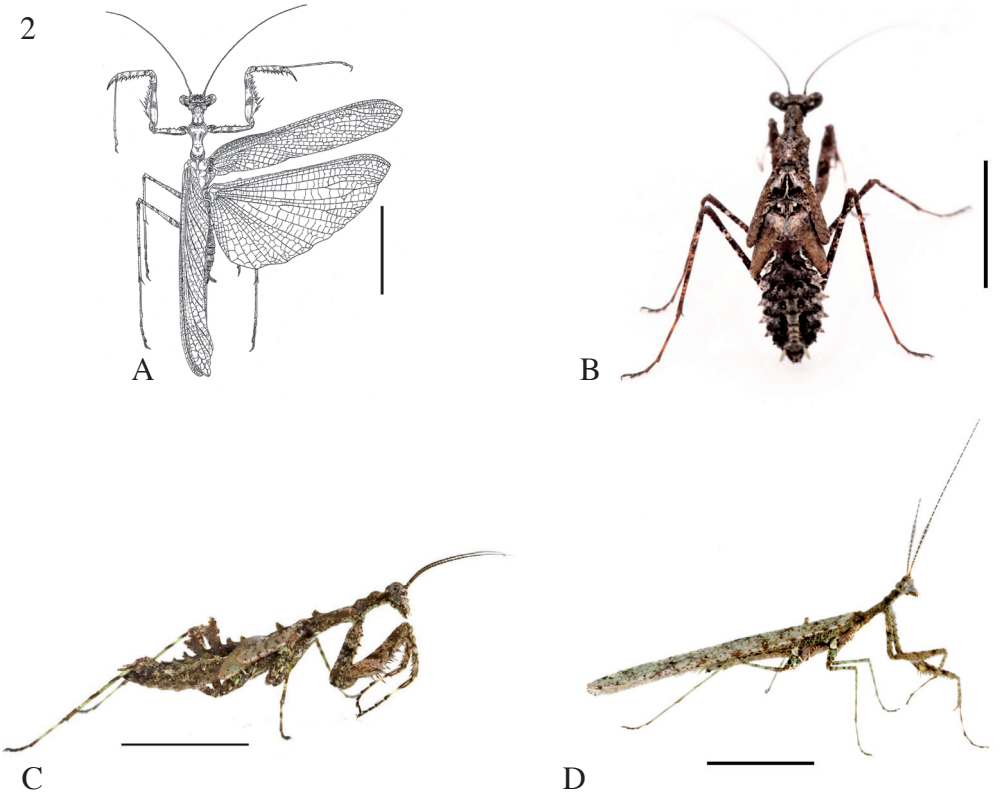
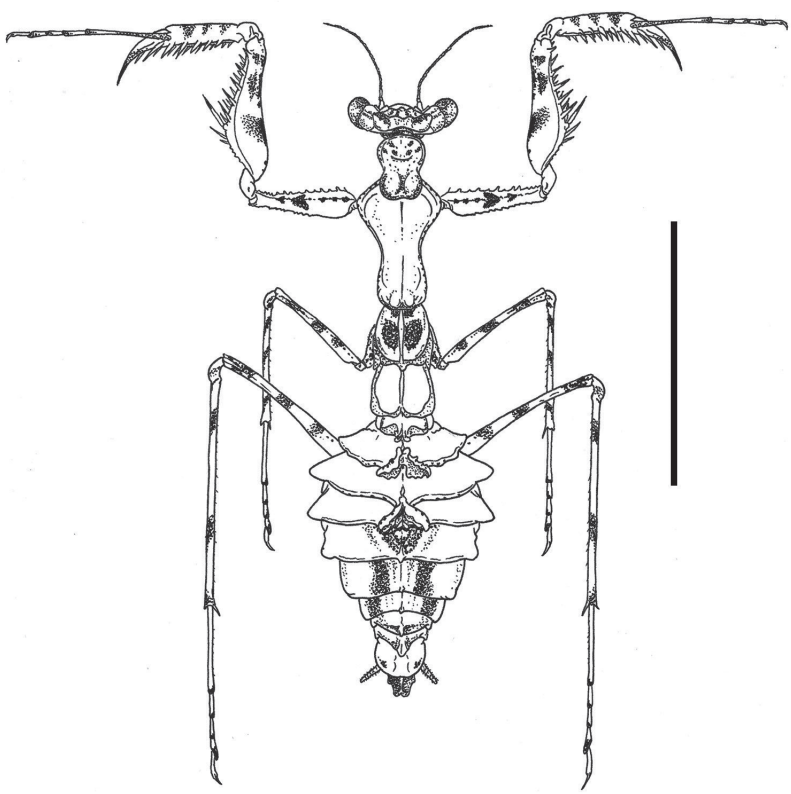


Figura 2. A. Adulto macho de *Pseudopogonogaster hebardi*. B y C. Macho del quinto estadio, vista dorsal y lateral. D. Adulto, vista lateral. Escala: 1 cm.

Descripción. Hembra adulta (n=30). A diferencia del macho, las hembras presentan una gran variedad de fenotipos, exhibiendo colores blanco, negro, verde, marrón, amarillo, gris y rojo (Fig. 1). Las hembras son de mayor tamaño y volumen corporal que los machos, y los lóbulos abdominales son bastante diferenciados. Un mismo individuo puede modificar su coloración para adaptarse a un sustrato o ambiente distinto, esto generalmente sucede al pasar a una estación más húmeda a una más seca, donde la vegetación presenta un aspecto diferente (datos no publicados). Las antenas son filiformes, generalmente oscuras. Largo corporal: 18,37-20,11 mm (s=1,74); largo pronoto: 2,00-2,5 mm (s=0,05); largo procoxa: 4,62-5,31 mm (s=0,064); largo profémur: 6,22-6,919 mm (s=0,07); largo protibia: 2,92-3,727 mm (s=0,08); largo mesocoxa: 1,57-1,75 mm (s=0,018); largo mesofémur: 5,25-5,5 mm (s=0,02); largo mesotibia: 4,51-5,44 mm (s=0,09); metacoxa: 1,57-2,12 mm (s=0,055); metafémur: 5,5-6,111 mm (s=0,06); metatibia: 6,503-6,88 mm (s=0,02). Cabeza triangular: 3,2-3,75 mm (s=0,01) Tórax: Pronoto corto, compacto y oblongo, cubierto con vellosidades diminutas en las áreas oscuras. Dilatación supracoxal muy visible y desarrollada. Prozona con dos áreas bulbosas prominentes, notorias en vista lateral. Coxa con 5 dentículos en la parte anterior y ausentes en la parte posterior. Fórmula de espinas: F (fémur): 13 EI (espinas internas); 5 EE (espinas externas); 4 ED (espinas discoidales); T (tibia): 10 EI (espinas internas); 6 EE (espinas externas). Patas metatoráxicas más largas que las protoráxicas y mesotoráxicas. Abdomen ovoide, ensanchado en la parte media, lóbulos abdominales bastante desarrollados en el estadío adulto (Figs. 1, 3).



3

Figura 3. Hembra adulta de *Pseudopogonogaster hebardi*, vista dorsal. Escala: 1 cm.

Distribución. En Ecuador son escasos los registros de *P. hebardi* previos a esta publicación. Terra (1982) indica que esta especie está restringida al sur del país en las provincias de Azuay y Loja, siendo el Cerro Bulán, Valle del Paute la localidad tipo. Posteriormente, Lombardo y Ayala (1998), reportan su presencia en el sector de Saraguro, y Rivera *et al*. (2011) la citan en dos localidades adicionales, Taquil y Mamanuma, en la provincia de Loja. En este trabajo sumamos siete nuevas localidades pertenecientes a las provincias de Azuay, Cañar (Azuay, El Chorro de Girón, Bosque Protector Aguarongo, Jadán, San Gerardo, La Paz, Estación Científica ''El Gullán'') y Cañar (Taday y Azogues) (Fig. 4).

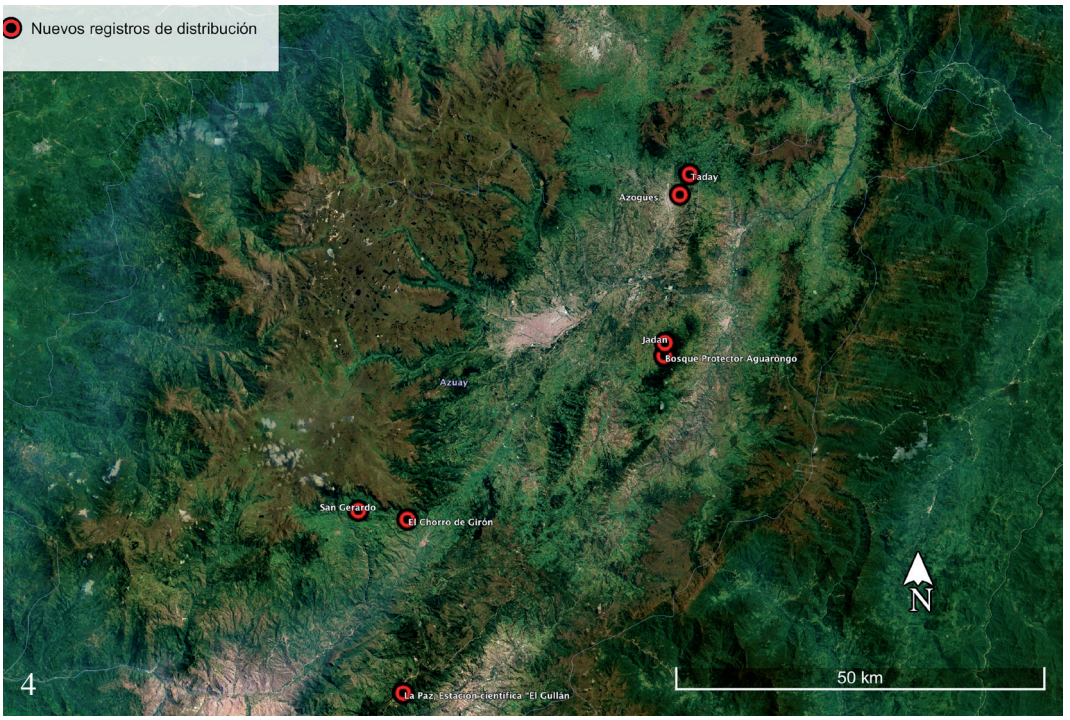


Figura 4. Nuevos registros de *P. hebardi* en las provincias de Azuay y Cañar, Ecuador.

Comportamiento. Como se ha reportado previamente en otras especies de mantis (Kral y Prete 2004; Agudelo-Rondón *et al*. 2007; Costa-Pereira *et al*. 2010; Brannoch *et al*. 2017), *P. hebardi* se comporta como un predador pasivo que acecha a sus presas mimetizándose con el entorno gracias al camuflaje que posee (Kral y Prete 2004; Agudelo-Rondón *et al*. 2007), ocupando una pequeña área de distribución mientras el suministro de presas sea relativamente constante (Gauthier 1997; Brannoch *et al*. 2017). El hecho que las hembras de *P. hebardi* sean ápteras (Agudelo-Rondón *et al*. 2007; Rivera *et al*. 2011; Rivera y Svenson 2016), y posean un mayor tamaño y volumen corporal, hace que estas estén más preparadas para la predación. El polifenismo que presenta la especie le confiere una ventaja adaptativa respecto al resto de los mántidos no polifénicos. Los machos en estadíos ninfales ápteros, se comportan como lo hacen las hembras, mimetizándose con el entorno, ocupando territorios pequeños y permaneciendo sin mucha actividad. Cuando estos alcanzan la adultez y desarrollan alas funcionales, se vuelven más activos, especialmente durante la noche cuando creemos buscan activamente a las hembras para aparearse. El período máximo de actividad en los machos adultos, y en general en todos los estadíos, es durante la noche y la madrugada, evitando así ser vistos por potenciales predadores (Kral y Prete 2004; Brannoch *et al*. 2017). En su hábitat natural, hemos observado que durante el día los machos adultos prefieren la parte alta de árboles y arbustos, razón por la cual creemos que

estos son poco recolectados y por ende poco representados en colecciones. Las hembras y juveniles en cambio se encuentran generalmente sobre la vegetación epífita (Agudelo-Rondón *et al*. 2007; Rivera *et al*. 2011), especialmente briófitas y líquenes (Rivera *et al*. 2011), presentes desde el nivel del suelo hasta una altura media de 3 m. Se han encontrado varios ejemplares compartiendo un mismo árbol o arbusto a distancias relativamente cortas entre ellos. Cabe destacar que la mayoría de los individuos que comparten un mismo territorio son en general juveniles de tamaños y estadíos similares. Los adultos macho y hembra generalmente se encuentran solos, y si llegan a compartir un mismo territorio con otros individuos, es en árboles de gran tamaño ubicados en una amplia superficie de terreno.

Un aspecto interesante y por primera vez reportado para la especie, es la conducta de algunos ejemplares de consumir materia vegetal. En cautiverio se han observado siete ejemplares alimentarse de líquenes. La primera vez que se observó este comportamiento, se pensó que el insecto buscaba hidratarse, pero otros individuos presentaron el mismo actuar, aun cuando el liquen estaba seco y los insectos se encontraban hidratados y bien alimentados. Además, en el campo de la Estación Científica "El Gullán", se observó una hembra adulta alimentarse de musgo y a un ejemplar inmaduro mordiendo líquenes. No se sabe exactamente el porqué de este proceder, tampoco se conoce que beneficio obtienen al ingerir este tipo de alimento. Sin embargo, se infiere que pueden estar usando alguna sustancia presente en los líquenes (Asahina y Shibata 1954; Rundel 1978; Lawrey 1986), ya que la mayoría de ellos poseen compuestos antibióticos, alelopáticos o antiherbivóricos (Lawrey 1986), que podrían ser utilizadas por el insecto o sintetizados en nuevos compuestos de manera que actúen como una defensa química (Asahina y Shibata 1954; Rundel 1978), para contrarrestar la acción de posibles predadores, parásitos o parasitoides.

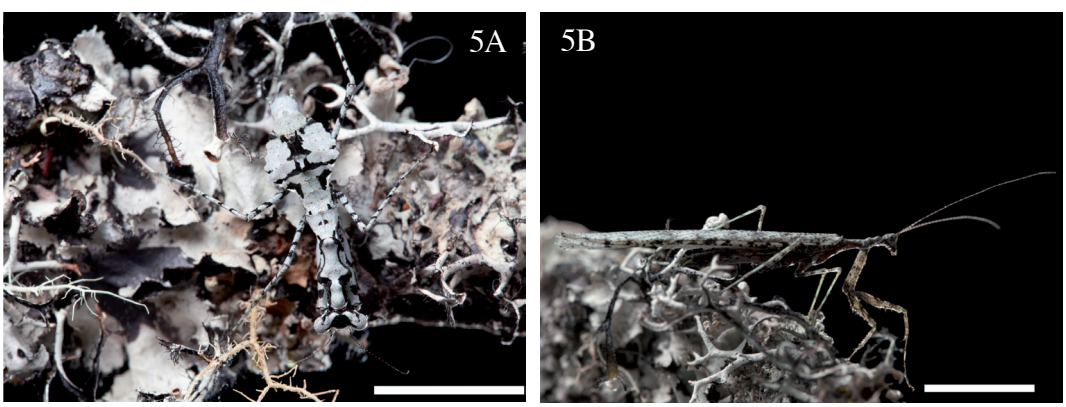


Figura 5. Adultos de *P. hebardi* in situ. A. Hembra, B. Macho. Escala: 1 cm.

Ciclo de vida y longevidad. *P. hebardi* posee un ciclo de vida que dura 8 a 14 meses (n= 40). Durante este período de tiempo atraviesa por seis o siete estadíos, incluido el estado adulto. Los machos alcanzan la madurez sexual 4 semanas antes que las hembras. Como adulto, el tiempo de vida de los machos criados en cautiverio no superó las 8 semanas, mientras que en los machos adultos recolectados en el campo duro 3 a 4 semanas (n=20). Las hembras en cambio superan ese tiempo, logrando incluso vivir un año como adultas (n=4).

Reproducción. Cuando las hembras alcanzan el estado adulto, y después de la primera a segunda semana de haber realizado la ecdisis, entran en etapa reproductiva, mientras que los machos lo hacen a partir de los 5 días posteriores a la ecdisis de la adultez. Estos datos se obtuvieron durante los intentos para reproducir la especie en laboratorio. Ambos sexos necesitan un día como mínimo para secar y endurecer el exoesqueleto. En cuanto al

encuentro sexual, las hembras rechazan o evitan a los machos durante la primera semana a partir de la ecdisis. Por otro lado, solamente en cuatro ocasiones hubo canibalismo por parte de las hembras hacia los machos. En general las hembras no aceptan a otro macho una vez realizada la cópula, solamente cuando estas han puesto su primera ooteca aceptan copular con otro macho (Maxwell *et al*. 2010; Sánchez-Vialas *et al*. 2015; Scardamaglia *et al*. 2015). Durante el período de gravidez, las hembras se vuelven más agresivas, consumiendo una mayor cantidad de alimento (Sánchez-Vialas *et al*. 2015; Kadoi *et al*. 2017). Los machos por su parte, una vez realizada una cópula, necesitan alimentarse para conseguir otro apareamiento, aunque muchos de ellos mueren después realizar una única cópula debido al gran gasto energético involucrado en la fecundación de la hembra (Maxwell 2000; Maxwell *et al*. 2010; Walker y Gregory 2016; Kadoi *et al*. 2017). Como en otras especies de mántidos, inferimos que en condiciones naturales los machos se reproducen una sola vez, debido principalmente a factores ambientales, disponibilidad de alimento y el costo energético que implica buscar pareja (Maxwell 2000; Maxwell *et al*. 2010; Sánchez-Vialas *et al*. 2015; Walker y Gregory 2016; Kadoi *et al*. 2017).

Ooteca. Luego de la cópula, las hembras fabrican su primera ooteca después de 8 a 15 días (n=30), cada ooteca contiene entre 8 a 26 huevos (n=50), número que depende de la cantidad de alimento que obtengan como adultos. Con una sola cópula, cada hembra puede fabricar entre 4 a 6 ootecas, con un intervalo de 15 a 35 días entre cada una de ellas (n=10). Los huevos eclosionan a partir de 7 a 10 semanas posteriores a la postura, siendo generalmente en la octava semana (n=10). Los individuos juveniles se mantienen sobre la ooteca o cerca de ella hasta endurecer su exoesqueleto, período que dura 8 a 24 horas (n=10). En una misma ooteca pueden eclosionar todos los individuos a la vez o en un intervalo de 1 a 3 días entre los primeros y los últimos que emergen (n=10).

Las hembras buscan lugares seguros y planos donde depositar sus ootecas (Maxwell 2000; Maxwell *et al*. 2010; Sánchez-Vialas *et al*. 2015), las cuales se han encontrado entre las estructuras foliares de líquenes y musgos, y entre la corteza de árboles y arbustos. Las ootecas son puestas habitualmente durante la noche. Las hembras evitan depositar

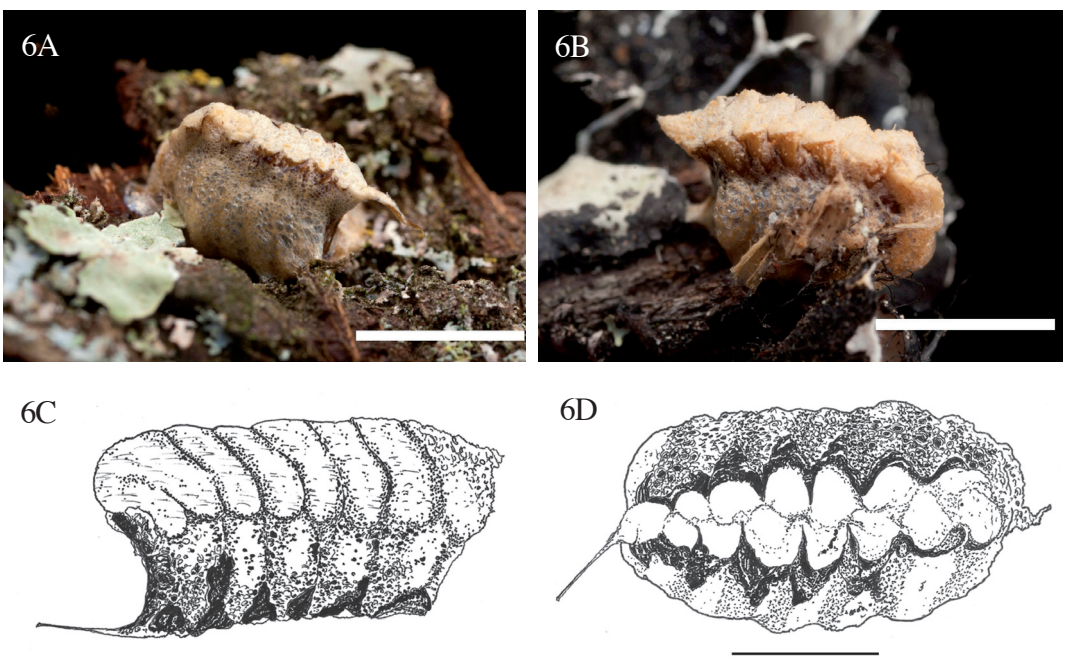


Figura 6. Ooteca de *P. hebardi*. A-B. Vista lateral in situ. C-D. Vista lateral y dorsal. Escala: 5 mm.

las ootecas en zonas muy iluminadas y con alta radiación solar. El área de emergencia se encuentra perpendicular al sustrato donde fue adherida. El tamaño y forma de las ootecas depende de la alimentación y condiciones ambientales en las que se crían las hembras.

Descripción. Ooteca (n=40): Largo total: 4,66-9,11 mm; ancho: 3,30-5,36 mm; circunferencia: 10,92-17,23 mm; longitud área de emergencia: 2,90-6,87 mm; ancho área de emergencia: 1,08-1,91 mm (Figs. 6A-6D). Forma oblonga y piramidal en su sección transversal, con bordes ligeramente curvos. Pared exterior de color blanco amarillento, a menudo ligeramente grisáceo o crema. El área de emergencia cuenta con un recubrimiento fino de color blanco. Presenta entre 6 a 12 cámaras de huevos, visibles lateralmente. El extremo distal es ligeramente cóncavo y presenta una arista. Pared externa separada de la masa de huevos mediante una capa de material esponjoso bastante denso. Área de emergencia compuesta por varias aberturas, generalmente igual al número de cámaras de huevos, alineadas en doble fila a manera de zigzag a lo largo del eje longitudinal. De acuerdo con los datos obtenidos de crianzas en cautiverio, al parecer cada cámara alberga dos huevos.

Estadíos ninfales. Los distintos fenotipos tienen en común que el primer estadío ninfal presenta una coloración blanca con presencia o ausencia de bandas oscuras en patas y abdomen. A partir del segundo estadío, empiezan a mostrar diferencias en su coloración, las cuales se van acentuando según avanza el desarrollo. Como se mencionó antes, *P. hebardi* atraviesa por seis o siete estadíos, sin embargo son pocos los individuos que presentan siete estadíos (n=3), y aquellos que los alcanzan tienen un tamaño similar a los ejemplares con seis estadíos. De acuerdo con nuestras observaciones, todos estos fueron hembras, pero no se descarta la posibilidad que los machos pasen también por un séptimo estadío.

Primer estadío. Coloración blanca a blanco-grisácea con presencia o ausencia de bandas oscuras en sus patas o abdomen. Lóbulos abdominales ausentes. **Medidas estadío ninfal hembra (n=10):** Largo corporal: 4,59 mm (s= 0,21); largo pronotal: 0,64 mm (s= 0,07); largo procoxa: 1,27 mm (s= 0,10); largo profémur: 1,60 mm (s= 0,05); largo protibia: 0,82 mm (s= 0,05); largo mesocoxa: 0,43 mm (s= 0,05); largo mesofémur: 1,62 mm (s= 0,05); largo mesotibia: 1,73 mm (s= 0,05); largo metacoxa: 0,52 mm (s= 0,04); largo metafémur: 2,48 mm (s= 0,04); largo metabia: 2,88 mm (s= 0,04). Ancho cabeza: 1,11 mm (s= 0,04).

Segundo estadío. Coloración blanca, grisácea o blanco-verdoso, muy poco acentuada dependiente del color del sustrato donde habite. Lóbulos abdominales muy poco visibles o ausentes. **Medidas estadío ninfal hembra (n=8):** Largo corporal: 5,99 mm (s= 0,10); largo pronotal: 0,8 mm (s= 0,09); largo procoxa: 1,81 mm (s= 0,05); largo profémur: 2,52 mm (s= 0,05); largo protibia: 1,29 mm (s= 0,10); largo mesocoxa: 0,67 mm (s= 0,07); largo mesofémur: 2,16 mm (s= 0,07); largo mesotibia: 2,96 mm (s= 0,15); largo metacoxa: 0,81 mm (s= 0,05); largo metafémur: 2,69 mm (s= 0,07); largo metatibia: 3,05 mm (s= 0,06). Ancho cabeza: 1,33 mm (s= 0,06).

Tercer estadío. Coloración variable de acuerdo al sustrato donde habite, patas con bandas negruzcas oscuras. Lóbulos abdominales visibles a simple vista. En el mesotórax de los machos se observa una marca oscura en forma de triángulo. **Medidas tercer estadío ninfal hembra (n=2):** Largo corporal: 8,12 mm (s= 0,07); largo pronotal: 1,19 mm (s= 0,02); largo procoxa: 2,69 mm (s= 0,05); largo profémur: 3,10 mm (s= 0,02); largo protibia: 1,72 mm (s= 0,02); largo mesocoxa: 0,71 mm (s= 0,08); largo mesofémur: 2,78 mm (s= 0,02); largo mesotibia: 2,92 mm (s= 0,02); largo metacoxa: 0,83 mm (s= 0,02); largo metafémur: 3,85 mm (s= 0,04); largo metatibia: 3,78 mm (s= 0,01). Ancho cabeza: 1,97 mm (s= 0,02).

Cuarto estadío. Coloración variable. Lóbulos abdominales bastante desarrollados. En el caso de los machos se observan lóbulos o rudimentos alares y la base de las antenas engrosada. **Medidas cuarto estadío ninfal hembra (n=2):** Largo corporal: 9,27 (s= 0,18); largo pronotal: 1,33 mm (s= 0,01); largo procoxa: 3,22 mm (s= 0,08); largo profémur: 4,45 mm (s= 0,08); largo protibia: 1,8 mm (s= 0,09); largo mesocoxa: 0,73 mm (s= 0,07); largo mesofémur: 2,96 mm (s= 0,01); largo mesotibia: 3,23 mm (s= 0,04); largo metacoxa: 0,97 mm (s= 0,02); largo metafémur: 3,9 mm (s= 0,04); largo metatibia: 3,87 mm (s= 0,02). Ancho cabeza: 2,26 mm (s= 0,01).

Quinto estadío. Coloración variable. Los machos presentan antenas con la base engrosada, rudimentos alares bastante notorios y ensanchados en la base. Las hembras muestran un abdomen ensanchado en vista dorsal con lóbulos muy pronunciados. **Medidas quinto estadío ninfal hembra (n=2):** Largo corporal: 11,417 mm (s= 0,05); largo pronotal: 1,6 mm (s= 0,04); largo procoxa: 3,29 mm (s= 0,04); largo profémur: 4,45 mm (s= 0,07); largo protibia: 2,67 mm (s= 0,01); largo mesocoxa: 0,82 mm (s= 0,04); largo mesofémur: 3,51 mm (s= 0,05); largo mesotibia: 3,47 mm (s= 0,04); largo metacoxa: 0,95 mm (s= 0,05); largo metafémur: 3,90 mm (s= 0,56); largo metatibia: 3,71 mm (s= 0,08). Ancho cabeza: 2,6 mm (s= 0,14).

Sexto estadío. Coloración variable. Los machos han alcanzado su completo desarrollo, antenas bastante largas y alas completamente desarrolladas (ver descripción machos adultos). Las hembras muestran el abdomen notoriamente ensanchado en vista dorsal y lóbulos abdominales ligeramente mayores. **Medidas sexto estadío ninfal hembra (n=2):** Largo corporal: 21,05 mm (s= 0,22); largo pronotal: 2,12 mm (s= 0,04); largo procoxa: 4,77 mm (s= 0,05); largo profémur: 6,64 mm (s= 0,02); largo protibia: 3,67 mm (s= 0,08); largo mesocoxa: 1,59 mm (s= 0,07); largo mesofémur: 5,33 mm (s= 0,05); largo mesotibia: 5,47 mm (s= 0,01); largo metacoxa: 1,69 mm (s= 0,04); largo metafémur: 6,13 mm (s= 0,02); largo metatibia: 6,24 mm (s= 0,04). Ancho cabeza: 3,76 mm (s= 0,02).

Séptimo estadío. Únicamente 3 individuos (hembras) presentaron un séptimo estadío de desarrollo. **Medidas séptimo estadío ninfal hembra (n=3):** Largo corporal: 21,26 mm (s= 0,02); largo pronotal: 2,15 mm (s= 0,04); largo procoxa: 4,85 mm (s= 0,05); largo profémur: 6,82 mm (s= 0,02); largo protibia: 3,67 mm (s= 0,06); largo mesocoxa: 1,6 mm (s= 0,07); largo mesofémur: 5,34 mm (s= 0,04); largo mesotibia: 5,49 mm (s= 0,02); largo metacoxa: 1,69 mm (s= 0,03); largo metafémur: 6,14 mm (s= 0,01); largo metatibia: 6,3 mm (s= 0,03). Ancho cabeza: 3,80 mm (s= 0,02).

Relaciones ecológicas. *P. hebardi* es un pequeño mántido con una gran capacidad de mimetizarse con su entorno, en especial con los microhábitats que ocupa, siendo una especie abundante en su área de distribución. Sin embargo, los datos sobre su ecología son escasos, especialmente en lo que respecta a interacciones con otros organismos.

Como en otras mantis, *P. hebardi* actúa como predador de pequeños invertebrados, y a su vez es presa de otros animales. Un trabajo de tesis realizado por Brito (2018), sugiere que en la zona de estudio la predación ejercida por aves insectívoras es muy baja debido a la dominancia de aves frugívoras. Sumado a esto, no hemos observado predación por parte de otros organismos diferentes de *P. hebardi*, especie que practica canibalismo intraespecífico, en especial los adultos hacia los juveniles.

Creemos que las interacciones con parásitos y parasitoides no son importantes para regular las poblaciones de este mántido, ya que en más de tres años de recolecciones y cría de cientos de individuos, y la obtención de ootecas en terreno, sólo hemos detectado dos casos de parasitismo; uno corresponde a una ooteca atacada por micro himenópteros de la familia Torymidae, y el otro es un adulto afectado por la acción de una mosca de la familia Tachinidae. Ambos parasitoides son descritos a continuación:

Parasitismo causado por mosca taquínida. Una hembra adulta de *P. hebardi* recolectada en la localidad de Taday, incorporada a la colección de mántidos vivos del Laboratorio de Entomología de la Universidad del Azuay, presento en el interior de su cuerpo una larva viva de Tachinidae (Diptera), la cual emergió durante la noche para iniciar la pupación, causando la muerte de la mantis; la pupa se mantuvo en desarrollo hasta que emergió la mosca adulta.

La pupa de 7,92 mm de largo y 3,25 mm de ancho, posee una forma cilíndrica, con el área de emergencia del extremo proximal redondeada, además de una estructura con forma de horquilla rugosa y achatada en el extremo distal, característica morfológica propia de esta familia de moscas. El insecto adulto de 7,15 mm (Figs. 7A-7C), presenta una coloración mayormente grisácea con bandas oscuras en el tórax, el cuerpo cubierto de vellosidades pequeñas, setas y espinas.

Los casos de parasitismo causados por moscas de la familia Tachinidae son conocidos en diversos grupos de insectos, incluidos los mántidos (Heitzmann-Fontenelle y Guimarâes 1966; Young 2009; Stireman *et al*. 2006), sin embargo, estos reportes han sido escasamente informados en la literatura (Heitzmann-Fontenelle y Guimarâes 1966). Young (2009) describe por primera vez el caso de *Stagmomantis carolina* (Johanson, 1763) (Mantodea: Mantidae) como hospedante en estadíos tempranos de *Masiphya confusa* (Aldrich, 1925) (Diptera: Tachinidae). A su vez, Heitzmann-Fontenelle y Guimarâes (1966) reportan a la tribu Masiphyini (Tachinidae) como parasitoides de mántidos. Es probable que el taquínido que dio muerte a la hembra de *P. hebardi* pertenezca al género *Masiphya*, basándonos en la información proporcionada por Heitzmann-Fontenelle y Guimarâes (1966), respecto a que el parasitismo pudo ocurrir en estadios tempranos de la mantis, desarrollándose completamente cuando esta alcanzo el estado adulto (Young 2009).

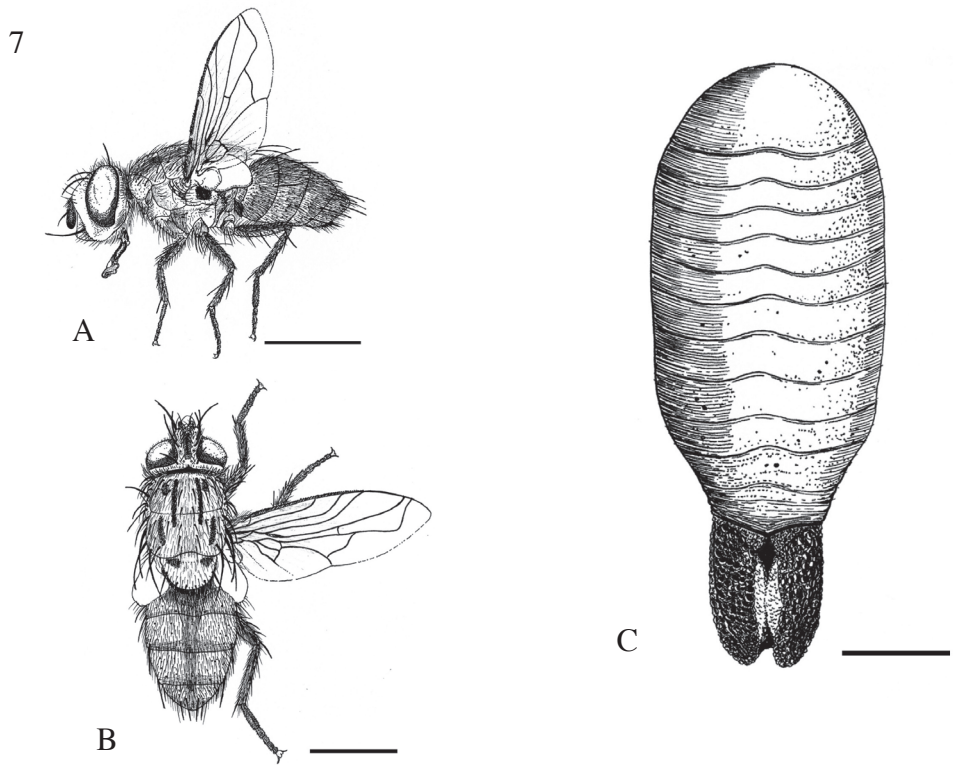


Figura 7. Parasitoide de la familia Tachinidae. A, B. Adulto, vista lateral y dorsal. C. Pupa, vista dorsal. Escala: 1 mm.

Parasitismo causado por microhimenóptero. Una ooteca de 4,73 mm de largo y 12 cámaras de huevos, proveniente de la Estación Científica "El Gullán", resultó estar parasitada por micro avispas de la familia Torymidae (Hymenoptera). De ésta emergieron nueve micro avispas adultas y una ninfa de *P. hebardi* que logró completar el desarrollo. Suponemos que la ooteca fue parasitada en el momento en que los huevos estaban bastante desarrollados, o por el contrario, la ooteca no fue parasitada completamente. Las micro avispas que emergieron presentaron una coloración negra metalizada, patas amarillas, y fémures oscuros en algunos individuos, solamente el metafémur es totalmente negro con siete espinas gruesas en el borde inferior, antenas amarillas o ámbar con el extremo distal marrón o negro (Jansta *et al*. 2018). El largo de los adultos varía entre 2,02-2,61 mm sin considerar el ovopositor, el cual varía entre 0,51-1,29 mm (Figs. 8A-8B). Los reportes en las regiones templadas y tropicales de Europa y Asia sobre parasitismo en ootecas de mántidos por parte de micro avispas de la familia Torymidae son abundantes (Sureshan 2009; Jansta *et al*. 2016, 2018), sin embargo en la región neotropical no existen muchos casos citados o especies identificadas (Rivera y Vergara-Cobian 2017; Jansta *et al*. 2018). Debido a que estas interacciones son en su mayoría específicas, y al acotado rango de distribución de *P. hebardi* (Rivera *et al*. 2011; Rivera y Svenson 2016), es altamente probable que el parasitoide detectado sea nuevo para la ciencia.

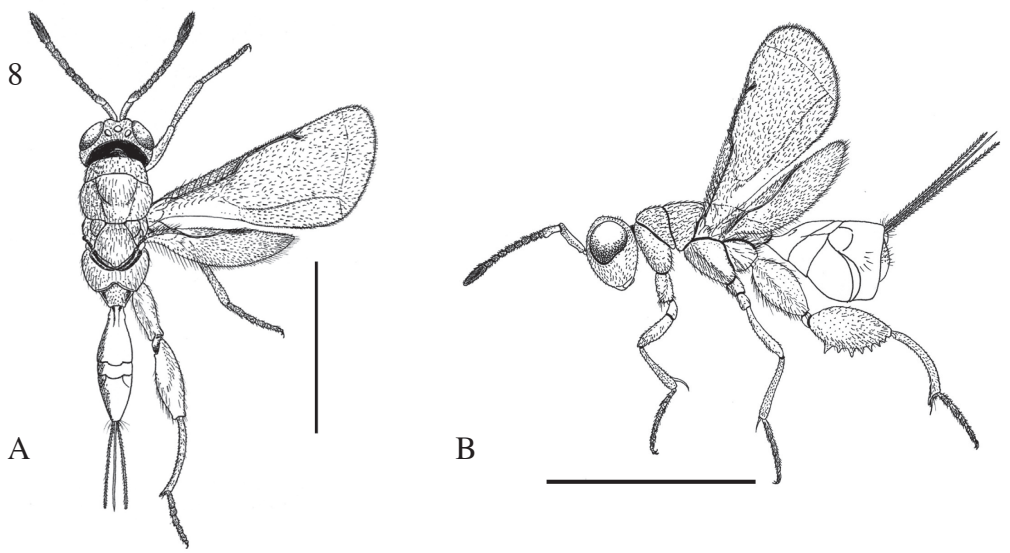


Figura 8. Parasitoide de la familia Torymidae. A, B. Adulto, vista dorsal y lateral. Escala: 1 mm.

Conclusiones

En esta contribución entregamos nuevos antecedentes sobre la morfología, biología, distribución y relaciones ecológicas de *Pseudopogonogaster hebardi.* Esta especie de mantis, endémica del sur del Ecuador, es abundante en su área de distribución debido a las características morfológicas y etológicas que posee, por lo que las interacciones con otras especies de insectos potencialmente perjudiciales parecen no ser importantes para regular su población, tampoco lo es la predación interespecífica. Sin embargo, nuestras observaciones apuntan a que las condiciones ambientales y los recursos alimenticios son los factores que efectivamente regulan las poblaciones de la especie.

El parasitoide de la familia Torymidae detectado en una ooteca de *P. hebardi*, parece ser específico de esta especie de mantis, por lo que podría tratarse de una posible nueva especie que deberá ser abordada en una futura investigación.

Debido a la recolección y observación de individuos, se amplía el área de distribución de la especie, adicionando siete nuevas localidades dentro de las provincias del Azuay y Cañar: El Chorro de Girón, Taday, Bosque Protector Aguarongo, Jadán, San Gerardo, La Paz-El Gullán y Azogues.

De acuerdo con las observaciones realizadas en campo y laboratorio, además de la revisión bibliográfica respecto del género *Pseudopogonogaster* y de *P. hebardi*, se considera que esta especie es una candidata ideal para desarrollar estudios de biología evolutiva, plasticidad fenotípica y procesos de especiación, debido al marcado polifenismo que posee, utilizándolo como organismo modelo para realizar proyectos que impliquen experimentación en laboratorio. Estas investigaciones podrían probar hipótesis acerca del aislamiento poblacional y procesos de especiación, selección y preferencia sexual, cambios fenotípicos, respuestas morfológicas y comportamentales frente al cambio climático, estudios sobre su etología y dieta en estado natural.

Agradecimientos

Expresamos nuestros agradecimientos a Julio Rivera de la Universidad Nacional Agraria La Molina, Perú, por su ayuda a lo largo de esta investigación. También manifestamos nuestra gratitud a Cristina Lalama, Karla Pezo, Pedro Guerra, Cristian Maldonado, María Paz Abril, Cristina Vázquez, Ximena Guamán, Nichole Sánchez, Danna Matute y Manuela Burbano que colaboraron con el trabajo de campo, mantención y cuidado de los especímenes en laboratorio. A Isaac Brito por proporcionar los datos morfométricos de la especie, y a Patricio Picón, por el apoyo brindado durante el trabajo de campo y laboratorio. Finalmente agradecemos al programa de Investigación de la Universidad del Azuay por el apoyo económico otorgado para la realización de esta investigación por medio de sus programas de financiamiento 2016-2017, 2017-2018 y al Ministerio del Ambiente por facilitarnos los permisos de investigación No.102-2016-DPAA/MA Fauna; No. 152-DPAA-MA-2017 Fauna y No. 180-2018-DPAA/MA Fauna.

Literatura Citada

Agudelo-Rondón, A.A., Lombardo, F. y Jantsch, L.J. (2007) Checklist of the Neotropical mantids (Insecta, Dictyoptera, Mantodea). *Biota Colombiana*, *8*: 105-158.

Asahina, Y. y Shibata, S. (1954) Chemistry of lichen substances. Society for the Promotion of Science, Tokyo, Japan. 245 pp.

Ayala, M. y Onore, G. (2001) Los mántidos (Insecta: Mantodea) del bosque nublado Otonga y área aledaña. *En*: Nieder, J. y Barthlott, W. (ed) Epiphytes and Canopy Fauna of the Otonga Rain Forest (Ecuador), Results of the Bonn - Quito epiphyte project, funded by the Volskwagen Foundation Volume 2. Botanisches Institut del Universität Bonn, Bonn, Germany. pp. 243-260.

Bond, A. B. (2007) The evolution of color polymorphism: crypticity, searching images, and apostatic selection. Annual Reviews of Ecology, Evolution, and Systematics, Volume 38, pp. 489-514.

Brannoch, S. K., Wieland, F., Rivera, J., Klass, K.D., Béthoux, O. y Svenson, G.J. (2017) Manual of praying mantis morphology, nomenclature, and practices (Insecta, Mantodea). *ZooKeys*, *696*: 1-100.

Brito, I. (2018) Polifenismo en *Pseudopogonogaster hebardi* Terra, 1982, y el efecto de este en su supervivencia. Tesis Biólogo con mención en Ecología y Gestión. Universidad del Azuay. Cuenca, Ecuador. 53 pp.

Costa-Pereira, R., Martins, F.I., Sczesny-Moraes, E.A. y Brescovit, A. (2010) Predation on young treefrog (*Osteocephalus taurinus*) by arthropods (Insecta, Mantodea and Arachnida, Araneae) in Central Brazil. *Biota Neotropica*, *10*(3): 469-472.

Gauthier, C.M.H. (1997) Les mantes religieuses [Insecta: Mantodea]. quelques données sur le comportement et ses adaptations. *Thèse*, 97-TOU 3-4092.

Heitzmann-Fontenelle, T.J. y Guimarâes, J.H. (1966) Biological observations on some Masiphyini (Diptera, Tachinidae) parasites of Mantodea. *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia*, *19*(19): 233-244.

Jansta, P., Cruaud, A., Delvare, G., Genson, G., Heraty, J., Křížková, B. y Rasplus, J.Y. (2018) Torymidae (Hymenoptera, Chalcidoidea) revised: molecular phylogeny, circumscription and reclassification of the family with discussion of its biogeography and evolution of life□history traits. *Cladistics*, *34*(6): 627-651.

Jansta, P., Delvare, G., Krogmann, L., Schütte, K. y Peters, R. (2016) Systematics, biology and distribution of *Microdontomerus iridis* (Picard, 1930), comb. n. (Hymenoptera, Torymidae, Toryminae, Microdontomerini), a parasitoid of Mantodea oothecae. *Journal of Hymenoptera Research*, *48*: 1-18.

Kadoi, M., Morimoto, K. y Takami, Y. (2017) Male mate choice in a sexually cannibalistic species: male escapes from hungry females in the praying mantid *Tenodera angustipennis*. *Journal of Ethology*, *35*(2): 177-185.

Kral, K. y Prete, F.R. (2004) In the mind of a hunter: the visual world of the praying mantis. Complex Worlds from Simpler Nervous Systems. Cambrige, MA, USA. pp. 1-436.

Lawrey, J.D. (1986) Biological role of lichen substances. *The Bryologist*, *89*(2): 111-122.

Lombardo, F. y Ayala, M. (1998) The genus *Calopteromantis* Terra, 1982 (Insecta, Mantodea) and description of a new species. *Bollettino Accademia Gioiena Scienze Naturali*, *31*: 107-117.

Lombardo, F. y Agabiti, B. (2001) The mantids from Ecuador, with some biogeographic considerations. *Journal of Orthoptera Research*, *10*(1): 89-104.

Maxwell, M.R. (2000) Does a single meal affect female reproductive output in the sexually cannibalistic praying mantid Iris oratoria? *Ecological Entomology*, *25*(1): 54-62.

Maxwell, M.R., Barry, K.L. y Johns, P.M. (2010) Examinations of female pheromone use in two praying mantids, *Stagmomantis limbata* and *Tenodera aridifolia sinensis* (Mantodea: Mantidae). *Annals of the Entomological Society of America*, *103*(1): 120-127.

McCollum, S. A., & Van Buskirk, J. (1996) Costs and benefits of a predator-induced polyphenism in the gray treefrog *Hyla chrysoscelis*. Evolution, 583-593.

Pfennig, D. W., y McGee, M. (2010) Resource polyphenism increases species richness: a test of the hypothesis. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 365(1540), 577-591.

Pfennig, D. W., Wund, M. A., Snell-Rood, E. C., Cruickshank, T., Schlichting, C. D., y Moczek, A. P. (2010) Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. Trends in ecology & evolution, *25*(8), 459-467.

Rivera, J. y Svenson, G.J. (2016) The Neotropical 'polymorphic earless praying mantises'–Part I: molecular phylogeny and revised higher□level systematics (Insecta: Mantodea, Acanthopoidea). *Systematic Entomology*, *41*(3): 607-649.

Rivera, J. y Vergara-Cobian, C. (2017) A checklist of the praying mantises of Peru: new records, one new genus (*Piscomantis* gen. n.) and biogeographic remarks (Insecta, Mantodea). *Zootaxa*, *4337*(3): 361-389.

Rivera, J., Yagui, H. y Ehrmann, R. (2011) Mantids in the mist–taxonomy of the Andean genus *Pseudopogonogaster* Beier, 1942, a cloud forest specialist, with notes on its biogeography and ecology (Mantodea: Thespidae: Miopteryginae). *Insect Systematics and Evolution*, *42*(4): 313-335.

Rundel, P.W. (1978) The ecological role of secondary lichen substances. *Biochemical Systematics and Ecology*, *6*(3): 157-170.

Salazar, J.A. (2005) Variaciones cromáticas en ejemplares de *Stagmomantis tolteca* Saussure, 1871 en Caldas y *Pseudopogonogaster iguaquensis* Carrero & Salazar, 2002 en la reserva Natural Rogitama, Arcabuco, Boyacá (Insecta: Mantodea). *Boletín Científico del Museo de Historia Natural Universidad de Caldas*, *10*: 313-322.

Sánchez-Vialas, A., Rodríguez-Flores, P.C. y García-París, M. (2015) Confirmation of reproductive success of *Rivetina baetica* (Rambur, 1838) (Mantodea), a thermophilous species, in continental areas of Central Spain. *Graellsia*, *71*(2): e035

Scardamaglia, R., Fosacheca, S. y Pompilio, L. (2015) Sexual conflict in a sexually cannibalistic praying mantid: males prefer low-risk over high-risk females. *Animal Behaviour*, *99*: 9-14.

Simpson, S.J., Sword, G.A. y Nathan, Lo. (2011) Polyphenism in Insects. *Current Biology*, *21*: R738-R749.

Stireman III, J.O., O'Hara, J.E. y Wood, D.M. (2006) Tachinidae: evolution, behavior, and ecology. *Annual Review of Entomology*, *51*: 525-555.

Sureshan, P.M. (2009) *Podagrion charybdis* Fernando (Hymenoptera: Chalcidoidea: Torymidae) parasitic on ootheca of *Tenodera fasciata* (Olivier) (Insecta: Mantodea): first record from India and redescription. *Journal of Threatened taxa*, *1*(4): 234-235.

Shapiro, A. M. (1976) Seasonal polyphenism. In Evolutionary biology (pp. 259-333). Springer US.

Terra, P.S. (1982) Novos generos e novas espécies de louva-a-deus da América do Sull (Mantodea, Mantidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, *26*: 327-332.

Walker, L. y Gregory I. (2016) Holwell, sexual cannibalism in a facultative parthenogen: the springbok mantis (*Miomantis caffra*). *Behavioral Ecology*, *27*(3): 851-856.

Young, O.P. (2009) Parasitism of *Stagmomantis carolina* (Mantodea: Mantidae) by *Masiphya confusa* (Diptera: Tachinidae). *Annals of the Entomological Society of America*, *102*(5): 842-846.