



Universidad de Concepción
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Doctorado en Sistemática y Biodiversidad

HISTORIAS DE UNA SÚPER MARIPOSA: ¿ES REALMENTE *V. carye*
(HÜBNER 1812) (LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE) UNA MARIPOSA
MIGRANTE? ANÁLISIS DE LA MIGRACIÓN UTILIZANDO DISTINTAS
FUENTES DE EVIDENCIA.

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de
la Universidad de Concepción para optar al grado de Doctor en
Sistemática y Biodiversidad

POR: AMADO VILLALOBOS LEIVA

Profesores Guía: ENRIQUE RODRÍGUEZ SERRANO

HUGO BENÍTEZ DE LA FUENTE

Mayo 2024
Concepción, Chile

Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento

"¿Esperanza? Oídme, oídme bien: la esperanza no vale nada. ¡Nada! No nos conducirá a la victoria, ni hoy ni nunca. Olvidad la esperanza. Olvidadla. Lo que necesitamos aquí es lo que queda cuando esa perra ya no está: necesitamos desesperación. ¿Me oís? ¡Desesperación! Esa sí es una fuerza en la que puedo confiar, ése sí es un credo con el que puedo comulgar.

La desesperación nunca os fallará: cuando no os quede nada siempre estará allí. ¿Y sabéis una cosa?

» No hay nada más peligroso que un hombre desesperado."

– *Lexel Negro*

Para todos aquellos a quienes la vida se les volvió cuesta arriba más de una vez. Para todos aquellos que se vieron obligados a parar y rendirse. A veces está bien parar. A veces está bien rendirse. Y a veces está bien levantarte y volver a empezar de cero.

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis de investigación es el cierre de un proceso que inició desde una lejana mañana de los últimos días de verano del 2008, cuando ingresé por primera vez como estudiante de la carrera de Biología. O quizás comenzó aún más atrás, con un álbum de dinosaurios que recibí a los 4 años, cuando aún no sabía ni leer. O tal vez, es el inicio de una nueva etapa, en la que ese niño que alucinaba y maravillaba con los misterios de la naturaleza y la vida se cierce como un nuevo investigador que contribuirá a entender los procesos evolutivos que dan forma a la realidad que nos rodea. O quizás, sólo se seguirá dedicando a formular preguntas difíciles de responder, para que, junto a otros niños como él, pasen horas divagando y especulando sobre cosas que jamás terminarán por comprender.

Esta etapa que cierra con esta tesis estuvo cargada por decenas de emociones y sucesos que la hicieron difícil de llevar, y probablemente no lo hubiese podido lograr sin el apoyo de quienes me guiaron y acompañaron hasta el final. Agradezco a mis padres por todo el apoyo incondicional, por jamás desalentarme por seguir mi pasión. Por educarme y criarme con amor, y por siempre permitirme jugar. A mi mamá por leerme sobre dinosaurios a pesar de que te producían terror. A mi papá, por tus consejos, por creer en mí, y por elegirme como a tu hijo, aunque nunca fue tu deber. A mis hermanos por estar ahí y por a ratos forzar los desarrollos de personaje.

A mis tutores, al Dr. Hugo Benítez, gracias por confiar siempre en mí, aun cuando a veces ni yo lo hacía. Gracias por abogar siempre por mí y por darme oportunidades que jamás pensé que podría tener. Al Dr. Enrique Rodríguez-Serrano, gracias por motivarme a seguirme desafiando intelectualmente, gracias por validarme académicamente, y gracias por mostrarme un cariño desinteresado que jamás esperé encontrar en la academia. Gracias también al Dr. Cristian Hernández, quien, durante su periodo como director del programa de doctorado, me apoyó y defendió de forma incondicional, aun cuando eso significó en parte sacrificar su tranquilidad, y al igual que mis tutores, verse envuelto en malos ratos y situaciones desagradables. A los tres, muchas gracias por vuestra entereza, probidad y sentido del honor y la justicia.

A mis compañeros de la generación 2018 del Doctorado en Sistemática y Biodiversidad. Gracias por esas infinitas horas de conversa, por esos consejos, y esos buenos momentos. Gracias por forzarme a salir, por escucharme y por enseñarme a ser gentil conmigo mismo. A mis compañeros del Laboratorio de Ecología y Morfometría Evolutiva, gracias por esas largas horas de terreno colectando las muestras que hicieron

capaz esta tesis. A Isabel Lobos, Alejandro Piñeiro y Alejandra Fabres, gracias por todo vuestro impecable trabajo de laboratorio. A Rodrigo por su ojo y pulso morfométrico, y Franco por su destreza al volante, por sus ideas e hipótesis, y por sacrificar sus costillas por el bien de esta tesis. A mis compañeros del Mammalogy Lab, gracias por su compañía, por sus conocimientos y por escucharme mientras desvariaba con mis ideas. A Fran Zamora por acompañarme hasta tarde en el laboratorio y por prestarme tus infinitos conocimientos en mapas. A Katy y Alex, gracias por estar ahí siempre conmigo, gracias por sus ideas y aportes, y gracias por esa hora diaria de almuerzo, que fueron un respiro dentro de esta tormenta.

A mi party. Cherry, Dwenorco, Yasto, Urak, Michifus y, obviamente, al Josems. Gracias por permitirme tener escapes de la realidad. Gracias por las risas y las horas de diversión viviendo aventuras que, quizás nunca pasaron, pero que no dejan de ser reales. A todos mis amigas y amigos que me acompañaron durante este largo camino. A los que ya no están, a los que se quedaron en el camino, a los que siguen y a quienes volvieron. De verdad muchas gracias.

Por sobre todo, a Alfonso, Ponchis, muchas gracias por caminar junto a mí. Por permitirme ser tu compañero. Gracias por tu apoyo y cariño incondicional, gracias por ser las fuerzas que me permitieron llegar al final. Gracias por tu esfuerzo, por tus cuidados, por los buenos y los malos momentos. Gracias por tomar mi mano y por ser el lugar al que siempre puedo llegar a descansar. Gracias por quedarte y por estar.

A la beca de doctorado nacional de ANID por permitirme a seguir el sueño de una carrera académica. A la DEGYD de la UdeC, por vuestra labor e incansable esfuerzo en la búsqueda de la evasiva justicia. A Doris, a Tammy, a Maruzella, a Yasna, a todas y todos quienes trabajan incansablemente para hacer de esta Universidad un lugar más seguro para quienes históricamente más lo han necesitado, de todo corazón, muchas gracias.

Finalmente, a ti, persona que lee este, el producto de años de esfuerzo y dedicación. Muchas gracias por darle voz a mi trabajo, y por no permitir que perezca como conocimiento olvidado en el vacío.

A todos, a todas, sinceramente

Muchas gracias...

Tabla de contenido

Tabla de contenido.....	vi
RESUMEN GENERAL.....	x
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
CAPÍTULO 0.- CIENCIA CIUDADANA.	9
Introducción.....	9
Materiales y Métodos:.....	12
Resultados.....	15
Discusión.....	18
CAPÍTULO 1.- DETECCIÓN DE LINAJES.....	23
Introducción.....	23
Materiales y Métodos.....	27
Resultados.....	33
Discusión.....	38
CAPÍTULO 2.- VARIABILIDAD DE LA FORMA.	42
Introducción.....	42
Materiales y Métodos.....	46
Resultados.....	50
Discusión.....	52
CAPÍTULO 3.- ÍNDICE DE POTENCIAL DE DESPLAZAMIENTO.	56
Introducción.....	56
Materiales y Métodos.....	60
Análisis de datos y elaboración de índices:.....	64
a) Índice alar (W_i).....	64
b) Índice de Potencial de Desplazamiento (D).....	65
Resultados y Discusión.....	67
Discusión Final.....	79
CONCLUSIÓN GENERAL.....	85
BIBLIOGRAFÍA.....	89
ANEXO 1.- Lista de Muestras provenientes del Museo de Zoología UdeC.....	a

Índice de Tablas

Tabla 1.- Localidad de procedencia de las muestras utilizadas en el análisis molecular y su origen de colecta.....	31
Tabla 2.- Sumario de los valores estadísticos para las variables predictoras de la forma del ala anterior en mariposas.....	69
Tabla 3.- Sumario de los valores estadísticos de la importancia de W_i sobre la forma de las alas anteriores (Fw).....	71
Tabla 4.- Sumario de los valores estadísticos de la importancia de W_i sobre: A) las alas anteriores (Fw) y B) las alas posteriores (Hw)	74
Tabla 5.- Sumario de los valores estadísticos de la importancia de D sobre la forma de las alas anteriores (Fw).....	77

Índice de Ilustraciones

Figura 1.- Cartillas para los colaboradores de ciencia ciudadana.	14
Figura 2.- Registro de avistamientos de <i>V. carye</i> en Chile.	16
Figura 3.- Registro de probable nube migratoria de <i>V. carye</i> en Chile.	17
Figura 4.- Mapa de las muestras de <i>V. carye</i> para análisis genómicos.	29
Figura 5.- Valores de Entropía cruzada para cada corrida de <i>snmf</i>	33
Figura 6.- Análisis de PCA para SNPs de <i>V. carye</i>	34
Figura 7.- Análisis de aislamiento por distancia para SNPs de <i>V. carye</i>	35
Figura 8.- <i>Admixture</i> para matriz de ancestría para poblaciones de <i>V. carye</i>	36
Figura 9.- Probabilidad de ocurrencia geográfica poblacional.	37
Figura 10.- Mapa de muestras de <i>V. carye</i> para análisis de morfometría geométrica.	48
Figura 11.- <i>Landmarks</i> para las alas anteriores y posteriores de <i>V. carye</i>	49
Figura 12.- PCA de las formas alares de <i>V. carye</i>	51
Figura 13.- CVA de las formas alares de <i>V. carye</i>	51
Figura 14.- Gráfica de variación de los CS de las alas de <i>V. carye</i>	52
Figura 15.- Antecedentes de baja capacidad de desplazamiento para <i>I. titicaca</i>	62
Figura 16.- Landmarks para alas anteriores y posteriores de distintas especies de mariposas.	63

Figura 17.- Importancia de las variables de descriptores de forma sobre la forma del ala anterior.	68
Figura 18.- Correlación entre el índice alar (Wi) y la forma del ala anterior (Fw).....	71
Figura 19.- PCAs para la variación de las formas alares de las especies modelo....	72
Figura 20.- Importancia de las variables índice alar (Wi), distribución geográfica (bGd) e intercepto sobre la forma del ala anterior (Fw) y posterior (Hw).	73
Figura 21.- Presentación del índice D de Potencial de desplazamiento.	76
Figura 22.- Correlación entre el Potencial de Desplazamiento (D) y Fw	77
Figura 23.- Análisis de 2B-PLS para Fw y Hw	78

RESUMEN GENERAL

Los movimientos migratorios han despertado el interés de los investigadores a través del tiempo, ya que las especies que migran poseen una serie de rasgos fisiológicos y ecológicos correlacionados, que determinan varios aspectos de sus historias de vida. Dentro de los movimientos migratorios, la conducta migratoria es de especial interés ya que es una estrategia biológicamente costosa que implica movimientos de cientos o miles de kilómetros, y que, a diferencia de otros procesos de dispersión, no están determinados por la disponibilidad de recursos, siguiendo rutas de viaje predeterminadas e inmutables, acompañadas de un movimiento incesante hasta el lugar de destino. En el caso particular de los invertebrados, como los insectos, estos movimientos suelen ser sólo de ida, y les toma varias generaciones completar los viajes de ida y vuelta, lo que hace que este comportamiento sea aún más enigmático. En cuanto a los insectos, las mariposas han sido un modelo clásico de migración, y particularmente, el género *Vanessa* ha sido bien estudiado, ya que seis de sus 22 especies se consideran migratorias debido a sus amplios rangos de distribución. Una de estas especies es *V. carye*, cuyo rango de distribución de ~7.000 Km va desde Venezuela a Tierra del Fuego, en Chile, volando desde el nivel del mar a por sobre los 5.200 msnm. No obstante, su estatus como migratoria es nominal, y se propone únicamente debido a la extensión de su rango de distribución, y las semejanzas

que se observan con *V. cardui*, otra especie del género cuyo estatus de migratoria entre Europa y África ha sido ampliamente estudiado y documentado.

En este trabajo se evalúa el estatus de migratoria de *V. carye* basándose en tres enfoques metodológicos. En primer lugar, usando un enfoque de ciencia ciudadana, se colectaron datos de presencia de individuos de *V. carye* a lo largo de Chile, registrando los avistamientos y modelando el movimiento de los individuos en Chile en un contexto temporal. A partir de estos datos, se observa el movimiento de individuos de norte a sur en los meses cálidos y de sur a norte en los meses más fríos. Así mismo, se detecta y se registra por primera vez un evento de movimiento masivo en Chile. En segundo lugar, se utilizaron marcadores moleculares de alto poder resolutivo (*SNPs*) para determinar la variabilidad genética de la especie a lo largo de su rango de distribución, así como detectar la presencia o ausencia de distintos linajes dentro de la especie y cómo estos se relacionan a posibles rutas migratorias. En tercer lugar, utilizando herramientas de morfometría geométrica, se evaluó la forma alar de la especie, con tal de detectar si existen variaciones a través de su rango latitudinal de distribución. Los resultados genómicos indican que *V. carye* es una unidad monofilética discreta a lo largo de su rango de distribución que tiende hacia la homogenización, separándose en dos grandes poblaciones independientes del aislamiento por distancia, en lo que se propone son dos rutas migratorias, una costera y una andina. Así mismo, los análisis de Morfometría geométrica no detectaron variación de la morfología alar de la especie, indicando que esta

posee una forma alar más bien conservada y adaptada a los viajes de larga distancia. De igual modo, se realizaron comparaciones entre la forma alar de *V. carye* y especies modelo de baja y alta capacidad de desplazamiento, donde se observó que el ala de *V. carye* se agrupa con las de aquellas especies documentadas como de alta capacidad de desplazamiento, lo que indicaría que su forma alar posee las características necesarias para llevar a cabo viajes de larga distancia. Estos resultados, concordantes e independientes entre sí, respaldan la hipótesis de que *Vanessa carye* es una especie con conducta migratoria, la cual llevaría a cabo el viaje de larga distancia más extenso de las especies de mariposas en América.

Finalmente, con la información de la variación de la forma alar de las especies con baja y alta capacidad de desplazamiento, se propone un índice numérico de *Potencial de desplazamiento (D)* y un *Índice alar (Wi)*, los cuales podría resultar útiles para determinar *a priori* la ecología de movimiento de las especies de mariposa, en especial para aquellas en las existen vacíos en el conocimiento de su historia natural

INTRODUCCIÓN GENERAL

La capacidad de desplazamiento tiene fuertes efectos en las dinámicas ecológicas y evolutivas de las especies y poblaciones, ya que el movimiento de individuos determina el nivel de flujo génico entre los distintos puntos geográficos que comprenden el rango de distribución de las especies. Este proceso es modulado por otros, tales como adaptación local y evolución de rasgos e historia de vida, lo que en suma se refleja en procesos de especiación (Dieckmann *et al.* 1999). En esta vía, los procesos de dispersión y flujo genético se vuelven fundamentales en las dinámicas evolutivas de las especies, ya que, por un lado, permiten la colonización de nuevos hábitats y la amplitud del rango de distribución de estas, y por otro, disminuyen las probabilidades de extinción y aseguran la persistencia de las poblaciones (Monaghan *et al.* 2001). En este punto, es importante diferenciar entre dos términos que, en español son similares, pero que en inglés evocan significados distintos; *Dispersal*, como el movimiento de individuos desde su rango natal a sitios nuevos, y *Dispersion* como la distribución espacial de los individuos en una población, el cual no es un proceso (Lomolino *et al.* 2017), en este trabajo cuando hablamos de Dispersión nos referimos a *Dispersal*. Si bien la dispersión puede reducir fuertemente las diferencias genéticas entre poblaciones debido al intercambio de individuos, antagónicamente puede producir aislamiento e independencia evolutiva entre unidades geográficas discretas, cuando esta está limitada por

barreras o grandes distancias geográficas que impiden el flujo génico y/o el intercambio de individuos (Alvial *et al.* 2019; Claramunt *et al.* 2012; Frayer & Coughlan 2024). Por esta razón comprender los mecanismos de dispersión vs conectividad entre poblaciones no solo es importante en términos del entendimiento de los procesos ecológicos y demográficos de las especies, sino que también es crítico para predecir la viabilidad y capacidad de recuperación de las especies frente a disturbios antropogénicos y naturales (Lyons *et al.* 2012; Somveille *et al.* 2021; Tesson & Edelaar 2013; Travis *et al.* 2013).

Dentro de las estrategias de movimiento, la migración ha cautivado particularmente la atención de los investigadores, debido a los procesos y mecanismos que implica. Si bien los términos de dispersión y migración podrían parecer similares, ambos evocan condiciones y mecanismos diferentes, ya que la dispersión no considera la capacidad de colonización ni adaptación a nuevos hábitats o ambientes (Bilton *et al.* 2001; Lincoln *et al.* 1998). Además, aunque el término “migración” es utilizado en varias disciplinas biológicas, en áreas distintas a la de la ecología y el comportamiento, se utiliza en contextos que implican marcos temporales más amplios. En Biogeografía, por ejemplo, se refiere a la “migración” como las expansiones de las áreas de distribución de fauna o especies individuales (Lomolino *et al.* 2017), y en genética de poblaciones, por el contrario, se utiliza “migración (m)” para describir el flujo genético entre poblaciones, lo cual considera distintos tipos de movimientos

incluida la conducta migratoria, pero no refiriéndose exclusivamente a esta (Futuyma 2005).

Los movimientos migratorios, que en su gran mayoría están impulsados por las características bióticas y abióticas, espaciales y temporales del hábitat, se diferencian en tres tipos según la duración y longitud del movimiento, el sentido de este, y cuál o cuáles son los factores que lo desencadenan. Si la migración consiste en movimientos de ida y vuelta, durante cortos periodos de tiempo, desencadenados por la disponibilidad de recursos, con el fin de mantener las condiciones óptimas del ambiente, y que una vez saciada la necesidad del recurso conlleva al retorno a la posición o ambiente de origen, entonces se definen como de “mantenimiento de la estación – *Station keeping* -”. Dentro de los cuales podemos encontrar movimientos de orientación simple (kinesis) como algunos taxes (e.g. fototaxismo en *Daphnia magna* (De Meester 1993)), movimientos para forrajeo, comportamiento territorial y conmutaciones (viajes por recursos, por lo general diario, de ida y vuelta – e.g. *Diomedea exulans* (Jouventine & Weimerskirch 1990)); Si los movimientos son impulsados por la disponibilidad de recursos, pero una vez encontrados no implica retorno al hábitat de origen, y produce la expansión del hábitat o rango hogar de la población y/o especie (Jander 1975), entonces estos se definen como de “alcance – *Ranging* -”. Un ejemplo de estos movimientos son las migraciones humanas sucesivas desde África al resto del mundo (Greenwood 1985; Schlebusch & Jakobsson 2018; Timmermann & Friedrich 2016). Finalmente, si

los movimientos son masivos siguiendo rutas rectas predefinidas que no incorporan desvíos, no están determinados por la disponibilidad de recursos y no cesan hasta llegar al lugar de destino, entonces se definen como de “conducta migratoria” (Dingle 2006; Dingle & Drake 2007). Lomolino *et al.* (2017), se refiere a estos movimientos migratorios como “movimientos de ida y vuelta desde el lugar de nacimiento a otras áreas, típicamente en respuesta a la estacionalidad ambiental”. Al ser la conducta migratoria una estrategia costosa en términos ecológicos y evolutivos, para ser llevada a cabo implican la asociación de una serie de rasgos morfológicos, fisiológicos, sensoriales y de comportamiento, potencialmente coevolucionados, y que se activan bajo cierta época del año o condiciones ambientales, con el fin de que el viaje sea lo más rápido y eficiente posible (Dingle 2014; Southwood 1977). Debido a esto, que se reconoce a este tipo de migración como una adaptación a la variabilidad espaciotemporal de recursos, no necesariamente de forma estacional, y a menudo preventiva. Esta estrategia migratoria es fundamental en la dinámica espacial de las poblaciones móviles, distinguiéndose significativamente tanto de la dispersión postnatal (*dispersal*) como de los movimientos característicos de las metapoblaciones (Dingle 2014; Dingle & Drake 2007).

Dentro de las especies con conducta migratoria, los insectos son un modelo particular de estudio, ya que para este grupo el abandono del rango de hogar es permanente. A diferencia de algunos vertebrados como aves, reptiles y mamíferos, donde cada individuo puede llevar a cabo varios eventos

migratorios a lo largo de sus vidas, en el caso de los insectos generalmente toma de varias generaciones completar el viaje de ida y vuelta (Menchetti *et al.* 2019; Talavera *et al.* 2018). La corta esperanza de vida, así como la alta abundancia de los insectos, los vuelve un modelo adecuado para estudiar los efectos ecológicos y poblacionales de los procesos de migración, así como para entender los procesos evolutivos que están detrás de esta conducta. Tal es el caso de la libélula de la especie *Pantala flavescens*, un odonato cosmopolita bien conocido por realizar el viaje migratorio más extenso entre los invertebrados, abarcando entre 14,000 ~ 18,000 Km entre el este de África y el subcontinente Indio, y donde varios investigadores han sugerido que presenta altas tasas de flujo genético y poblaciones panmícticas a lo largo de su rango geográfico del que sólo están excluida la Antártica y partes de Europa (Alvial *et al.* 2017; Christudhas *et al.* 2014; Low *et al.* 2017; May 2013; Troast *et al.* 2016). No obstante, se ha reportado estructuración geográfica acompañada de diferenciación morfológica entre poblaciones continentales e insulares, lo que sugiere evidencia de procesos microevolutivos operando en poblaciones aisladas de esta especie cosmopolita y con fuerte potencial de dispersión (Alvial *et al.* 2019). Un caso contrario ocurre con la mariposa monarca, *Danaus plexippus*, una especie de lepidóptera ampliamente distribuida en el hemisferio norte, y bien conocida por realizar masivos vuelos migratorios, con dos rutas divergentes y bien definidas; una entre el este de Norteamérica y México, y otra entre Hawaii y Nueva Zelanda. No obstante, y a pesar de que en el pasado se

postulaba que ambas rutas migratorias presentaban bajos niveles de flujo génico (MonarchWatch 2011), evidencia reciente sugiere la presencia de flujo genético constante entre poblaciones de ambas rutas migratorias, lo que se evidencia en la baja divergencia entre las poblaciones distribuidas en Norteamérica (Lyons *et al.* 2012). Y si bien esta especie es bien conocida por sus viajes migratorios entre Norteamérica, lo cierto es que muchas de sus poblaciones distribuidas a lo largo del mundo son no migratorias, lo cual puede dar pistas acerca de su historia evolutiva y biogeográfica, ya que esta información puede dar indicios acerca de la evolución de la conducta migratoria, y del porqué algunas poblaciones están geográficamente establecidas, mientras que otras mantienen un comportamiento riesgoso y biológicamente costoso (Clarke & Zalucki 2004; Lyons *et al.* 2012; Zalucki & Clarke 2004). *Vanessa* es otro género de lepidópteras que es conocido porque algunas de sus especies presentan amplios rangos de distribución. Este es un género cosmopolita de mariposas, que contiene alrededor de 22 especies distribuidas en todos los continentes con la excepción de la Antártica (Abbasi & Marcus 2015), de las cuales 6 especies (*V. cardui*, *V. itea*, *V. carye*, *V. virginiensis*, *V. indica* y *V. atalanta*) se consideran migrantes (Wahlberg & Rubinoff 2011). Una de estas especies es *V. cardui*, la cual ha sido ampliamente estudiada, y su conducta migratoria está bien documentada, realizando viajes de ~8.000 Km entre el Ártico y cerca de la región Subantártica en la isla Marion al extremo sur del cono sur de África, atravesando el Sahara y Europa (Nesbit *et al.* 2009;

Stefanescu *et al.* 2007, 2013, 2017; Talavera *et al.* 2018; Talavera & Vila 2017; Wahlberg & Rubinoff 2011). No obstante, mientras que el estatus de especie con conducta migratoria ha sido bien estudiado en *V. cardui*, en algunas de las 5 especies restantes, este estatus es sugerido debido a que poseen rangos de distribución de varios miles de kilómetros (Wahlberg & Rubinoff 2011). Así mismo, en este género se da una interesante paradoja, ya que las especies “migrantes” no están cercanamente emparentadas entre sí, siendo especies hermanas de especies de distribución restringida, inclusive endémicas de sus localidades, y que en algunos casos se encuentran co-distribuidas con especies de amplios rangos de distribución (Abbasi & Marcus 2015; Wahlberg *et al.* 2005; Wahlberg & Rubinoff 2011). Un notable ejemplo son los casos de *V. carye*, *V. terpsichore*, *V. cardui* y *V. anabella*. De estas cuatro especies, *V. cardui* y *V. carye* son consideradas migrantes, mientras que las otras dos especies restantes se consideran de distribución restringida (Wahlberg & Rubinoff 2011). Tanto *V. carye* como *V. terpsichore* se co-distribuyen en Chile, mientras que *V. anabella* se distribuye en parte de la Costa Oeste de E.E.U.U., y algunas poblaciones se solapan con poblaciones de *V. cardui*. Lo mismo ocurre con aquellas especies que poseen similares estrategias de dispersión, *V. carye* es estrechamente emparentada a *V. anabella*, mientras que *V. cardui* está mayormente emparentada con *V. terpsichore* (Abbasi & Marcus 2015; Wahlberg & Rubinoff 2011). Por ello, Wahlberg & Rubinoff (2011), describen al género *Vanessa* como paradoja, ¿cómo es posible que un clado que contiene

alguna de las especies más vágiles y con mayor rango de distribución del planeta, contenga al mismo tiempo especies que son prácticamente endémicas en su rango de distribución?, todo esto hace que el género sea un modelo interesante para el estudio de la evolución de la conducta migratoria, así como los patrones y mecanismos de especiación y diversificación. No obstante, para tal fin es prioritario determinar si las especies que poseen grandes rangos de distribución efectivamente llevan o no a cabo vuelos migratorios de varios miles de kilómetros. Por lo que el objetivo primario de este trabajo es determinar si *V. carye* corresponde efectivamente o no a una especie con conducta migratoria.

Hipótesis general: *V. carye* posee una diversidad genética homogénea a lo largo de su rango de distribución, así como los rasgos y adaptaciones adecuadas para ser considerada como una especie migratoria.

Objetivo general: Determinar el estatus de *V. carye* como una especie migratoria utilizando distintas fuentes de evidencia.

Para poder llevar a cabo este objetivo, y responder la pregunta sobre el estatus migratorio de *V. carye*, se dividió esta tesis en los siguientes capítulos:

CAPÍTULO 0.- CIENCIA CIUDADANA.

Introducción

Debido a la pandemia de Covid-2019, numerosos estudios y tesis de investigación se vieron detenidas, en especial aquellas que dependían de la obtención de datos de campo (Donohue *et al.* 2021; Pyhälö *et al.* 2023; Shoukat *et al.* 2021; Termini & Traver 2020; Wigginton *et al.* 2020). Esta situación hizo evidente la necesidad de la aplicación de nuevos métodos para la obtención de datos de ocurrencia a grandes escalas geográficas y por largos periodos de tiempo, en especial cuando las condiciones, el tiempo y los recursos son limitados. En este sentido, la ciencia ciudadana ha sido una herramienta que ha ido ganando popularidad en los últimos años (Vohland *et al.* 2021), y que cobró relevancia durante la pandemia, debido principalmente a la ventaja en la obtención de datos con las condiciones indicadas (Bhattacharjee 2005; Bonney *et al.* 2009). Otra ventaja de la ciencia ciudadana es que por lo general los esfuerzos de conservación de las especies no sólo implican el entendimiento de la distribución, abundancia, preferencia de hábitats y el movimiento de los organismos a lo largo de amplios rangos geográficos (Hochachka *et al.* 2012), sino que en muchas ocasiones, los esfuerzos de conservación dependen de las presiones que la ciudadanía pueda ejercer sobre la política y la toma de decisiones (Büscher & Fletcher 2019; Castillo-Huitrón *et al.* 2020; Dawson *et al.*

2021; New 2010; Nguyen & Jones 2022; Unsworth *et al.* 2019). Entonces, por lo que involucrar activamente a la población en la obtención del conocimiento de las especies nativas, contribuye de forma positiva a comunicar la importancia de estas entre la sociedad (New 2010; de Sherbinin *et al.* 2021).

Otra de las ventajas de la ciencia ciudadana, recae en la obtención de datos de ocurrencia y de comportamiento en especies con vacíos significativos en el conocimiento de su historia natural (Bonney *et al.* 2009; Conrad & Hilchey 2011; Johnston *et al.* 2023; Newman *et al.* 2012; de Sherbinin *et al.* 2021; Silvertown *et al.* 2011; Vohland *et al.* 2021). Los ejemplos más clásicos de estos son los numerosos estudios de ciencia ciudadana llevados a cabo en la mariposa monarca (*Danaus plexippus*), en los que, gracias a observaciones de ciencia ciudadana, se pudo determinar, por ejemplo, la preferencia de especies vegetales para usar como perchas durante sus migraciones masivas, observándose patrones significativos en un contexto geográfico (Davis *et al.* 2012), o inclusive la reducción tanto en su tamaño poblacional así como en su rango geográfico según datos registrados durante más de 18 años (Howard & Davis 2015).

Un ejemplo de especie con vacíos significativos en el conocimiento de su historia natural, es el de la especie *V. carye*, la cual, a pesar de estar ampliamente distribuida, y de ser considerada una especie de mariposa común (Peña & Ugarte 1996; Vargas 2013), se desconoce gran parte de su biología. Entre estos

elementos, la ecología del movimiento de estas especies ya que es considerada tanto como una especie nominalmente migratoria, así como residente en Chile. Esto último porque hay registros de vuelo durante todo el año (Peña & Ugarte 1996). No obstante, previos esfuerzos de muestreo nos han indicado que la especie no se encuentra de forma constante en algunas localidades a lo largo de Chile, por lo que los datos de avistamiento en tiempo real, y en amplios rangos geográficos, son vitales para la optimización y éxito en las campañas de muestreo, en especial para una especie, la cual suponemos, su presencia en algunas localidades del país es sólo temporal. En este trabajo, utilizando un enfoque de ciencia ciudadana, se pretende determinar los patrones de movimiento de la especie en Chile tanto en un contexto temporal como espacial, con tal de predecir a futuro sus patrones de presencia y ausencia, para a su vez encontrar evidencia que ayude a responder la pregunta “¿Es *V. carye* una especie migratoria?”

Hipótesis: Los avistamientos de *V. carye* en Chile son concordantes con una especie con conducta migratoria.

Objetivo específico: Determinar la variación de la presencia y ausencia de *V. carye* a lo largo de su rango de distribución en Chile.

Materiales y Métodos:

Obtención de datos: Para la obtención de datos de avistamientos a lo largo de Chile, se reclutó voluntarios a través de plataformas de Redes Sociales (*RRSS*), mediante el grupo de Facebook “¿¿Has visto esta Mariposa?? (Proyecto: Historias de una Súper mariposa)” (Link 1: <https://www.facebook.com/groups/3763477433733178>). Para esto se elaboró un protocolo de identificación y colección de datos (Figura 1) el cual se compartió entre los voluntarios. Así mismo, mediante el grupo de Facebook, los usuarios adscritos compartían material audiovisual de sus avistamientos, los cuales fueron verificados por los miembros del equipo para asegurar que el avistamiento correspondiera a la especie de estudio. Se registraron los datos publicados entre enero de 2020 y junio de 2023, los que fueron registrados en planillas, señalando la fecha de avistamiento, la localidad, posición geográfica (aproximada en muchos casos) y, de estar disponible, el número de individuos observados. Además, se registraron los avistamientos registrados en la plataforma iNaturalistCl (Robinson *et al.* 2010) a través del proyecto “Has Visto esta mariposa? *Vanessa carye*, historias de una súper mariposa”, (Link 2: <https://inaturalist.mma.gob.cl/projects/has-visto-esta-mariposa-vanessa-carye-historias-de-una-super-mariposa>), filtrando las observaciones verificadas y con ocurrencia en Chile. En total se colectaron datos de avistamiento entre los años 2009 a 2023 además de dos registros únicos en 1980 y 1996.

Los datos de ocurrencia fueron graficados usando los paquetes de R *ggplot2* y *maps*, y fueron filtrados según el mes de ocurrencia y la estacionalidad anual. Además, se realizó un modelamiento en vídeo y formato .gif, superponiendo los mapas generados por el software Diva-Gis v7.5 (Hijmans *et al.* 2012).

Protocolo de identificación de *Vanessa carye*

La especie modelo de estudio que se está colectando es la mariposa de la especie *Vanessa carye*, esta se caracteriza por poseer coloración anaranjada en la cara exterior de las alas, además de una serie de puntos y líneas negras. Se diferencia de *V. terpsichore*, la otra especie de *Vanessa* presente en Chile, ya que *V. carye* posee 4 "ojos" en las alas posteriores, mientras que *V. terpsichore* sólo posee 2.






Figura 1. Vista dorsal y ventral de *V. carye*. Nótese el diseño de 4 "ojos" en ambas alas posteriores.

Protocolo de Colecta y almacenamiento de muestras de *V. carye*

- 1) La captura de las mariposas se realiza utilizando idealmente una red entomológica.
- 2) Una vez capturada la mariposa con la red, tomar con cuidado de no dañar las alas, y con los dedos índice y pulgar, realizar presión en el tórax de la mariposa.
- 3) Una vez que la mariposa esté inerte. Depositar en un sobre de papel, cuidando que las alas estén en posición plegada, para no dañarse, y cuidando de que, en caso de que algún apéndice se caiga, quede dentro del sobre.
(IMPORTANTE: Sólo debe haber una mariposa por sobre)
- 4) En el sobre escribir la fecha de colecta (formato: dd/mm/aa) y localidad de colecta (si es posible, incluir coordenadas geográficas).
- 5) Almacenar los sobres en un recipiente con tapa, idealmente hermético, y este mantener en el congelador*
*Si se está en terreno, las muestras pueden aguantar un par de días, cuidando no exponerlas al calor, luz directa, ni humedad.

Fondocv iniciación: Nº 11180366

Coordinar la entrega de muestras al correo: avillaleiv@gmail.com

Figura 1.- Cartillas para los colaboradores de ciencia ciudadana. A) Cartilla para la correcta identificación de la especie. B) Protocolo de captura, toma de datos y almacenamiento de las muestras.

Resultados

Se colectaron 1065 registros de avistamientos que representan 318 localidades a lo largo de Chile. La gráfica de ocurrencias a lo largo del país muestra que los avistamientos tienden a desplazarse hacia latitudes más altas durante los meses más cálidos, de primavera y verano, mientras que éstas tienden a desplazarse hacia zonas de latitudes más bajas durante los meses de otoño e invierno (Figura 2). Esta tendencia de movimiento puede observarse mejor en la siguiente gráfica de movimiento:

(Link 3:

<https://drive.google.com/file/d/1WuPed5sgYOZneRmANPc18R1CXeDMjurV/view?usp=sharing>).

De igual modo, gracias a los reportes de nuestros colaboradores, se pudo evidenciar la presencia de altas concentraciones de individuos de *V. carye* en localidades discretas, las cuales dejaban de ser avistadas en periodos de alrededor de 48 horas, para luego ser reportadas en otras localidades a varios kilómetros de distancia (Figura 3).

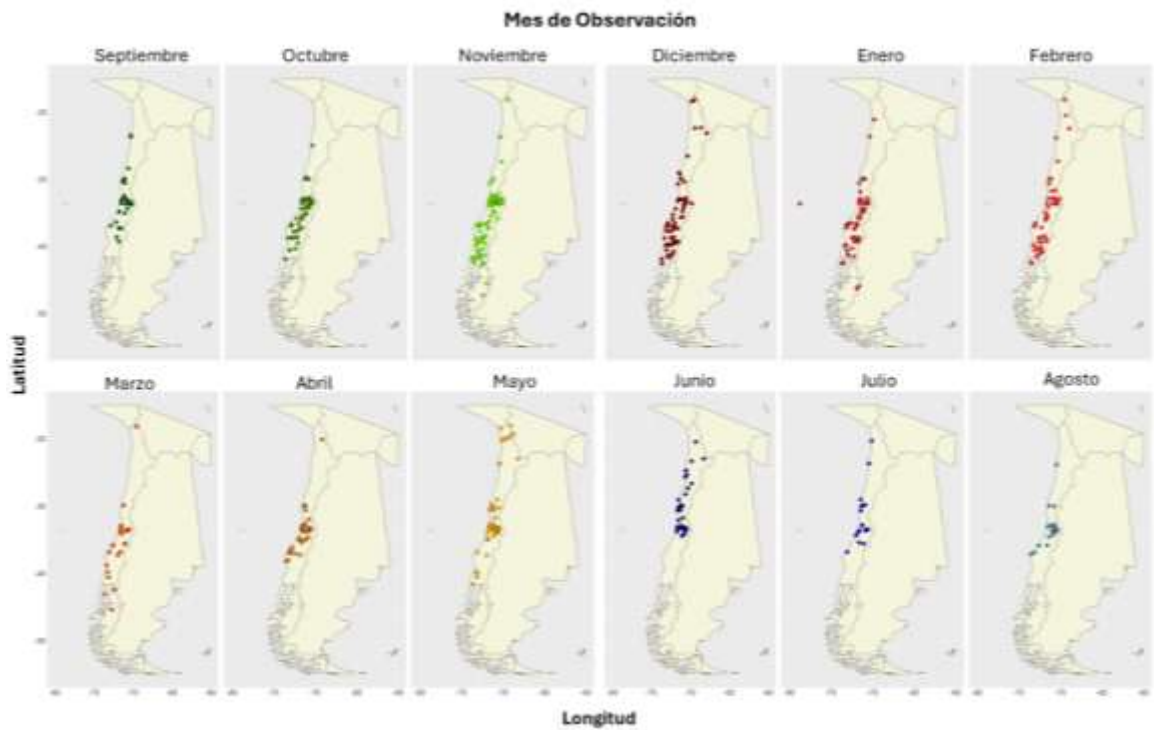


Figura 2.- Registro de avistamientos de *V. carye* en Chile. Los datos de presencia fueron obtenidos por ciencia ciudadana, mediante registros en RRSS y la plataforma iNaturalist. El gradiente de colores corresponde a las estaciones anuales (Verde = primavera; Rojo = verano; Naranja = otoño; Azul = invierno).

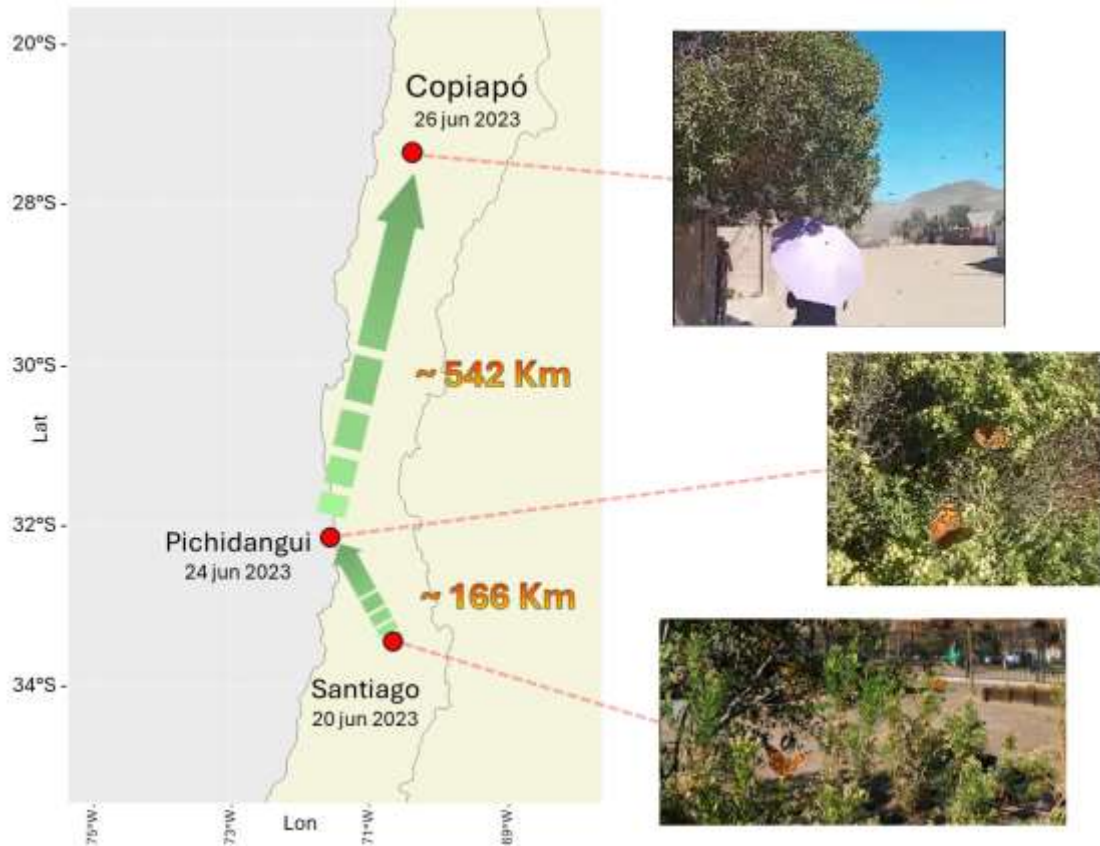


Figura 3.- Registro de avistamientos de probable nube migratoria de *V. carye* en Chile. Los datos de presencia fueron obtenidos mediante registros de ciencia ciudadana, enviados a nuestras R.R.S.S. Se registra el movimiento de la Nube de individuos entre Santiago (~33°S) y Copiapó (~ 26°S) en un lapsus de seis días (Link 4: [https://drive.google.com/file/d/1qtf7h167va9p_t36b9qQs15-VYPE8CC /view?usp=sharing](https://drive.google.com/file/d/1qtf7h167va9p_t36b9qQs15-VYPE8CC/view?usp=sharing))

Discusión

Los resultados de este estudio revelan evidencia preliminar que sugiere un posible comportamiento migratorio en *V. carye*. A través del análisis exhaustivo de una gran cantidad de datos de ciencia ciudadana, pudimos identificar un patrón de movimiento de individuos desde latitudes bajas hacia latitudes más altas durante los meses más cálidos de primavera y verano en el hemisferio sur, seguido de un movimiento en sentido contrario durante los meses más fríos. Estos hallazgos constituyen los primeros registros formales de movimientos estacionales masivos de individuos en esta especie. En este sentido, las colaboraciones con la ciencia ciudadana han demostrado ser una potente herramienta para comprender y estudiar los fenómenos de ocurrencia y movimiento de los individuos en escalas temporales y espaciales que, de otra forma, resultarían imposibles de abordar para los equipos de investigación tradicionales.

Si bien es fundamental reconocer que las observaciones de ciencia ciudadana pueden presentar ciertas imprecisiones (Aceves-Bueno *et al.* 2017; Di Cecco *et al.* 2021; Conrad & Hilchey 2011; Johnston *et al.* 2023; Kosmala *et al.* 2016; van der Velde *et al.* 2017), la gran cantidad de datos recopilados de distintas fuentes en este trabajo respaldan los resultados observados. Y si bien parece haber un sesgo relacionado a las zonas urbanas y la marcada estacionalidad de Chile, consideramos que estos sesgos no invalidan

completamente estos resultados, ya que revisiones previas han demostrado que los datos recopilados mediante de ciencia ciudadana pueden ser tan precisos como los recopilados por especialistas (Bonter & Cooper 2012; Kosmala *et al.* 2016; Mesaglio & Callaghan 2021; Silvertown *et al.* 2011; van der Velde *et al.* 2017), por lo que sería necesario realizar una revisión exhaustiva de estos con tal de considerarlos válidos o no.

Por otro lado, gracias a los registros de ciencia ciudadana, a partir de observaciones anecdóticas independientes entre nuestros colaboradores y de forma casi simultánea en el tiempo, se pudo detectar lo que parece ser un movimiento en masa de individuos de *V. carye* desde Santiago (~33°S) hacia el norte en Copiapó (~26°S), movimiento de >600 Km. Este movimiento es concordante con lo observado por los registros de ciencia ciudadana, donde parece haber un movimiento masivo de sur a norte durante el periodo de otoño-invierno. Por lo que, de comprobarse el estatus migratorio de *V. carye*, este sería el primer registro oficial de una nube migratoria estacional. Este hallazgo, aunque preliminar, proporciona una valiosa perspectiva sobre el comportamiento de la especie a lo largo de su rango de distribución en Chile, que abre posibilidades a futuros estudios sobre los patrones migratorios de *V. carye* y su impacto en la dinámica de la población y los ecosistemas.

En última instancia, este estudio destaca la importancia de la ciencia ciudadana y el alcance que estos proyectos tienen en la población, quienes

siempre se muestran ávidos y dispuestos a colaborar, en especial cuando el modelo de estudio es una especie carismática (Callaghan *et al.* 2022; Castillo-Huitrón *et al.* 2020; Di Cecco *et al.* 2021; Nguyen & Jones 2022). Así mismo, y en el caso específico de este proyecto de investigación, en el que la información de la historia natural de *V. carye* es escasa, la comunicación en tiempo real con los voluntarios a lo largo del país nos ayudó a obtener muestras en los extremos de la distribución de la especie. Anteriormente, a inicios del año 2021, se realizó una salida a terreno de 15 días en la región de Magallanes y la Antártica Chilena (~53°S, ~70°W), la cual, a pesar del esfuerzo de muestreo, con más de 3.574 Km recorridos, no se encontró la especie. 48 horas posteriores al término de la campaña, nuestros colaboradores reportaron una nube de mariposas en la ciudad de Puerto Montt (~41°S, ~72°W), y 48 horas tras el reporte, se realizó una improvisada campaña de colecta en la zona informada. Nuevamente no se encontró la especie (aunque se obtuvieron 2 muestras por parte de nuestros colaboradores), pero gracias a la información en tiempo real de las comunidades de RRSS, se nos informó que la supuesta nube migratoria se encontraba ~130 Km al norte, en la localidad de Lago Ranco (~40°S, ~72°W). Finalmente, esta nube de mariposas fue seguida hasta la ciudad de Valdivia (~39°S, ~73°W). Es decir, sin la invaluable colaboración de la comunidad, habría sido imposible obtener muestras en el rango sur de distribución de la especie, en especial en el contexto de la pandemia de Covid-19, en la que la obtención de permisos para realizar campañas de terrenos u otras actividades no esenciales, era una

limitante crítica. También es importante señalar que, si bien los datos pueden estar sesgados hacia las zonas más pobladas y los periodos con condiciones climáticas más cálidas, la significativa cantidad de datos comprendidos principalmente dentro de 14 años hace de estos una valiosa fuente de información, la cual puede ser utilizada en posteriores análisis de modelos de ocurrencia, tal como los modelamientos de nicho. Así mismo, los reportes y seguimiento de la nube de mariposas entre Puerto Montt y Valdivia representan un segundo evento de movimiento masivo, y es el primer reporte en tiempo real de un movimiento migratorio para la especie *V. carye*. Información que respalda la hipótesis de que esta es una especie con conducta migratoria. En otros trabajos, se ha hecho patente la utilidad e importancia de los proyectos de ciencia ciudadana, donde han podido obtener información que por otros métodos han demostrado ser infructuosos. Uno de estos casos es el trabajo de Howard & Davis (2009), en el que, mediante ciencia ciudadana, se pudo identificar las rutas migratorias de *D. plexippus* entre Canadá y México incluso para diferencias entre rutas de corta y larga distancia, mientras que con metodologías como el marcaje y recaptura habían demostrado ser inefectivas. Otro ejemplo similar es el trabajo de Supp *et al.* (2015), en el cual, mediante registros de ciencia ciudadana recobrados de la plataforma *e-Bird*, se pudieron identificar cambios en los patrones temporales y espaciales en las migraciones anuales y estacionales de seis especies de colibríes nativos de Norteamérica, donde encontraron que los patrones migratorios son más variables a escala estacional que a escala anual,

remarcando la sensibilidad de las observaciones de ciencia ciudadana al ser capaz de coleccionar datos en periodos de tiempo acotado.

En definitiva, este estudio contribuye en señalar a los proyectos de ciencia ciudadana como una poderosa herramienta para la comprensión de los patrones de movimiento de *V. carye* a nivel de individuos a través de amplias ventanas temporales y abarcando grandes rangos geográficos. A pesar de las limitaciones inherentes a los datos recopilados, los resultados obtenidos brindan una valiosa perspectiva sobre el comportamiento de esta especie a lo largo de su distribución en Chile, lo que es de gran importancia para dar luces sobre su posible conducta migratoria. Si bien se requiere precaución al interpretar estos hallazgos, la colaboración entre investigadores y la ciudadanía ha permitido identificar movimientos significativos y potencialmente migratorios de *V. carye*, como el registrado desde Santiago hasta Copiapó, siendo estas observaciones los primeros registros formales de movimientos estacionales masivos de individuos. Estos hallazgos resaltan la importancia de la ciencia ciudadana como una herramienta complementaria en la investigación biológica y subrayan la necesidad de considerar tanto sus beneficios como sus limitaciones en futuros estudios sobre la migración de especies.

CAPÍTULO 1.- DETECCIÓN DE LINAJES.

Introducción

La conducta migratoria es un rasgo necesario de analizar para comprender correctamente los procesos ecológicos y evolutivos de las especies. Esta conducta representa una estrategia ecológica que implica significativas adaptaciones correlacionadas tanto de la morfología como de rasgos fisiológicos y morfológicos de la de los individuos, así como la selección de rutas migratorias, las cuales son un rasgo hereditario que define a las poblaciones de la especie y que resultan prácticamente invariables a través del tiempo (Dingle 2014; Dingle & Drake 2007; Lyons *et al.* 2012; O'Corry-Crow *et al.* 1997; Petit & Mayer 2000; Russell *et al.* 2005). En este sentido, y ante el escenario de una especie con un amplio rango de distribución, como es el caso de *V. carye*, es prioritario determinar si el modelo de estudio corresponde a una unidad evolutiva o linaje discreto, es decir, a un grupo de organismos que comparten un ancestro evolutivo común exclusivo y que forman agrupaciones claramente definidas y separadas del resto de los organismos (De Queiroz 2005). Alternativamente, a lo largo del rango de distribución podrían co-ocurrir poblaciones con distinto grado de intercambio genético entre estas. En otro extremo, a lo largo del rango de distribución podrían existir distintas unidades evolutivas independientes, como es

lo que ocurre en aquellos complejos de especies crípticas (Hebert *et al.* 2004; Krück *et al.* 2013; Pfenninger & Schwenk 2007; Shirley *et al.* 2015).

Para Harvey *et al.* (2019), la formación de poblaciones aisladas, sin flujo génico entre ellas, involucran múltiples procesos, los cuales funcionan como barrera para un exitoso proceso de especiación, y a su vez están fuertemente determinados por el aislamiento reproductivo el cual persiste a través del tiempo. No obstante, en aquellas especies ampliamente distribuidas, aunque las barreras no sean virtualmente infranqueables, las características propias del ciclo de vida de una especie, tales como, su tasa de mutación y el aislamiento por distancia, pueden ser barreras teóricas suficientes para producir diferencias genéticas significativas entre las poblaciones ubicadas a los extremos de la distribución, ocurriendo especiación parapátrica (Claramunt *et al.* 2012; Wahlberg & Rubinoff 2011). En especies con conducta migratoria se ha evaluado la estructuración poblacional, mostrándose que poseen baja estructura genética, con poblaciones geográficas más uniformes y menor diferenciación intraespecífica, en comparación con aquellas especies no migratorias o con baja dispersión, que tienden a ser más proclives a especiar (Belliere *et al.* 2000; Claramunt *et al.* 2012; Gaston 1998; Helbig 2003; Riginos *et al.* 2014). Aunque la información genética no siempre ha resultado útil para estudios migratorios (Brattström *et al.* 2010), el aumento en la cobertura genómica, mediante el uso de Polimorfismos de Nucleótidos Únicos (*SNPs* por su siglas en inglés), ha mejorado el poder de resolución de los datos, lo que permite resolver situaciones donde existe

estructura poblacional débil o ausente (Chan *et al.* 2017; Chieu *et al.* 2023; Nascimento-Schulze *et al.* 2023; Norambuena *et al.* 2021; Normile 2009; Seeb *et al.* 2011; Therkildsen *et al.* 2013), mostrando ser más eficiente en la detección de divergencias en comparación con otros marcadores, tales como microsatélites o ADN mitocondrial (Bensch *et al.* 2002; Colli *et al.* 2018; Krück *et al.* 2013). En consecuencia, es una herramienta útil para el estudio de la conducta migratoria, ya que permite el estudio de procesos migratorios a larga escala geográfica y discontinuos en el tiempo (Perry *et al.* 2017), así como para la estimación de especies crípticas en complejos de especies migratorias que alternan entre alopatría y simpatría, aunque no haya ausencia total de aislamiento (Battey & Klicka 2017; Chan *et al.* 2017). En este sentido, marcadores moleculares como los *SNPs*, han demostrado ser una poderosa herramienta para analizar la estructuración geográfica de las poblaciones e inferir patrones de flujo genético a larga escala, como lo observado en la libélula migratoria y cosmopolita *Pantala flavescens* en la que, mediante marcadores moleculares mitocondriales no se evidenció diferenciación genética a lo largo de su rango de distribución (Alvial *et al.* 2017; Troast *et al.* 2016), pero que en posteriores revisiones utilizando marcadores moleculares de alta resolución, como los *SNPs*, se detectó estructuración entre el continente y las localidades insulares, dando señales de procesos microevolutivos que operan en poblaciones aisladas (Alvial *et al.* 2019). Además, los *SNPs* han demostrado ser informativos para inferir patrones de dispersión a larga distancia en insectos (Kim & Sappington 2013; Perry *et al.*

2017; Sun *et al.* 2015), por lo que se son una herramienta adecuada para responder la pregunta ¿Es *V. carye* una unidad poblacional panmíctica, presenta poblaciones definidas o es un complejo de especies?

Hipótesis: Al ser *V. carye* una especie con conducta migratoria, está sometida a constantes procesos de homogenización genética a lo largo de su rango de distribución.

Objetivo específico: Determinar la situación de linajes dentro de *V. carye* a lo largo de su rango de distribución, utilizando herramientas moleculares para analizar variables como la estructuración geográfica, la presencia o ausencia de unidades geográficas discretas, y el flujo genético a lo largo del rango de distribución, entre otras.

Materiales y Métodos

Localidades y muestreo: Para el desarrollo de este trabajo, se realizaron colectas en terreno, entre abril de 2018 y abril de 2023, colectándose un total de 368 muestras de 42 localidades chilenas distribuidas entre los 18°S y 41°S. Así mismo, se obtuvieron muestras internacionales entre los 5°N y 17°S, comprendiendo 121 muestras de 11 localidades. Además, se obtuvieron muestras procedentes de colecciones del Museo de Zoología de la Universidad de Concepción y de Colecciones privadas, comprendiendo 44 muestras de 10 localidades distribuidas entre los 8°N y 53°S. En total se obtuvieron 533 muestras procedentes de 63 localidades distribuidas a lo largo del rango de distribución latitudinal y altitudinal (0 a 5200 m.s.n.m.) de la especie (Figura 4).

En el caso de las muestras colectadas en terreno y de origen internacional, los individuos fueron geo-referenciados de acuerdo con su lugar de captura y rotulados. Las alas fueron extraídas y montadas en placas de vidrio respetando su esquema fisionómico, con tal de facilitar la fotografía y digitalización (ver capítulo 2). Los cuerpos fueron fijados en alcohol de 90° y almacenados a -20°C.

Extracción de ADN, amplificación y genotipificación: El ADN se extrajo a partir de tejido muscular de piernas y tórax utilizando protocolos estándar de laboratorio (Kilian *et al.* 2012). Se realizó la digestión de las muestras (150 ng de ADNg) usando una combinación de enzimas de restricción sensible a la

metilación, tanto de corte frecuente y rara (PstI y SphI, respectivamente) (Kilian *et al.* 2012). Los fragmentos más pequeños del ADN digerido (menos de 200 pb) fueron ligados a un adaptador de código de barras (de 6 a 9 pb de longitud) y se amplificaron mediante PCR. Los productos de PCR fueron estandarizados en concentración y agrupados para la secuenciación en un único carril HiSeq2500/Novaseq6000 (*Illumina*) a una profundidad de lectura de 1.2 millones (se reunió una placa de 94 muestras en cada carril). La profundidad media de lectura fue de 10,719 con un valor mínimo de 4.1 y un máximo de 76.1. Los productos de PCR se purificaron y secuenciaron utilizando los servicios de la empresa DArT (*Diversity Arrays Technology*) (Kilian *et al.* 2012).

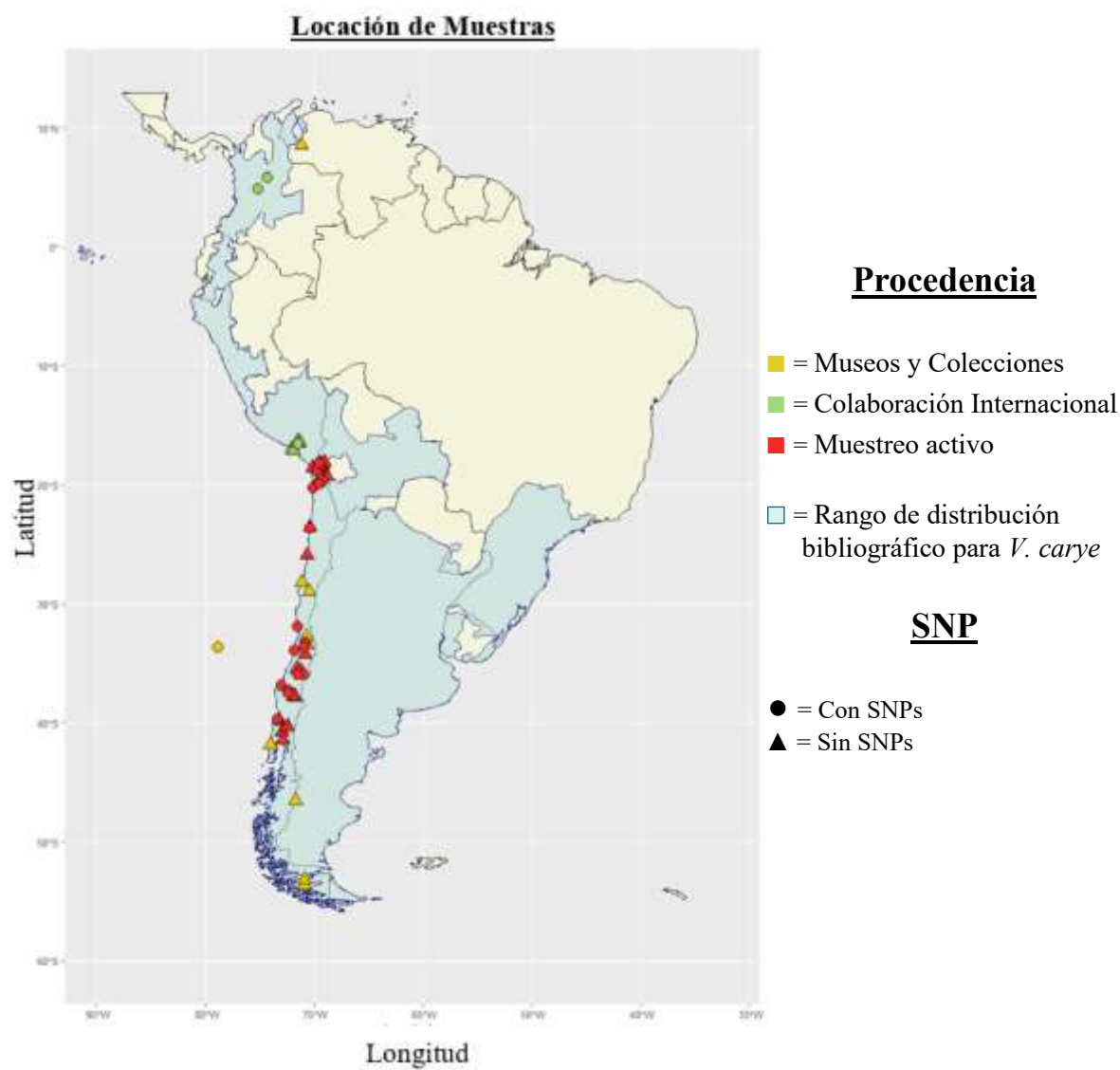


Figura 4.- Mapa de procedencia de las muestras obtenidas a lo largo de la distribución de *V. carye*. Los puntos representan la localidad de procedencia de las muestras, los colores su origen (colecciones, colecta internacional, muestreo nacional) y la forma indica si se poseen o no datos genómicos (círculo = Si, triángulo = No). El polígono azul representa la distribución descrita para la especie.

Edición y alineación de secuencias: Las secuencias de *SNPs* se obtuvieron mediante edición y alineamiento de los genomas a partir de un genoma de referencia de *V. cardui* desde NCBI (Número de acceso al genoma: GCF_905220365.1, Scaffold N50: 14.6 Mb, Integridad BUSCO: 99.2%) mediante los protocolos de la empresa DArTSeq (Kilian *et al.* 2012), y se llevó a cabo un control de calidad de las secuencias para garantizar la precisión y calidad de los datos (Gruber *et al.* 2024). Los datos recibidos fueron analizados utilizando el paquete *dartR* (Gruber *et al.* 2024). Se obtuvo un total de 48.872 *SNPs* diploides para 137 individuos representantes de 23 localidades a lo largo de su rango de distribución. Los datos fueron limpiados con tal de eliminar la información espuria, según los criterios de; Loci con proporción de *missing data* mayor al 20%; Reproducibilidad superior al 80%; Loci secundarios; Loci monomórficos; e individuos cuya calidad de secuencia sea menor al 80%. Tras la aplicación de los filtros, se recuperaron 6.027 *SNPs* para 136 individuos de 23 localidades (Tabla 1).

Tabla 1.- Localidad de procedencia de las muestras utilizadas en el análisis molecular y su origen de colecta.

localidad	País	Cod Loc	Origen	Lat	Long
Antofagasta	Chile	Ant	Muestreo	-23.6463889	-70.3980556
Concepción, Cerro Caracol	Chile	Ccp	Muestreo	-36.8324167	-73.0465833
Chusmiza	Chile	Chz	Muestreo	-19.68475	-69.1834444
Codpa	Chile	Cod	Muestreo	-18.8326111	-69.7437222
Chicureo, Colina	Chile	Col	Muestreo	-33.2852778	-70.8280556
Parque Guaiquivilo	Chile	Gua	Muestreo	-35.97242	-70.980303
Iquique Este	Chile	Iqe	Muestreo	-20.2476972	-70.12704722
Iquique Sur	Chile	Iqs	Muestreo	-20.2722972	-70.12845
Iquique Unap	Chile	Iqu	Muestreo	-20.2441528	-70.14058611
Isla Robinson Crusoe, Arc. Juan Fernández	Chile	Irc	Colección	-33.645765	-78.844002
La Mona, Los Ángeles	Chile	LaM	Muestreo	-37.3309167	-72.37280556
Los Ángeles	Chile	Las	Muestreo	-37.4695833	-72.35258333
Linares Predio Arandano	Chile	Lpa	Muestreo	-35.9303889	-71.49513889
Los Vilos	Chile	Lvi	Muestreo	-31.913604	-71.510494
Colombia	Colombia	Mur	Internacional	4.873497	-75.170450
Navidad	Chile	Nav	Muestreo	-33.95119	-71.832473
Colombia	Colombia	Nog	Internacional	5.833131	-74.302232
Cerro Camino Oncol	Chile	Onc	Muestreo	-39.7700278	-73.31461111
Peñaflor	Chile	Pnf	Muestreo	-33.6016667	-70.87
Putre	Chile	Put	Muestreo	-18.1972222	-69.55955556
Tarapacá, Pueblo	Chile	Trp	Muestreo	-19.9246944	-69.5124167
Valdivia Curva Torobayo	Chile	Vct	Muestreo	-39.7429444	-73.37975
Yarabamba	Perú	Yar	Internacional	-16.5459611	-71.48576667

Detección de linajes, estructura geográfica y diversidad genética: Para establecer agrupaciones a partir de la diversidad genética observada se llevó a cabo análisis de coordenadas principales (PCoA). Posteriormente se evaluó si el resultado anterior está influenciado por la distancia geográfica entre las localidades de muestreo con un test de Mantel con el paquete de R “*dartR.spatia*” (Gruber *et al.*

2023) para analizar la relación entre la distancia genética y la distancia geográfica. Además, para establecer diferenciación poblacional o la presencia de linajes evolutivos independientes se realizó un análisis de ancestría por medio de un análisis de *admixture* mediante un enfoque de factorización de matrices no negativas esparsas (*sNMF*) con una corrida de 100 repeticiones realizado por el paquete de R “LEA” (Frichot & François 2015). Se seleccionó una cantidad de poblaciones ancestrales $K = 2$, según los valores de validación cruzada del valor mínimo de entropía (Figura 5). Los valores de ancestría fueron graficados usando la función *barchart*. Además, los valores de ancestría de la matriz Q (Caye *et al.* 2017) fueron graficados según las coordenadas geográficas de las muestras en el paquete de R “*tess3r*” (Caye *et al.* 2016).

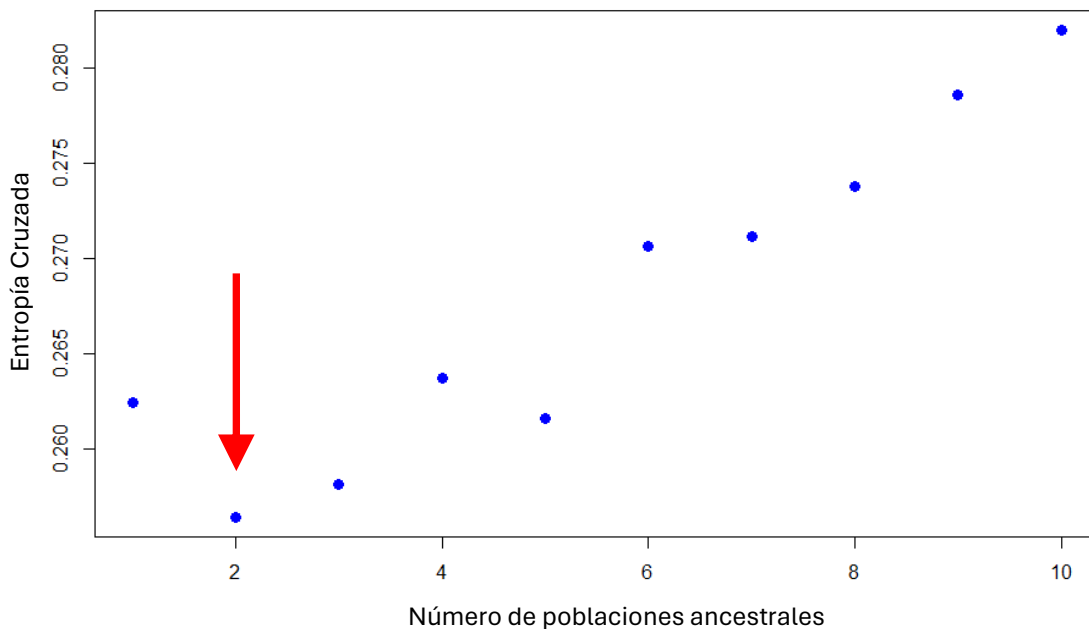


Figura 5.- Valores de Entropía cruzada para cada corrida de *snmf* con k poblaciones entre 1 y 10. La flecha roja indica el valor de k más probable.

Resultados

El análisis de PCoA (Figura 6) muestra dos clusters de individuos, uno que agrupa principalmente a localidades costeras y otro que agrupa principalmente a localidades andinas. Por otro lado, la prueba de Mantel a través de 999 permutaciones muestra que no existe un efecto significativo de la distancia geográfica sobre la distancia genética, no evidenciándose efecto significativo por el aislamiento por distancia ($r = 0.238$, $p = 0.001$) (Figura 7).

El análisis de ancestría (Figura 8), muestra la existencia probable de 2 poblaciones ancestrales, una andina (Verde) y una costera (Naranja), no evidenciándose fuerte estructuración entre ambas poblaciones, estando la mayoría de las localidades representadas en distinta proporción a lo largo de la gráfica, además de observarse la presencia de individuos híbridos entre ambas poblaciones lo que descarta que sean poblaciones con estructuración total, o linajes evolutivos independientes.

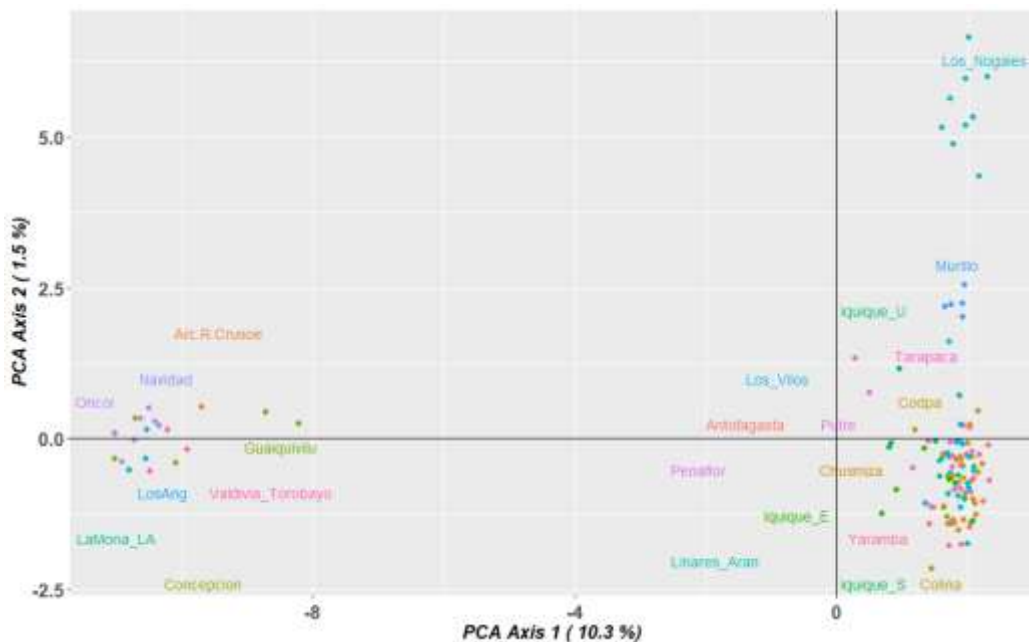


Figura 6.- Análisis de componentes principales realizados sobre 6.027 *SNPs* para 136 individuos de 23 localidades distribuidas a lo largo de ~5.000 Km. Un total de 11.9% de variación es capturada por las primeras dos coordenadas principales.

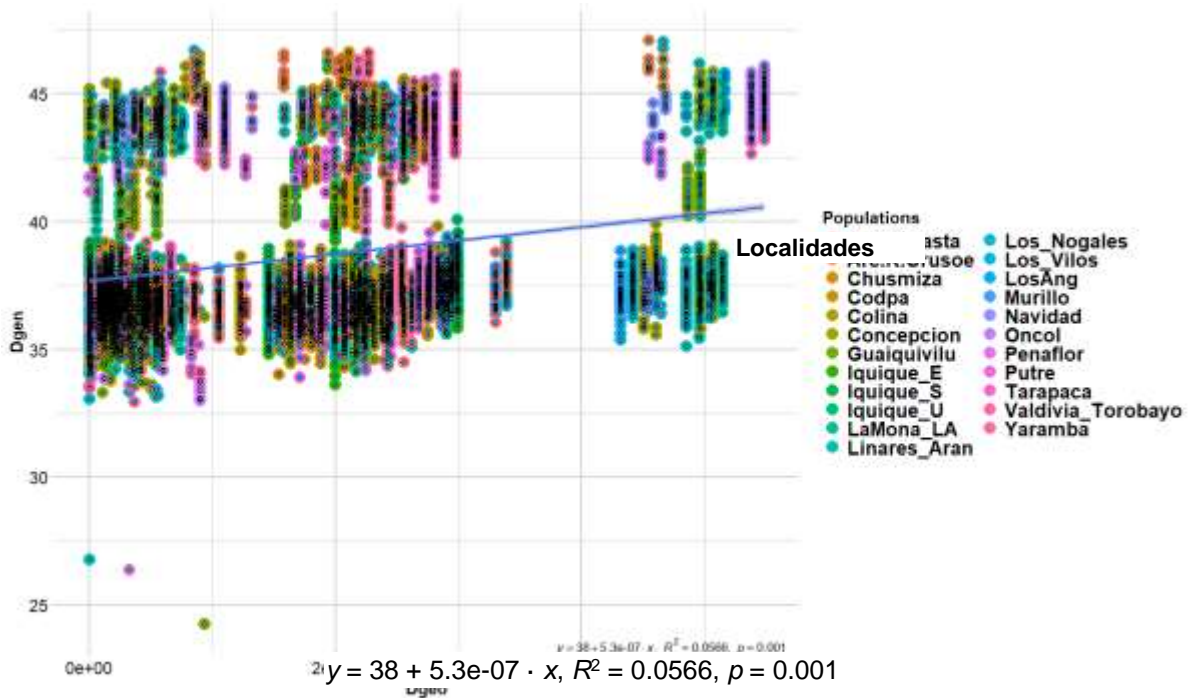


Figura 7.- Análisis de distancia geográfica (Dgeo) y distancia genética (Dgen) para los datos de SNPs de individuos de *V. carye* colectados a lo largo de su rango de distribución.

De igual modo, la representación de los valores de ancestría en la matriz geográfica (Figura 9) muestran una población de distribución probablemente costera y una de distribución probablemente andina (los colores en el mapa son concordantes a los de la matriz de ancestría).

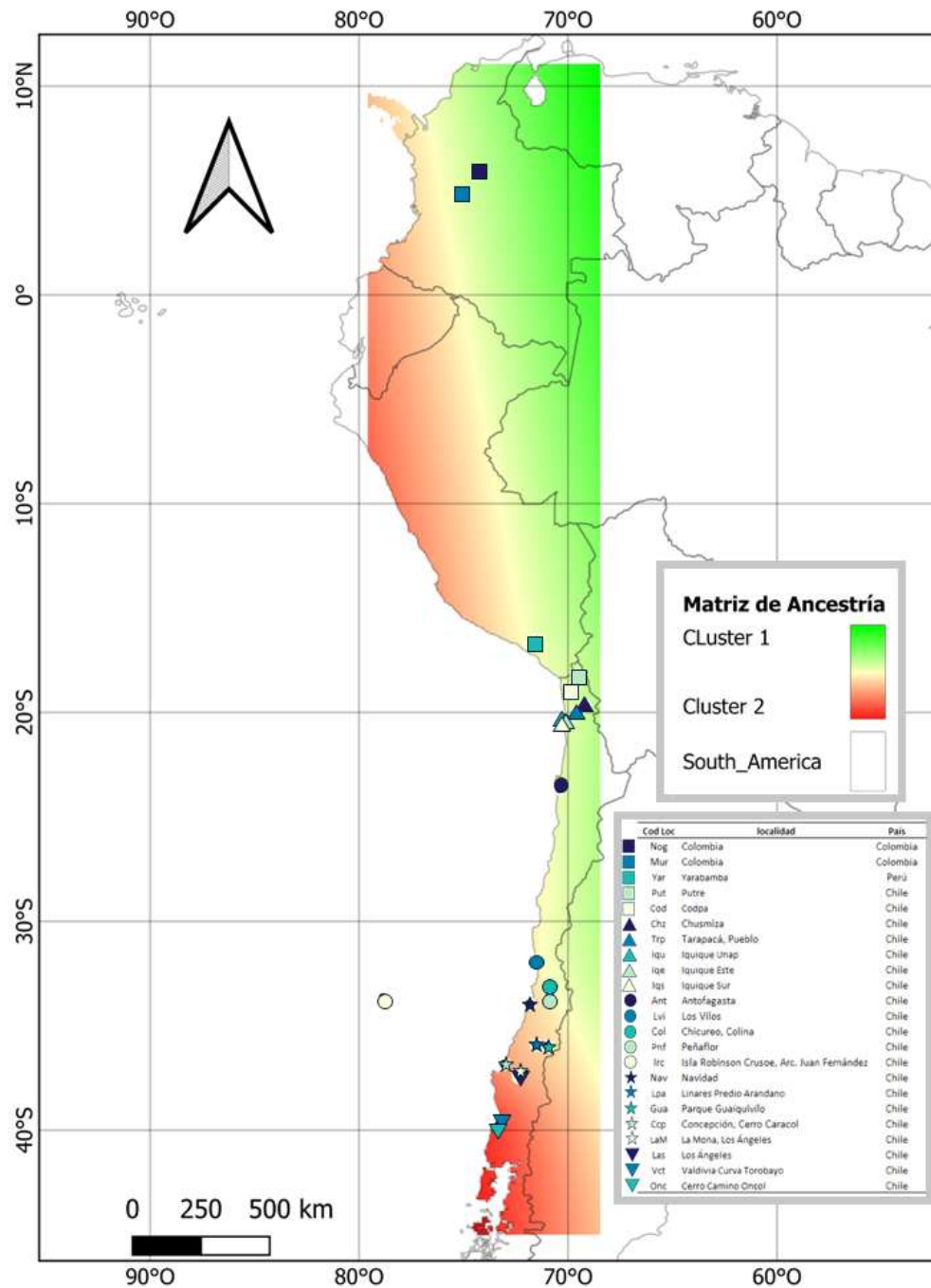


Figura 9.- Probabilidad de ocurrencia geográfica para cada *cluster* génico según los valores de la matriz de ancestría para las poblaciones de *V. carye*. El color corresponde al de cada *cluster* génico.

Discusión

Los análisis de *SNPs* muestran la presencia de flujo génico constante a lo largo del rango de distribución de la especie, descartando la hipótesis de que *V. carye* pudiese corresponder a un complejo de especies crípticas. Así mismo, el análisis de ancestría, evidencia la presencia de dos poblaciones entre Los Nogales en Colombia y Valdivia en Chile, a lo largo de ~ 5.000 Km. Estas poblaciones están separadas según costa y Andes, en el rango longitudinal de la especie, no evidenciándose aislamiento por distancia entre el extremo norte y sur de la distribución de las localidades muestreadas, además de detectarse flujo genético entre ambas poblaciones debido a la presencia de híbridos dentro de éstas. Estos resultados son concordantes con los observados en la especie *D. plexippus* (Altizer & Davis 2010), en la que se aprecian dos grandes poblaciones correspondientes a dos distintas rutas migratorias que, mediante el uso de datos genómicos *SNPs*, se sabe que se mantiene flujo genético constante entre ambas poblaciones, un patrón que es constante entre las especies con conducta migratorias (Alvial *et al.* 2017; Battey & Klicka 2017; Calderón *et al.* 2016; García-Berro *et al.* 2023; Kim & Sappington 2013; Liedvogel *et al.* 2011; Lukhtanov *et al.* 2016; Merlin & Liedvogel 2019; Reppert *et al.* 2016; Talla *et al.* 2020). Debido a que la ruta migratoria es el rasgo sujeto a selección para llevar a cabo un viaje de larga distancia (Dingle 2014; Dingle & Drake 2007; Micheletti *et al.* 2018; Ramenofsky & Wingfield 2007; Seeb *et al.* 2011; Somveille *et al.* 2021), es de

esperar que, de observarse estructuración en una especie con alta capacidad de movimiento, esta corresponda a las diferentes rutas por las cuales la migración sería llevada a cabo (Álvarez-Varas *et al.* 2021; Battey & Klicka 2017; Bay *et al.* 2021; Kersten *et al.* 2021; Miller-butterworth *et al.* 2003; Ruegg *et al.* 2014). De igual modo, está bien documentado que existe intercambio de migrantes entre las distintas rutas migratorias (Alvial *et al.* 2019; Dockx 2007; Kim & Sappington 2013; Liedvogel *et al.* 2011; Pfeiler & Markow 2017; Talla *et al.* 2020). Nuestros resultados son concordantes con estos antecedentes, los que respaldaría la hipótesis de que *V. carye* es una especie con conducta migratoria, para la cual se proponen dos rutas migratorias, una costera y una andina, las cuales mantendrían flujo génico constante, presumiblemente debido a la convergencia de los sitios de reproducción en los extremos de ambas rutas. Esto se evidenciaría con lo observado en la localidad Los Nogales en Colombia, la cual es una de las localidades más septentrionales para el rango de distribución propuesto para la especie, y en la cual se encontraron individuos pertenecientes a ambas poblaciones. Así mismo es importante señalar que las muestras provenientes del Archipiélago de Juan Fernández en el análisis de *Admixture* aparecen agrupadas en el grupo de especies costeras, lo que refuerza la hipótesis de una ruta costera, así como también ser concordante con lo propuesto por Wahlberg & Rubinoff (2011), donde señalan que *V. carye* es una especie con alta capacidad de desplazamiento usando como proxy la distancia entre sus localidades insulares y continentales, y estos resultados muestran que existe flujo

genético entre los individuos colectados en esta isla ubicada a >670 Km del continente e individuos colectados al extremo norte de distribución, en Colombia (Tanto Los Nogales como Murillo), como con individuos colectados

Sin embargo, y aunque nuestros resultados son concordantes a los observados en otras especies con conducta migratoria, es importante señalar que este patrón genético es similar al observado en otras especies sin conducta migratoria, pero ampliamente distribuidas y con alto flujo genético entre sus poblaciones. Un ejemplo de esto es lo observado en la especie *Leopardus geoffroyi*, en la cual, si bien anteriormente se pensaba que la especie correspondía a una población panmíctica en toda Sudamérica (Johnson *et al.* 1999), mediante el uso de marcadores moleculares más sensibles, se detectó la presencia de dos poblaciones con flujo genético entre ellas (Bou *et al.* 2021). Los autores proponen que esta estructuración fue producto de aislamiento debido a dos eventos de cuello de botella recientes, uno de ellos debido a la pérdida de hábitat por la deforestación a causa de la primera guerra mundial, con posterior recuperación y subsiguiente contacto secundario. Otro caso similar es el observado en la especie *Zonotrichia capensis*, la cual se distribuye desde Chiapas en México hasta tierra del Fuego en Chile y Argentina, y a pesar de que se han observado algunas diferencias conductuales a lo largo de su rango de distribución, así como algunas poblaciones exclusivas a ciertas áreas geográficas, probablemente debido a eventos de aislamiento, se concluye que debido a la cercanía de sus poblaciones, el aislamiento no ha sido el suficiente

para sostener procesos de especiación, existiendo flujo genético constante a lo largo de su rango de distribución, observándose tendencias de estructuración, pero con la presencia constante de híbridos genéticos (Campagna *et al.* 2014; Van Dongen *et al.* 2010; Loughheed *et al.* 2013). No obstante, y si bien este patrón podría ser similar al de otras especies sin conducta migratoria, en estos ejemplos se observan un modelo de diferenciación del tipo *Stepping Stone* en el que las poblaciones más cercanas geográficamente son más similares entre sí, pero en el caso de *V. carye*, las probables poblaciones ocurren de forma paralela a lo largo de miles de kilómetros, lo que da cuenta de procesos de diferenciación distintos a los de especies no migratorias de amplia distribución.

Si bien aún es necesario evidencia empírica de la capacidad de desplazamiento a nivel individual para *V. carye*, los resultados moleculares muestran que, a lo largo de su rango de distribución, la especie es una unidad monofilética discreta, con al menos dos poblaciones paralelas a lo largo de ~5,000 Km de distancia, las cuales mantienen flujo constante entre ellas. Y ya que este patrón observado es similar a los observados en otras especies que presentan conducta migratoria, estos resultados refuerzan la hipótesis de que *V. carye* es una especie migrante, o al menos una con la capacidad de desplazamiento suficiente para mantener constantes los procesos de homogenización de las poblaciones a lo largo de su rango de distribución.

CAPÍTULO 2.- VARIABILIDAD DE LA FORMA.

Introducción

No rechazándose la hipótesis de que *V. carye* es una unidad monofilética, y teniendo ya una aproximación de la capacidad de desplazamiento de los individuos, debido al flujo génico a través de su rango de distribución y la ausencia de aislamiento por distancia. Es necesario determinar si la especie cuenta con las adaptaciones ecomorfológicas suficientes como para llevar a cabo viajes de larga distancia. Esto debido a que la conducta migratoria es un proceso costoso en términos del alto gasto energético que involucra, así como en el incremento del riesgo de mortalidad asociado con los viajes de larga distancia (Alerstam *et al.* 2003; Dingle 2014; Nesbit *et al.* 2009; Sapir *et al.* 2011). Es por esto que las especies con conducta migratoria han desarrollado una serie de mecanismos y adaptaciones morfológicas, sensoriales, fisiológicas, y de comportamiento, que están genéticamente codificados y que se activan bajo cierta época del año o bajo ciertas condiciones ambientales para poder sobrellevar el viaje de la manera más eficiente posible, incluyendo rasgos fenotípicos correlacionados, como depósitos de grasa, inquietud migratoria, habilidad de orientación, y respuestas de inicio y término de la migración (Dingle 2006; Guerra *et al.* 2014; Merlin & Liedvogel 2019; Mouritsen 2018; Ramenofsky & Wingfield 2007; Reppert *et al.* 2016). En el caso de las especies voladoras,

una buena manera de disminuir el costo energético de la migración, además de los atributos anteriores, es el aprovechamiento del viento o las corrientes de aire para facilitar el transporte (Dingle *et al.* 1999). Esto implica, por una parte, un mecanismo para detectar y determinar cuáles son los vientos y corrientes de aire “correctos” o “adecuados”, y así mismo tener la capacidad de aprovechar esos vientos y poder cambiar entre corrientes de aire según la situación lo requiera. Por lo tanto, la morfología alar debe ajustarse a estos fines. Por ejemplo, tanto en insectos como en aves con conducta migratoria, las alas tienden a ser más grandes y angostas que las alas de especies no migratorias, ya que esto favorece el uso de las corrientes de aire, incrementando los periodos de planeo, permitiendo así el ahorro de energía (Chapman *et al.* 2010; Claramunt *et al.* 2012; Dingle 2006; Dingle *et al.* 1999). En el caso de lepidópteras, el trabajo de Kuussaari *et al.* (2014), reportó que existe una relación directamente proporcional entre la envergadura alar y las tasas de dispersión, aunque sin evaluar la conducta migratoria entre especies, lo que indicaría que el tamaño y la forma alar podría ser un buen *proxy* de la tasa de dispersión, y en consecuencia sería útil para estimar si una especie cumple con los requerimientos morfológicos suficientes como para desarrollar una conducta migratoria.

En el caso de especies que están identificadas como migratorias, como es el caso de *D. plexippus*, se ha observado que su morfología alar presenta diferencias entre poblaciones con distintos comportamientos migratorios. Por ejemplo, se ha observado que los individuos de poblaciones migratorias

presentan alas anteriores más grandes (Li *et al.* 2016) y alargadas (Altizer & Davis 2010) con ápices de ángulos más agudos (Dockx 2007). Si bien estas diferencias son detectables utilizando herramientas de morfometría tradicional, con el uso de herramientas morfométricas avanzadas, como la morfometría geométrica, que es capaz de detectar hasta las mínimas diferencias morfológicas debido a que analiza la forma completa de las estructuras y no sólo medidas lineales (Adams *et al.* 2009; Klingenberg 2010; Villalobos-Leiva & Benítez 2020; Zelditch *et al.* 2004), es que se ha detectado la diferencia de la forma alar entre poblaciones de *D. plexippus* con rutas migratorias de distinta longitud (Berns 2014a). Con esta técnica, diversos autores han detectado variación en la forma alar de distintas especies de mariposas del género *Morpho* según el hábitat vertical que utilizan en el dosel (Chazot *et al.* 2016), así como se han observado diferencias en la morfología alar de individuos de la especie cosmopolita de libélula *P. flavescens* provenientes de poblaciones migratorias y residentes (Alvial *et al.* 2019). En el caso de *V. carye*, un estudio previo utilizando morfometría geométrica para analizar la forma alar a través del rango altitudinal de la especie, mostró que no existe variación de la forma (Escobar-Suárez *et al.* 2023). Esto podría ser un indicio de la capacidad de desplazamiento de la especie, ya que la ausencia de variación en la forma alar es concordante con lo propuesto por los autores que estudian la conducta migratoria (Dingle 2014; Dingle & Drake 2007), quienes proponen que una de las adaptaciones observadas en especies migrantes, es precisamente una forma alar conservada de carácter más bien

generalista, adaptada para los vuelos de larga distancia entre biomas de distintas características. Otros autores, como Chazot *et al.* (2016), señalan que al ser el ala anterior más relevante para el vuelo que el ala posterior (Jantzen & Eisner 2008), esta se encuentra bajo presiones de selección estabilizadora, lo cual produce que la forma del ala anterior sea más bien una forma alar conservada, y se esperaría una variación aún menor en una especie que mantiene un flujo genético constante a lo largo de su rango de distribución, como la ausencia de aislamiento por distancia observada en el capítulo 1.

Para analizar la forma alar de los individuos de *V. carye*, se propone el uso de morfometría geométrica, pues al ser una metodología altamente sensible a las mínimas variaciones de la forma (Villalobos-Leiva & Benítez 2020), es capaz de entregar información sobre una forma conservada a lo largo del rango de distribución de la especie o, por el contrario, información suficiente para sugerir adaptaciones discretas relacionadas a unidades ecológicas independientes, como por ejemplo distintas rutas migratorias. ¿Cuáles son las características morfológicas de las alas de *V. carye* a lo largo de su rango de distribución? ¿Son estas condiciones potencialmente un rasgo que sugiere habilidad migratoria?

Hipótesis: *V. carye* no mostrará variación en su forma alar a través de su gradiente latitudinal de distribución, presentando una forma alar conservada.

Objetivo específico: Caracterizar las formas alares de *V. carye* y determinar la existencia de variaciones en la forma a lo largo de su rango de distribución.

Materiales y Métodos

Localidades y muestreo: Para el desarrollo de este trabajo, se utilizaron muestras colectadas previamente según lo descrito en el capítulo 1, adicionando muestras obtenidas por colecciones de museos y privadas, abarcando un total de 130 localidades distribuidas entre seis países, que comprenden la totalidad del rango de distribución latitudinal de la especie (Figura 10).

Las muestras fueron clasificadas en función de la integridad de las alas, utilizándose para el análisis únicamente muestras en la que se pudiesen identificar íntegramente las estructuras alares. En cuanto a las muestras dañadas, se analizó el tipo de daño y desgaste, separando las alas con signos de daño producto de largos periodos de vuelo (daño mecánico simétrico, concentrado hacia los bordes externos del ala y pérdida significativa de escamas), las cuales fueron clasificadas y almacenadas para posteriores análisis de concentración de isótopos estables.

Fotografía y digitalización: Para el análisis de la forma, se analizaron las fotografías de 907 alas anteriores y 866 alas posteriores. Las fotografías de cada

ala fueron tomadas de forma dorsal y ventral sobre papel milimétrico con una cámara SONY A6000 y un lente macro de 60mm. Para algunas muestras sólo se obtuvieron datos del ala anterior o posterior debido a los distintos grados de daño. Se digitalizaron 12 *landmarks* y 15 *semilandmarks* de curva para el ala anterior, y 13 *landmarks* y 13 *semilandmarks* de curva para el ala posterior, utilizando el paquete de R *StereoMorph* (Olsen & Westneat 2015). Todos los *landmarks* fueron ubicados en los márgenes del ala e intersección de las venaciones (Figura 11).

Análisis de la forma: Para determinar el error de medición, se realizó una nueva digitalización para cada set de datos (Arnqvist & Martensson 1998; Fruciano 2016). Se realizó un análisis de superposición de Procrustes con tal de remover todos los elementos no matemáticos de la forma (traslación, rotación y escalado) (Rohlf & Slice 1990). Las coordenadas 2D X e Y de cada *landmark*, fueron generados en el software MorphoJ v.1.0.7a (Klingenberg 2011). Para representar el espacio de la forma, se llevó a cabo un análisis de componentes principales (PCA) usando la matriz de covarianza centrada y normalizada de los individuos en el paquete de R *geomorph* (Adams *et al.* 2024; Baken *et al.* 2021) y un análisis de tamaños de centroide (CS) para medir alometría a lo largo del rango de distribución de la especie. Finalmente, en el paquete *moRpho* (Schlager 2017) se llevó a cabo un análisis de variables canónicas (CVA) con tal de magnificar las diferencias de forma entre la localidad de captura de las especies, realizando un análisis de permutaciones de 10,000 rondas. Los resultados fueron

graficados usando el paquete *ggplot2* (Wilkinson 2011). El efecto de la variación de la forma de alas anteriores y posteriores fue analizado por separado.

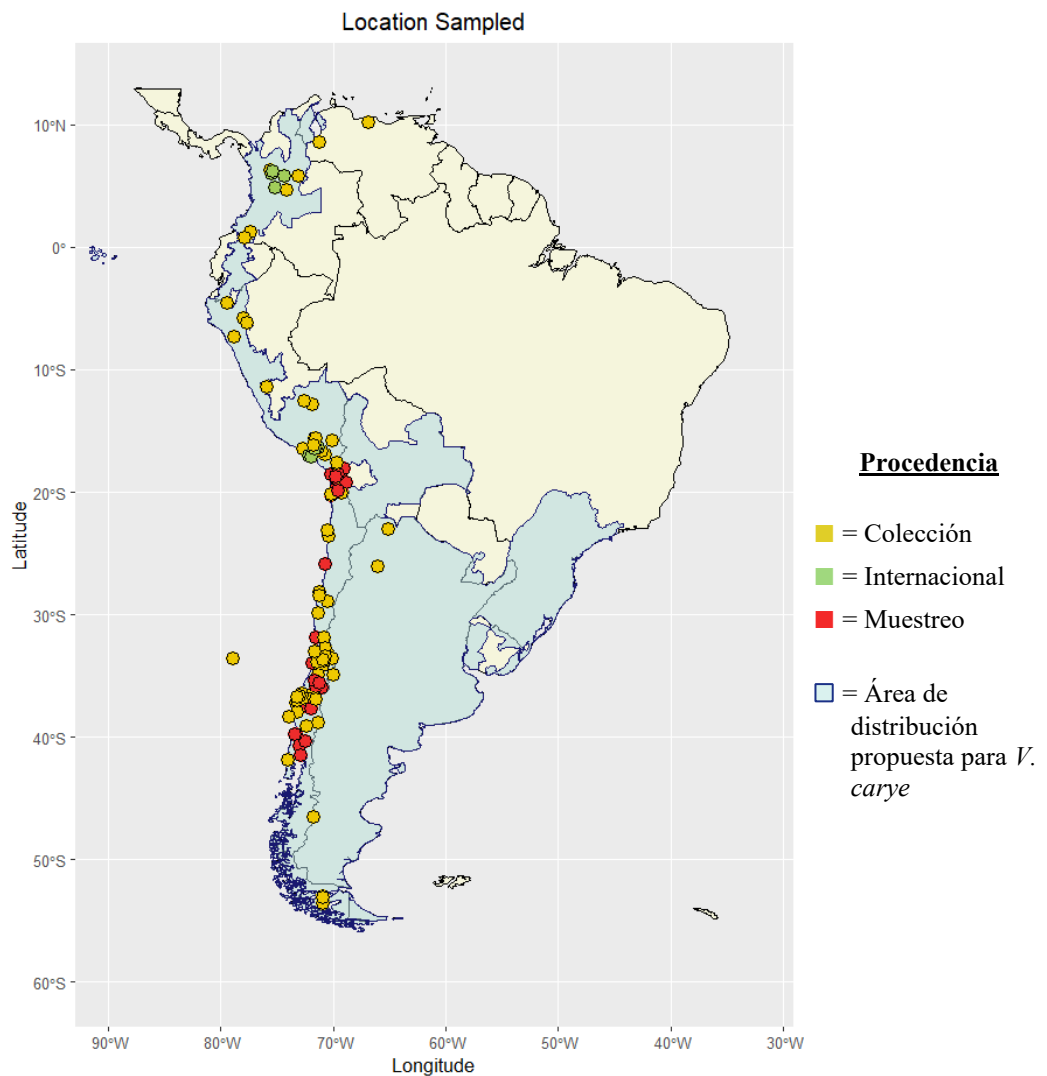


Figura 10.- Mapa de procedencia de las muestras obtenidas a lo largo de la distribución de *V. carye*. Los puntos representan la localidad de procedencia de las muestras, los colores su origen (colecciones, colecta internacional, muestreo nacional). El polígono azul representa la distribución descrita para la especie.

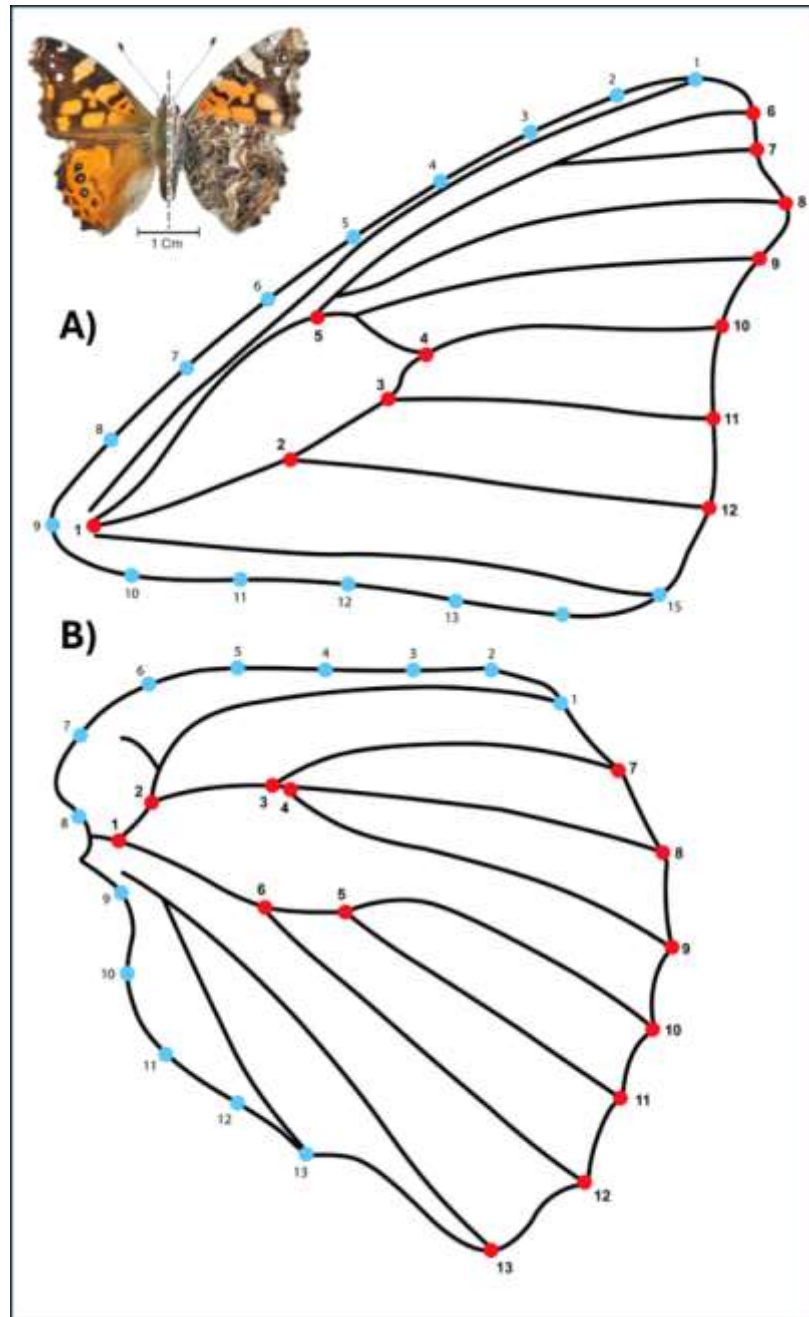


Figura 11.- Representación gráfica de las alas anteriores (A) y posteriores (B) de *V. carye*, con 12 y 13 *landmarks* respectivamente (rojo) y con 15 y 13 *semilandmarks* de curva respectivamente (azul).

Resultados

Los análisis de PCA realizado, entre las dos primeras coordenadas principales (Figura 12), que comprenden el 47% de la variación de la forma del ala anterior y el 52.60% para el ala posterior, muestran ausencia de diferenciación de la forma entre las localidades distribuidas en el gradiente latitudinal de distribución de la especie. Resultados que son concordantes con el análisis de CVA (Figura 13) que, si bien muestra una tendencia de diferenciación, este análisis actúa acentuando la diferenciación (Campbell & Atchley 1981), y de todas formas esta es no significativa. Finalmente, el análisis de los tamaños de centroide (Figura 14), muestra completa ausencia de variación de tamaño a lo largo del rango de distribución de la especie.

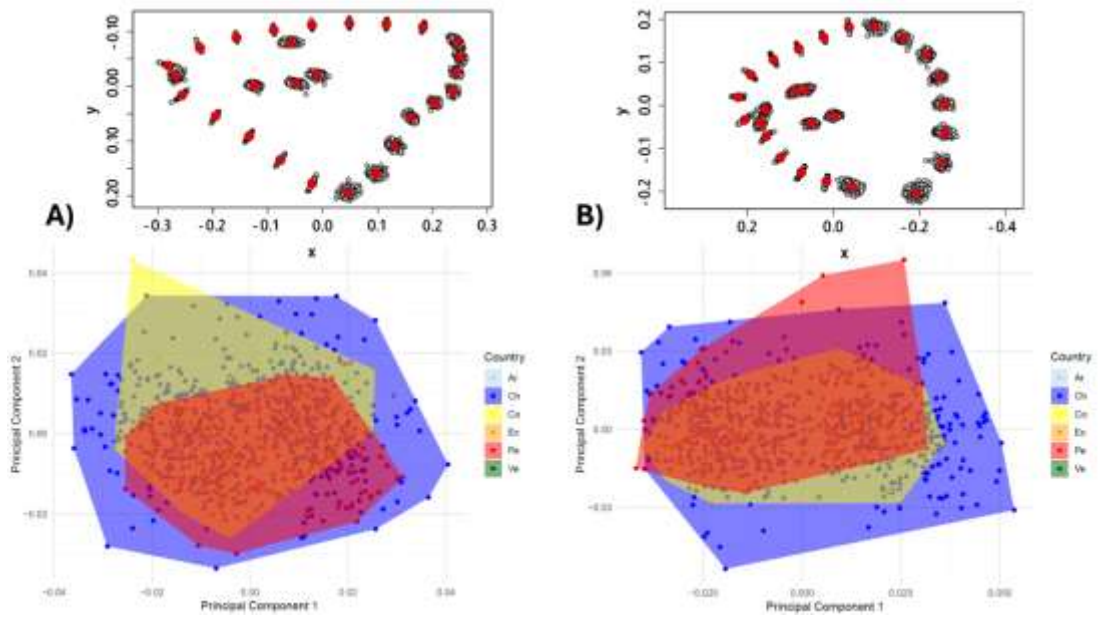


Figura 12.- PCA de la forma para las A) alas anteriores y B) alas posteriores. Sobre el gráfico se aprecia la variación de cada landmark de la correspondiente ala. Los polígonos representan el país de origen para cada muestra de *V. carye*.

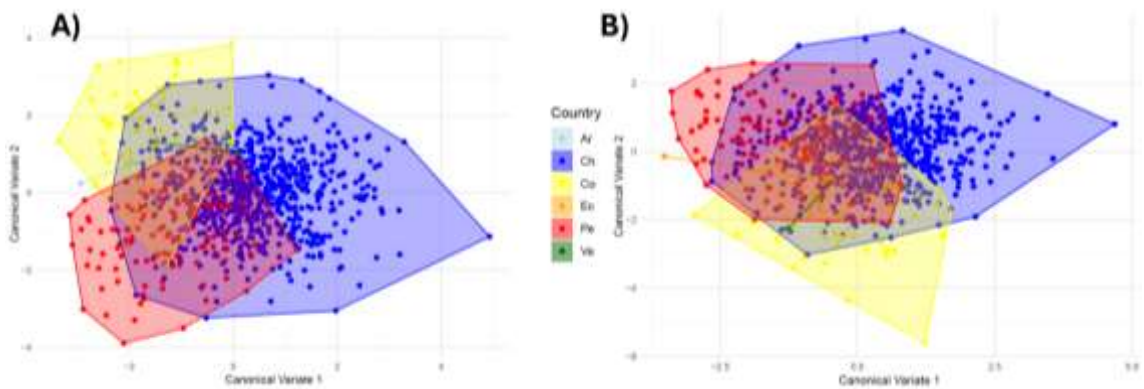


Figura 13.- CVA de la forma para las A) alas anteriores y B) alas posteriores. Los polígonos representan el país de origen para cada muestra de *V. carye*.

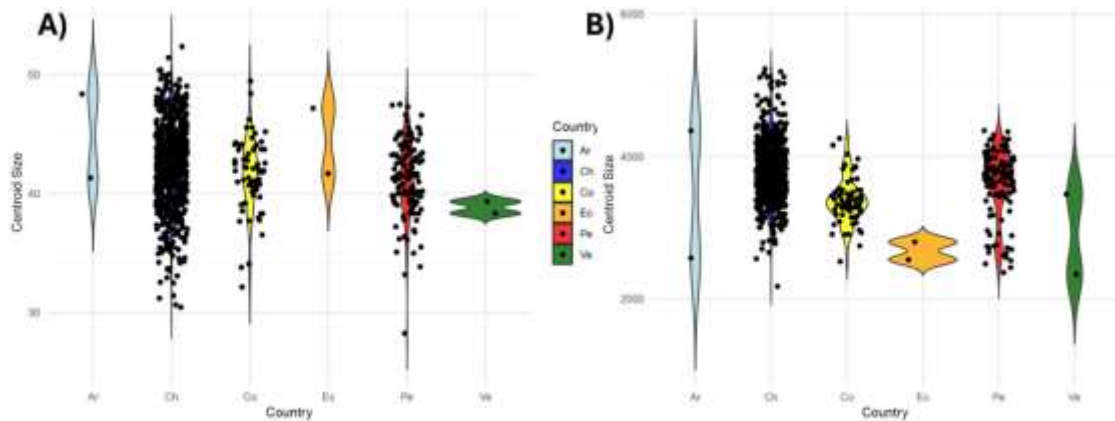


Figura 14.- Gráfica de violines para la variación de los CS de las A) alas anteriores y B) alas posteriores. Los polígonos representan el país de origen para cada muestra de *V. carye*.

Discusión

Los resultados del presente estudio muestran una notable ausencia de diferencias en la forma y tamaño de las alas de *V. carye* a lo largo del rango de distribución, lo que sugiere una forma alar conservada, descartando hipótesis de adaptaciones locales. Estos resultados están respaldados por los análisis de PCA, que explican 60.8% y 63.4% de la variación de la forma para las alas anteriores y posteriores respectivamente, y el análisis de CVA, que muestran la completa agrupación de las formas alares a lo largo de un gradiente latitudinal de alrededor de 7,000 Km. Estos hallazgos son complementarios a los resultados

obtenidos en el trabajo de Escobar-Suárez *et al.* (2023), en el que se observa la ausencia de variación morfológica en las alas de *V. carye* a través de su gradiente altitudinal de distribución. Y a pesar de que se esperaría encontrar variaciones morfológicas alares dada la amplitud ambiental presente en Sudamérica, nuestros resultados son indicativos de que las alas de la especie presentan una forma y tamaño óptimo para el vuelo a través de todo el gradiente ambiental de su rango de distribución. Esta ausencia de variación en la forma alar, junto con la evidencia del capítulo 1 que muestra una alta homogeneidad genética a lo largo del rango de distribución de la especie, respaldan la hipótesis de *V. carye* como una especie con alta capacidad de desplazamiento. Y estos antecedentes junto a la evidencia de un probablemente movimiento masivo de individuos en Chile, de sur a norte acorde a la estacionalidad, son evidencias que dan sustento a la hipótesis de *V. carye* como una especie con conducta migratoria.

Trabajos realizados en *Danaus plexippus*, una especie bien documentada como migratoria, han mostrado variación de la forma entre poblaciones con distintas estrategias migratorias. Por una parte, se ha observado que aquellas poblaciones con conducta migratoria tienden a poseer alas más alargadas y con bordes más agudos, en comparación con las alas de las poblaciones no migratorias, que tienden a presentar alas más cortas y redondeadas. Así mismo se observa una leve variación entre distintas poblaciones con distintas longitudes de migración, donde las que recorren rangos geográficos mayores poseen alas levemente más alargadas y de bordes más agudos (Altizer & Davis 2010; Dockx

2007; Li *et al.* 2016). No obstante, el trabajo de Berns (2014a) realizado usando un enfoque de morfometría geométrica, determinó la presencia de variación de la forma en las alas de *D. plexippus* acorde al sexo de los individuos y a la concentración de cardenólios de la planta hospedadora de las larvas, indicando que las presiones ambientales pueden explicar la variación de la forma alar en una especie con conducta migratoria. En el caso de *V. carye* la variabilidad observada de la forma, si bien no se condice con el país de procedencia de las muestras, podría ser reflejo tanto de la diferenciación sexual como de la alimentación durante la fase larval. No obstante, lo descrito para especies con conducta migratoria es que no existe dimorfismo sexual evidente (Dingle 2014) respondiendo más bien a rasgos específicos como la puesta de huevos o el cortejo (Scalco *et al.* 2016; Scott 2011). La ausencia de dimorfismo sexual aparente hace necesaria la utilización de otros enfoques para la identificación del sexo de los individuos, tal como la extracción de genitales (Sánchez 2008), con tal de evaluar esta posible fuente de variación. En cuanto a la variación producto de la diferencia en la alimentación en la etapa larval, es necesario resaltar que, en el caso de una especie con conducta migratoria, el lugar de captura no necesariamente es el de nacimiento, por lo que para evaluar este tópico de manera efectiva es necesario realizar experimentos de crianza en cautiverio y de jardín común (Berns 2014a; Chowdhury *et al.* 2022).

En cuanto al vuelo en mariposas, este ha sido ampliamente estudiado, encontrándose que es llevado a cabo por la alternancia de periodos de aleteo y

planeo, los cuales varían en proporción y duración según la estrategia de movimiento de la especie (Taylor 2001). Según lo estudiado, las especies con conducta migratoria tienden a magnificar los periodos de planeo durante el vuelo (Chang *et al.* 2023; Chowdhury *et al.* 2021; Ennos 1989; Templin 2000), lo que se propone como una estrategia para optimizar el consumo de energía durante los vuelos de la larga distancia (Niitepold & Hanski 2013). Por esto diversos autores, proponen que las alas de las mariposas adaptadas a viajes de larga distancia tienden a ser más alargadas, con tal de aumentar la superficie de planeo (Chang *et al.* 2023; Chen *et al.* 2016; Park *et al.* 2010) con bordes más agudos que aumenten la fuerza de arrastre necesaria para el vuelo y disminuya la resistencia del viento (Landell-Mills 2024). En este sentido, es necesario realizar un análisis comparativo entre la morfología de las alas de *V. carye* con otras especies modelo de alta y baja capacidad de desplazamiento, y así determinar si la especie posee o no las características morfológicas necesarias para llevar a cabo viajes de larga distancia. No obstante, nuestros resultados son evidencia suficiente para respaldar la alta capacidad de desplazamiento de la especie, hallazgos que contribuyen significativamente al entendimiento de la biología y ecología de *V. carye*, así como al entendimiento de su posible conducta migratoria.

CAPÍTULO 3.- ÍNDICE DE POTENCIAL DE DESPLAZAMIENTO.

Introducción

El estudio del movimiento en las especies animales es relevante para otras disciplinas tanto ecológicas como evolutivas, ya que el conocer las capacidades de movimiento de los individuos-especies puede determinar una serie de procesos relevantes para su historia de vida, así como para el correcto funcionamiento de los ecosistemas donde estas especies ocurren (Dingle 2014; Dingle & Drake 2007; Kuussaari *et al.* 2014; Phillimore *et al.* 2006; Seeb *et al.* 2011; Travis *et al.* 2013). En el caso de los insectos, y en especial de las mariposas, sus desplazamientos siempre han cautivado tanto a la comunidad científica como a la comunidad en general, y es que además de ser especies carismáticas, su presencia está fuertemente ligada a los cambios de estación, así como a la salud de los ecosistemas. A pesar de su importancia, y al igual que con el resto de las especies de insectos, las poblaciones de mariposas a lo largo de todo el mundo se han visto afectadas debido a los efectos del cambio climático (Halsch *et al.* 2021; Kiritani 2013; McCarty *et al.* 2017; Raven & Wagner 2021; Wilson & Maclean 2011). Y como especies que además juegan importantes roles ecológicos tales como la herbivoría y la polinización, su desaparición produciría un efecto en cascada que afectaría la salud de los ecosistemas (Bonebrake *et al.* 2010; Kehoe *et al.* 2021), haciendo urgente la necesidad de la creación de planes

de manejo y conservación de estas especies. Entonces, es relevante conocer sus capacidades de desplazamiento, así como sus comportamientos para enfrentar o no las adversidades climáticas, ya como especies migratorias o residentes (Van Bocxlaer *et al.* 2010; Bou *et al.* 2021; Harvey *et al.* 2019; Padilla Perez 2024; Saura *et al.* 2014; Seeb *et al.* 2011; Sun *et al.* 2015; Tesson & Edelaar 2013; Therkildsen *et al.* 2013; Travis *et al.* 2013; Veliz *et al.* 2022). No obstante, y a pesar de ser especies carismáticas y conspicuas en los ecosistemas, lo cierto es que se conoce muy poco sobre la historia natural de la mayor parte de las especies descritas en el mundo (Ashe-Jepson *et al.* 2024; Dunn & Health 2022; Girardello *et al.* 2019; Shirey *et al.* 2021), y este vacío de información dificulta sobremanera entre otras cosas, el estudio de los rangos de hogar, su comportamiento de vuelo y su estatus de migración. Estos antecedentes hacen evidentes la necesidad de una herramienta que *a priori* ayude a determinar los hábitos y capacidades de desplazamiento de las especies, basándose en un enfoque práctico y sencillo que sirva como punto de inicio para la formulación de posteriores estudios sobre las dinámicas de desplazamientos. Así mismo, y teniendo en cuenta que las alas son el órgano relevante para la movilización de las especies de mariposa (Abdessemed *et al.* 2022; Altizer & Davis 2010; Chowdhury *et al.* 2021; Dockx 2007; Dudley & Srygley 1994; Kuussaari *et al.* 2014; Le Roy *et al.* 2019), y habiéndose documentado ampliamente que su forma, así como sus características físicas determinan su tipo y capacidad de vuelo, es que consideramos que sus características físicas

son apropiadas para determinar las capacidades de desplazamiento de las especies de mariposa.

Este enfoque ya ha sido previamente utilizado por distintos autores, con énfasis en vertebrados, donde la relación entre la aerodinámica del vuelo y las características físicas de las alas han sido bien documentados (Baliga *et al.* 2019; Brewer & Hertel 2007; Von Busse *et al.* 2012; Carere *et al.* 2009; Claramunt *et al.* 2012; Grilli *et al.* 2017; Henningsson & Hedenström 2011; Minias *et al.* 2015). A diferencia de los estudios en vertebrados, en insectos las alas presentan bajos números de Reynolds (Ancel *et al.* 2017; Dudley 2002), con formas casi planas (Ancel *et al.* 2017; Berwaerts *et al.* 2002; Betts & Wootton 1988), flexibilidad (Nakata & Liu 2012), entre otras características, que en suma parecen más bien desafiar los fundamentos más básicos de la Aerodinámica. En el caso de las mariposas, diversos autores han estudiado el funcionamiento del vuelo, donde se ha documentado que las alas anteriores y posteriores funcionan mecánicamente acopladas, alternando entre periodos de aleteo y planeo en distintas proporciones acorde a las capacidades de desplazamiento de la especie (Ancel *et al.* 2017; Dudley 2002; Templin 2000). No obstante, se ha documentado que las alas anteriores y posteriores poseen distintas funciones e importancia para el vuelo (Chang *et al.* 2023; Jantzen & Eisner 2008; Park *et al.* 2010). En el estudio de Jantzen & Eisner (2008) se evaluó el efecto del vuelo en mariposas a las que se le removieron las alas anteriores, y otras a las que se le removieron las alas posteriores, concluyendo que aquellas mariposas a las que se le removieron

las alas posteriores no vieron disminuido ni su duración ni velocidad del vuelo, no obstante, perdían la capacidad de realizar giros abruptos o escapar de posibles depredadores. También se ha evaluado el rango de variación de las formas del ala anterior y posterior, concluyéndose que la forma del ala anterior, debido a su importancia para el vuelo, está sujeta a procesos de selección estabilizadora, produciendo una forma alar conservada que presenta baja variación morfológica (Chazot *et al.* 2016). Por el contrario, la forma del ala posterior posee mayor variabilidad, debido a estar sometida a cambios neutrales, así como a selección sexual y presión de depredación (Chazot *et al.* 2016; Rubin *et al.* 2018; Sourakov 2013; Willmott *et al.* 2017).

Además de la importancia de la forma alar para las dinámicas de desplazamiento, la gran disponibilidad de muestras de este rasgo, tanto en colecciones científicas como privadas, además de los repositorios fotográficos, es que las alas de las mariposas son relativamente fáciles de medir y analizar, por lo que son convenientes para responder preguntas acerca de la capacidad de movimiento de las especies sin conocimientos acabados de su historia natural. En este capítulo, se propone un índice matemático basado en rasgos morfológicos discretos que explique la relación entre la forma del ala y su capacidad de desplazamiento, y responder la pregunta ¿existe relación entre la forma del ala de las mariposas y su capacidad de desplazamiento?

Hipótesis: Las características morfológicas de las alas de mariposa, son suficientes para determinar las capacidades de desplazamiento de las especies.

Objetivo específico: Establecer un índice numérico sobre la capacidad de desplazamiento de las especies, en función de sus características morfológicas.

Materiales y Métodos

Selección de muestras: Para el trabajo de este capítulo, se analizaron las formas alares de 168 individuos, de los cuales 69 corresponden a individuos de la especie *V. carye* representantes de 8 poblaciones colectadas según los métodos descritos en el capítulo 1 de este trabajo, 12 individuos de la especie *Itylos titicaca*, colectadas por el equipo del Laboratorio de Ecología y Morfometría Evolutiva de la Universidad Católica del Maule, en el altiplano chileno entre los años 2019 y 2021, y 87 muestras procedentes del Museo de Zoología de la Universidad de Concepción, representantes de 28 especies. En total se trabajó con 30 especies, de las cuales se eligió *a priori* a *I. titicaca* como una especie modelo de baja capacidad de desplazamiento, debido a que presenta alta estructuración genética a escalas geográficas acotadas (Figura 15) (Balint & Johnson 1994; Villalobos-Leiva *et al.* 2022), a *Danaus plexippus* como una especie modelo de alta capacidad de desplazamiento (Chowdhury *et al.* 2021; Li

et al. 2016; MonarchWatch 2011; Reppert *et al.* 2016) y a *V. carye* como una especie con capacidad de desplazamiento desconocida. Las especies restantes fueron escogidas al azar, desconociendo su ecología de desplazamiento y rango de distribución, con tal de no interferir *a priori* en el resultado de los datos.

Análisis de la forma: Para obtener las formas alares, se siguió el protocolo de morfometría geométrica presentado en el capítulo 2, seleccionándose 13 *landmarks* con 50 *semilandmarks* de curvas para el ala anterior (*Fw*) y 16 *landmarks* con 60 *semilandmarks* de curva para el ala posterior (*Hw*), con tal de obtener la mayor información de forma posible (Figura 16), además *a posteriori* se realizó un PCA promedio (PCAp) para la forma de las alas separando entre especies de alta, baja y desconocida capacidad de desplazamiento según información bibliográfica, con tal de evidenciar de mejor formas las relaciones de similitud de la forma entre estas. Debido a que se analizaron especies diferentes, los *landmarks* fueron dispuestos sólo en las estructuras homólogas entre el set de especies. Los datos fueron analizados usando el software *MoprhoJ* v1.07a (Klingenberg 2011) donde se llevaron a cabo los ajustes de Procrustes y los análisis de componentes principales. Además, se realizó un análisis de mínimos cuadrados parciales de dos bloques (2B-PLS) para analizar la relación de la variación de la forma de las alas anteriores y posteriores (Rohlf & Corti 2000). Las medidas de forma lineales fueron tomadas usando el software *ImageJ* (Ferreira & Rasband 2012), y se consideraron medidas como Área (*Are*), *Bounding rectangle*, *shape descriptors* y *Feret's diameter* (*Fer*).

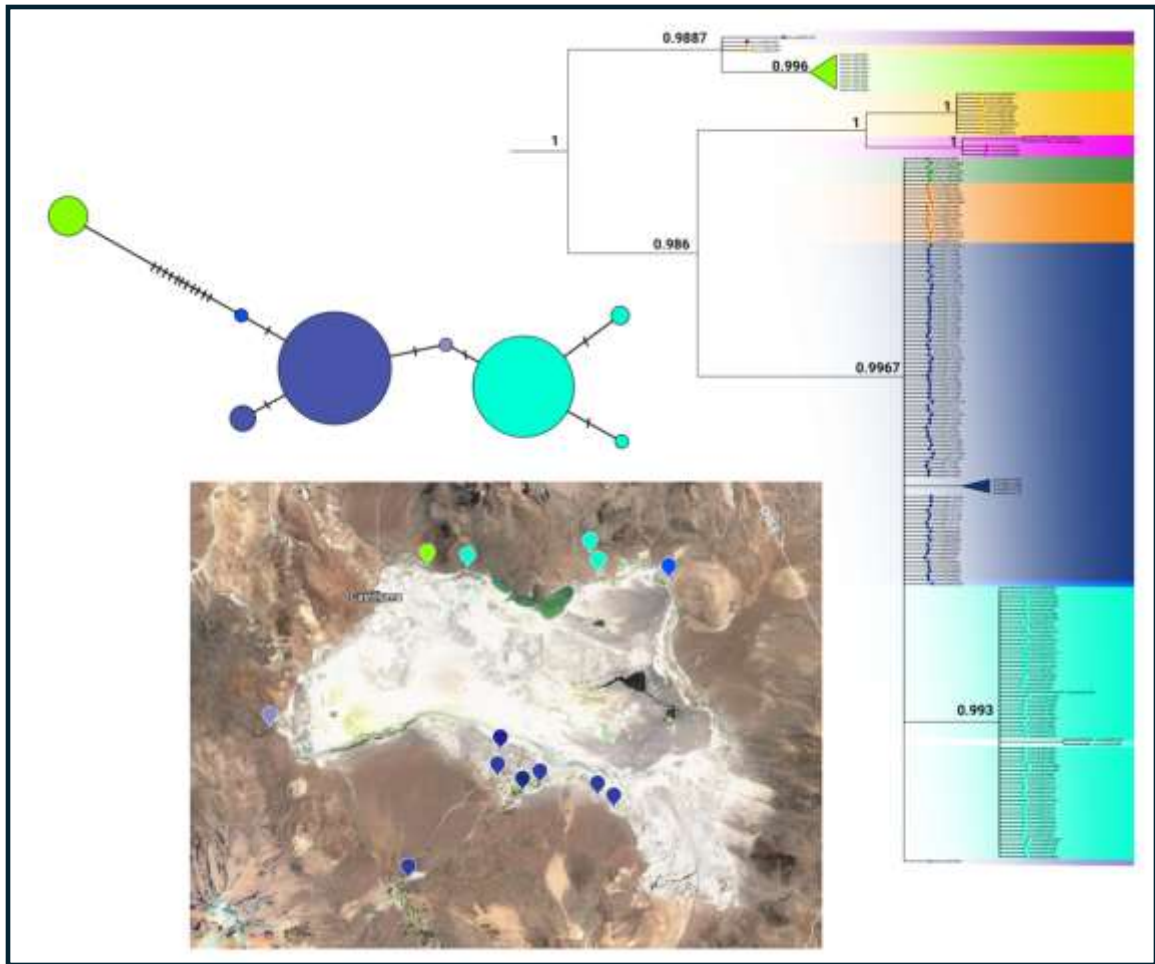


Figura 15.- Evidencia de estructuración genética en *I. titicaca* a baja escala geográfica (Datos en vías de publicación).

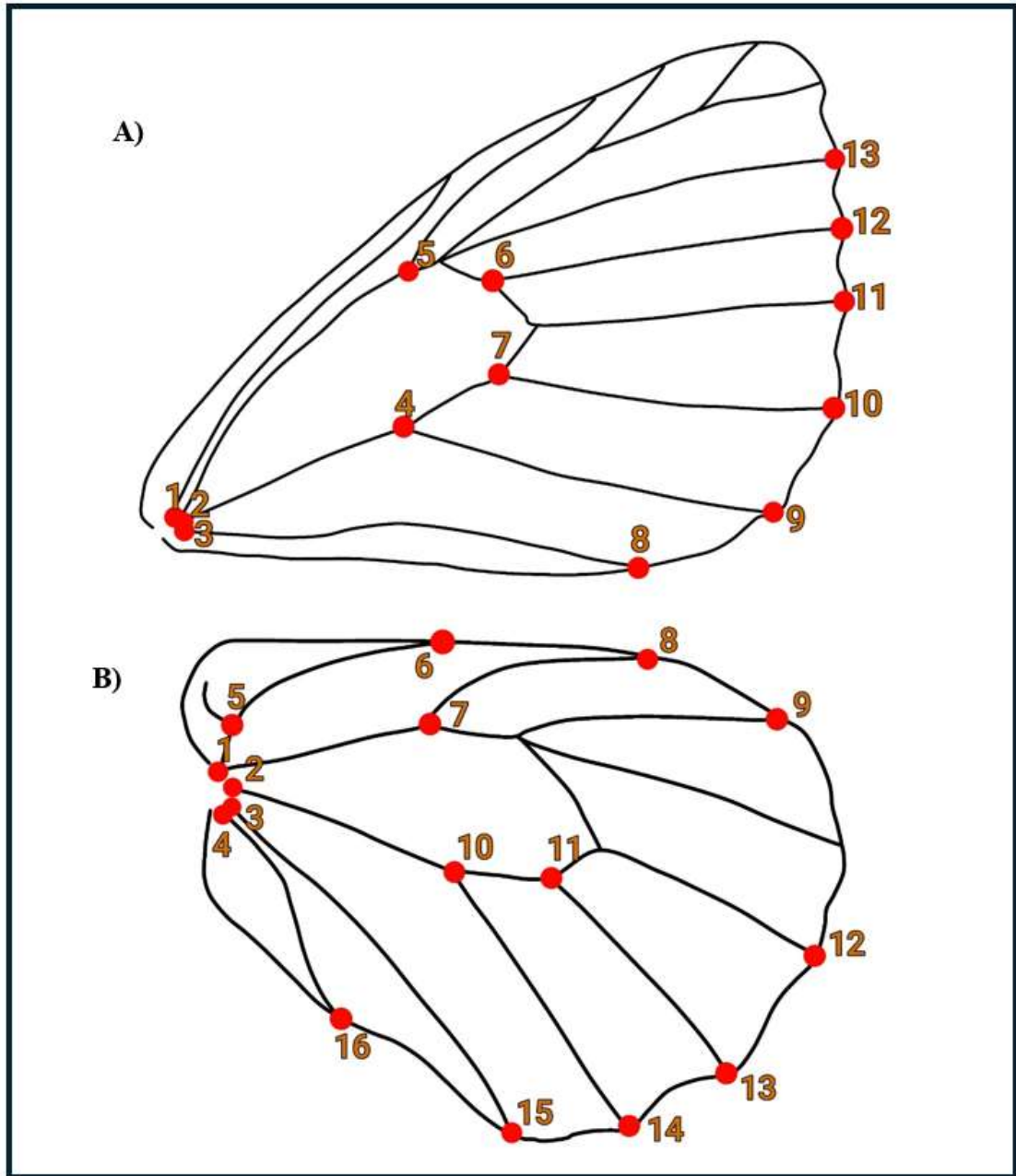


Figura 16.- Representación gráfica de (A) las alas anteriores (*FW*) y (B) posteriores (*Hw*) con sus 13 y 16 *landmarks* homólogos respectivamente. Los *semilandmarks* fueron dispuestos de forma equidistante a lo largo de todo el contorno del ala, indistintamente de la presencia o ausencia de los *landmarks* homólogos.

Análisis de datos y elaboración de índices:

a) Índice alar (*Wi*)

Considerando los antecedentes expuestos en la introducción, para la elaboración del índice sólo se consideró la información de las alas anteriores (*Fw*). No obstante, se llevaron a cabo análisis de ajuste entre los índices y la forma de ambas alas con tal de detectar la presencia o ausencia de patrones de covariación que puedan sugerir acoplamiento funcional entre estas. De igual modo, y acorde a lo establecido en la literatura, que indica que la Relación de Aspecto (*AR*) es directamente proporcional a la capacidad de desplazamiento, se utilizó la formula del *Hand-Wing Index* propuesta por Claramunt *et al.* (2012) para la elaboración del índice alar (*Wi*), el cual posee la cualidad de utilizar una *AR* que corrige los tamaños de las alas en función de los tamaños de los individuos, haciendo que no sean necesarias mayores correcciones de magnitud de tamaño (*WL* = “longitud del ala” desde la articulación carpal hasta la punta de la pluma primaria más larga; *SL* = “longitud secundaria” desde la articulación carpal hasta la punta de la primera pluma secundaria):

$$\text{Hand-Wing Index} = 100 \times \frac{WL-SL}{WL}$$

No obstante, en el caso de las mariposas se ha demostrado que la *AR* no necesariamente es informativa (Brodsky 1994; Dudley 2002), ya que las

capacidades de vuelo de las mariposas dependen en parte de los ángulos de ataque variables (Ancel *et al.* 2017; Brodsky 1991; Chang *et al.* 2023; Park *et al.* 2010; Taylor 2001), y se ha documentado que algunas especies con bajos valores de *AR* poseen altas capacidades de desplazamiento. Es por esta razón que se modificó la fórmula del *Hand-Wing Index* (Claramunt *et al.* 2012), con tal de incorporar información acorde a la forma de *Fw*, realizando la corrección por el valor lineal de forma que mejor se ajuste a los resultados de la forma geométrica.

Para la elección de las variables lineales de forma que mejor expliquen la forma geométrica del ala anterior de las mariposas, se llevó a cabo un modelo lineal generalizado (*glm*) utilizando el paquete *glmMulti* de R (Calcagno & de Mazancourt 2010), usándose como variables respuesta los 3 primeros PC del análisis de componente principales, que en su conjunto explican ~70% de la forma alar, y como variables predictoras de la forma, se utilizaron los valores lineales de circularidad (*crc*), solidez (*slc*), *AR*, *Fer*, *Are* y redondez (*rnd*) .

b) Índice de Potencial de Desplazamiento (*D*)

Una vez seleccionadas las variables predictoras de la forma de las alas anteriores, se procedió a la creación del índice de Potencial de Desplazamiento (*D*) a partir del Índice alar (*Wi*). El objetivo del índice es determinar la probabilidad

de encontrar a una mariposa X, dados los rasgos Y de sus alas, en su rango de distribución Z como medida de la potencial capacidad de desplazamiento:

$$Probabilidad = \frac{X_Y}{Z}$$

Para esto, se determinó el tamaño de la distribución geográfica de las especies (Gd), analizando los mapas de distribución para cada una de ellas, según información publicada para las especies, o analizando lo dispuesto por observaciones en la plataforma iNaturalis (Robinson *et al.* 2010), el polígono de distribución en los mapas escalados fue medido mediante el software *ImageJ* V1.4.6.x (Ferreira & Rasband 2012). Posteriormente los valores obtenidos en Km^2 fueron transformados mediante el uso del Logaritmo Natural con tal de disminuir el efecto de la magnitud del tamaño de distribución para especies cosmopolitas u otras de distribución restringida, pero con alta capacidad de desplazamiento, obteniendo un valor de distribución geográfica corregida (bGd):

$$bGd = \log Gd$$

Para probar el efecto de la distribución geográfica sobre la forma alar de las mariposas, y con tal de probar si el Wi explica de buena manera la forma de Fw , se realizó un *glm* usando el paquete de R *glmMulti* (Calcagno & de Mazancourt 2010), seleccionando como variables respuestas los tres primeros PC de las alas anteriores obtenidos mediante los softwares *MorphoJ* que en total explican ~70%

de la forma alar de las mariposas. Como variables predictoras se seleccionaron el Wi , la bGd y el intercepto entre ambas variables.

Finalmente, para evidenciar la relación del índice de potencial de desplazamiento (D) y las formas alares, se realizó un análisis de *glm* usando el paquete de R *glmMulti* (Calcagno & de Mazancourt 2010).

Resultados y Discusión

Para la elección de la variable de forma, el análisis de *glm* muestra que tanto el índice de solidez (s/d) como de circularidad (crc) son los que mejores explican la forma de Fw (Figura 17). No obstante, en la Tabla 2 se aprecia que el estimado para la circularidad es un valor negativo, lo que indica que es inversamente proporcional a los datos de forma del ala. Esto tiene sentido, ya que la circularidad mide que tan cercana es la forma analizada a un círculo perfecto, por lo que, al aumentar su valor, se indicaría que las alas serían cada vez más circulares, perdiendo sus propiedades de forma:

$$crc = \frac{4\pi \times \text{Área}}{\text{Perímetro}^2}$$

Por el contrario, la solidez también posee una buena explicación de los datos (99.9999%), y es directamente proporcional a la forma de las alas,

calculándose la solidez como el cociente entre el área del ala y el área del *convex hull*:

$$sld = \frac{\text{Área}}{\text{Área del convex hull}}$$

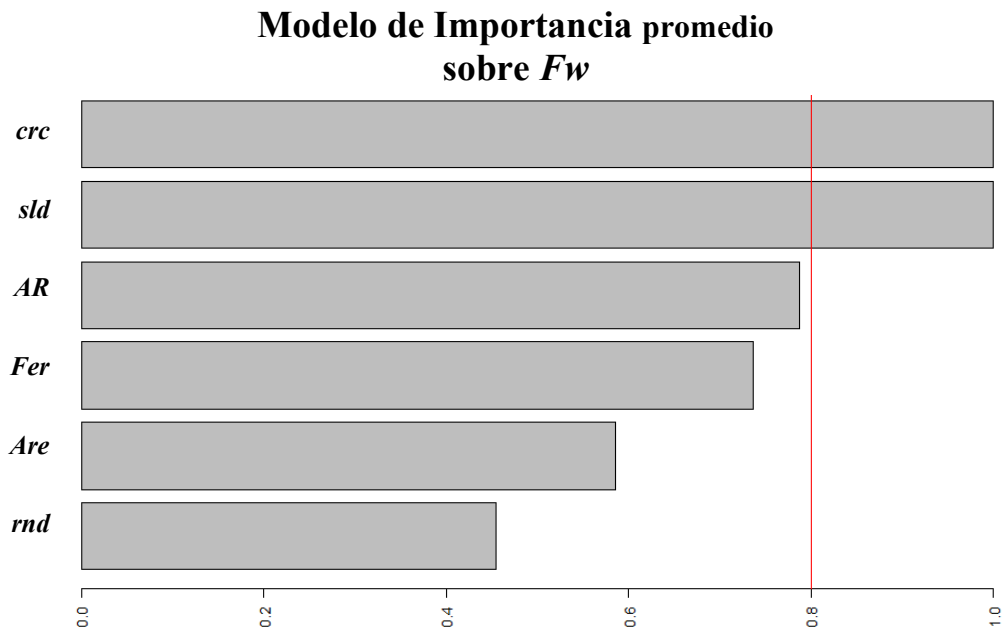


Figura 17.- Gráfica de importancia de las variables predictoras (Descriptores de forma) sobre la variable respuesta (forma del ala anterior). La línea roja marca una importancia sobre el 80%.

Tabla 2.- Sumario de los valores estadísticos para las variables predictoras de la forma del ala anterior en mariposas

	Estimado	Error std.	Import.	Valor t	Pr(> t)
(Intercept)	-0.53254	0.283327	1.0000000	-1.88	0.0622 .
Área (Are)	0.01278	0.008948	0.5855075	1.428	0.1554
Circularidad (crc)	-1.74748	0.231232	1.0000000	-7.557	4.51E-12 ***
Diámetro de Feret (Fer)	-0.03156	0.017537	0.7366915	-1.8	0.074 .
Relación Aspecto (AR)	-0.54652	0.041978	0.7878214	-13.019	< 2.00E-16 ***
Solidez (sld)	2.934174	0.47538	0.9999999	6.172	6.57E-09 ***

Es decir, la solidez indica qué tan concentrada está una forma respecto a su centro de gravedad (Rahtu *et al.* 2006; Rosin & Žunić 2007; Turitsyna & Webb 2005; Wirth 2004; Zdilla *et al.* 2016). Además, ha sido ampliamente reportado que, al menos en mariposas, entre más móviles las especies más alargadas y con extremos más puntiagudos tienden a ser las alas (Altizer & Davis 2010; Berns 2014a; Chang *et al.* 2023; Chowdhury *et al.* 2022; Dockx 2007; Li *et al.* 2016; Le Roy *et al.* 2019; Talla *et al.* 2020), lo que indicaría una distribución de la forma más alejada de su centro de gravedad. Tomando en cuenta todos estos

antecedentes, que se considera al índice de solidez (*sld*) como un buen índice para la corrección de forma del ala en mariposas.

Por lo tanto, para la elaboración del índice alar (*Wi*) se seleccionaron los datos de ancho y alto del *Boungle Rectangle*, para hacer el cálculo de la Relación de Aspecto del ala según la fórmula propuesta por Claramunt *et al.* (2012) y se corrigió por el valor de solidez:

$$Wi = 100 \times \left(\left(\frac{Width - Height}{Width} \right) \times \left(1 - \frac{Área}{Área Convex Hull} \right) \right)$$

Este índice alar demostró poseer un buen ajuste respecto a la forma geométrica del ala anterior, con una importancia de la variable respuesta de ~97.4% (Tabla 3) y mostrando una fuerte correlación (Figura 18), separando las *Fw* de las especies modelo de alta y baja capacidad de desplazamiento, siendo además estos datos concordantes con los resultados de PCA y PCAp obtenido mediante análisis de morfometría geométrica, en el cual *a posteriori* se separó entre alas anteriores migratorias, no migratorias y de capacidad migratoria desconocida (Figura 19) para aquellas especies que contaban con esa información en la literatura (Hobson *et al.* 2021; Pinheiro 1991; Plachter *et al.* 1999; Scalco *et al.* 2016; Schmitt *et al.* 2006; Scott 2011).

Tabla 3.- Sumario de los valores estadísticos de la importancia de W_i sobre la forma de las alas anteriores (F_w)

	Estimado	Error std.	Import.	valor t	Pr(> t)
(Intercept)	0.03032	0.01378	1	2.201	0.03617 *
W_i	-0.07453	0.02336	0.9747118	-3.191	0.00349 **

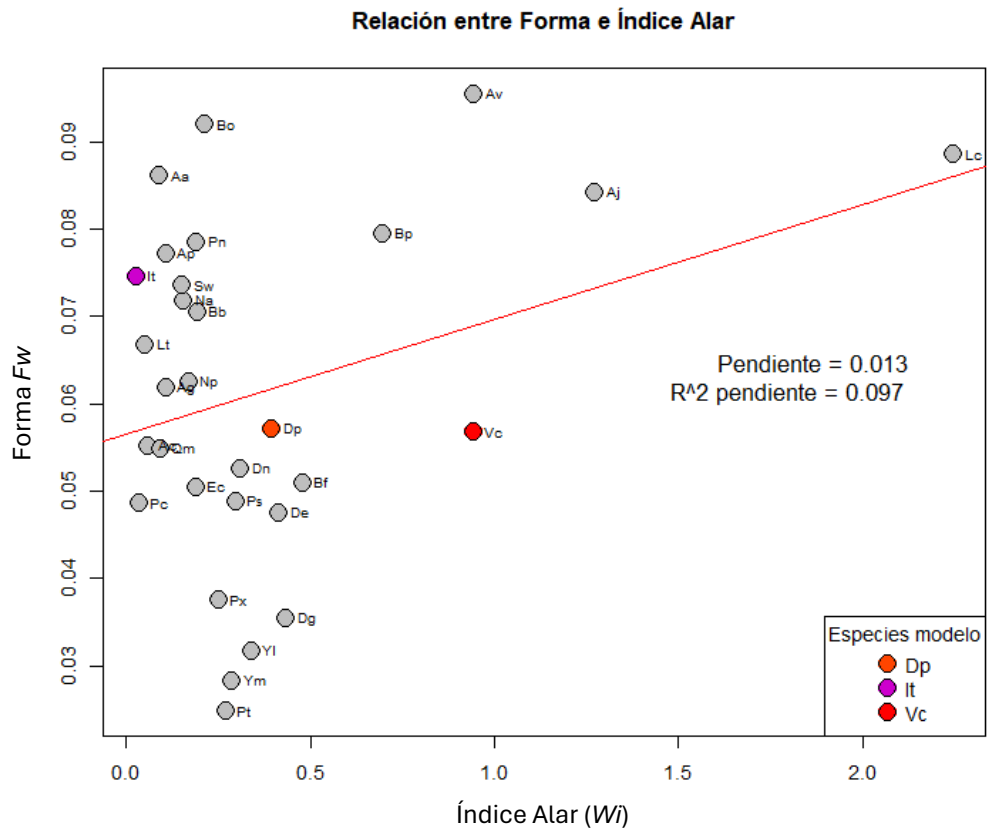


Figura 18.- Correlación entre el índice alar (W_i) y la forma del ala anterior (F_w).

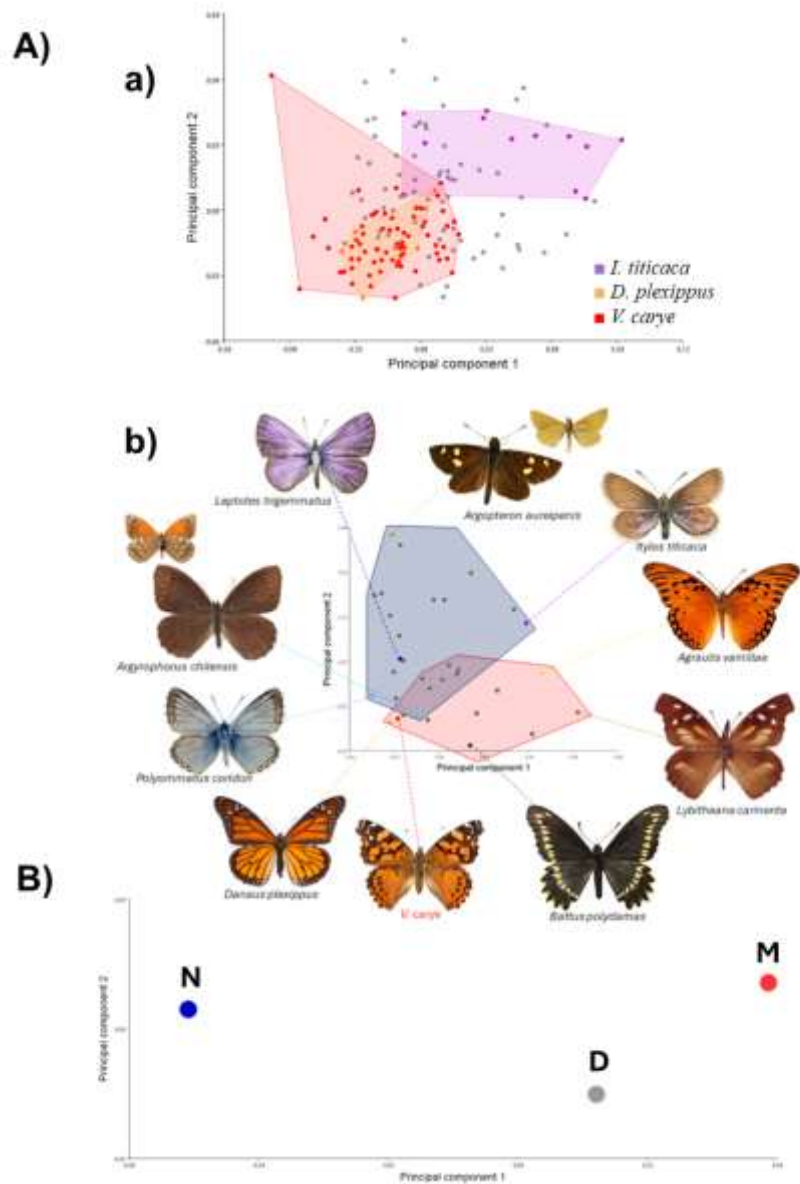


Figura 19.- A) Análisis de Componentes principales de los 2 primeros PC para las alas anteriores, que explican el 48.97% de la varianza de la forma: a) Diferenciación por modelos (*D. plexippus*, *V. carye* e *I. titicaca*), b) PCAp para especies de baja (azul) y alta (rojo) capacidad de desplazamiento. B) PCAp para la forma promedio del ala anterior de especies: No migratorias (N), Migratorias (M) y con comportamiento desconocido (D).

El análisis de *glm*, donde se analizó la relación de la forma de *Fw* y *Hw* (tres primeros PCs de cada ala) como variables respuesta, el índice alar (*Wi*), la distribución geográfica (*bGd*) y el Intercepto (*Wi:bGd*) entre éstas como variables predictoras (Figura 20), mostró que la variable *Wi* explica en un 100% y un 99.4% la forma de las anteriores y posteriores respectivamente. De igual modo, el intercepto (*Wi:bGd*) explica en un 99.9% y 97.4% las formas de *Fw* y *Hw* respectivamente. Por el contrario, la distribución geográfica por si sola (*bGd*) sólo se relaciona en un 78% y 28% con la forma de las alas anteriores y posteriores respectivamente (Tabla 4).

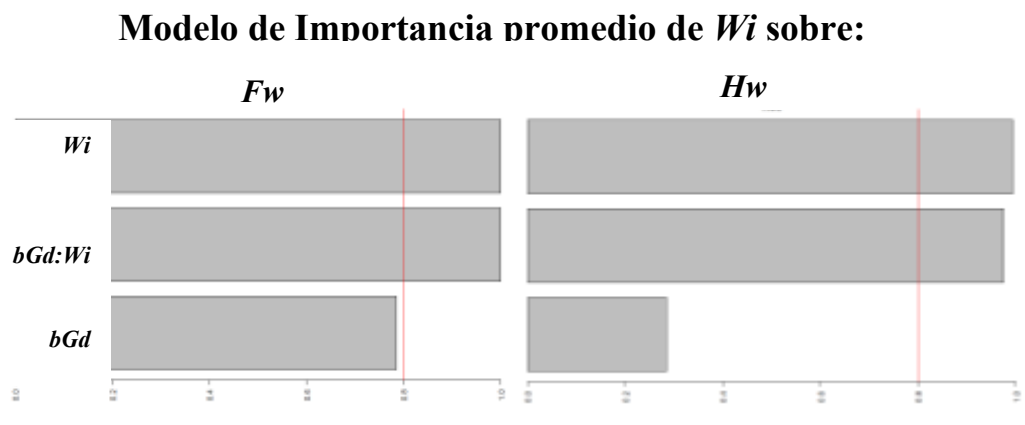


Figura 20.- Gráfica de importancia de las variables índice alar (*Wi*), distribución geográfica (*bGd*) y el intercepto de estas sobre las variables respuesta: forma del ala anterior (*Fw*) y posterior (*Hw*). La línea roja marca una importancia sobre el 80%.

Tabla 4.- Sumario de los valores estadísticos de la importancia de W_i sobre: A) las alas anteriores (Fw) y B) las alas posteriores (Hw)

A) Fw	Estimado	Error std.	Import	Valor t	Pr(> t)
(Intercept)	-0.133327	0.049266	1.0000000	-2.706	0.00768 **
W_i	0.79958	0.125468	1.0000000	6.373	2.67E-09 ***
bGd	0.007979	0.003748	0.7849115	2.129	0.03507 *
$W_i:bGd$	-0.051358	0.008502	0.9999998	-6.041	1.38E-08 ***

B) Hw	Estimado	Error std.	Import	Valor t	Pr(> t)
(Intercept)	0.052948	0.011729	1.0000000	4.514	1.36E-05 ***
W_i	-0.602687	0.152892	0.9943694	-3.942	0.000128 ***
bGd	--	--	0.2851806	--	--
$W_i:bGd$	0.034233	0.009915	0.9744344	3.453	0.000738 ***

Debido que el intercepto entre el índice alar (W_i) y la distribución geográfica de cada especie (bGd) posee una alta importancia en la forma alar de las especies, entonces el índice de Potencial de Desplazamiento bruto (d) se puede expresar de la siguiente manera:

$$d = \frac{W_i}{bGd}$$

Y para facilitar la interpretación de los resultados (Figura 21), se propone la siguiente conversión:

$$D = 2.7 - \left| \ln \left(\frac{Wi}{bGd} \right) \right|$$

De esta manera, aquellas especies que presenten un valor de D igual a:

$D \geq 1$, Especies con alto potencial de desplazamiento

$D \approx 1$, Especies con potencial de desplazamiento intermedio

$D < 1$, Especies con bajo potencial de desplazamiento

El análisis de *glm* para el índice de desplazamiento (D) mostró una importancia de ~83% para la explicación de las formas alares (Tabla 5), mostrando además estar correlacionado con la forma de Fw de las especies modelo para alta y baja capacidad de desplazamiento (Figura 22).

Id	Especie	<i>bGd</i>	<i>Wi</i>	<i>Wi/bGd</i>	<i>D</i>
Lc	<i>Libytheana carinenta</i>	16.6140263	2.24528606	0.135144005	1.83079679
Aj	<i>Agraulis junio</i>	16.22926258	1.27179803	0.078364499	1.59411936
Vc	<i>Vanessa carye</i>	14.69362253	0.94017954	0.063985551	1.50608192
Av	<i>Agraulis vanillae</i>	16.20739763	0.943238157	0.058198002	1.46490807
Bf	<i>Butleria flavomaculata</i>	9.960336443	0.477380952	0.047928196	1.38059108
Bp	<i>Battus polydamas</i>	16.27763751	0.695106363	0.042703148	1.33045989
Ym	<i>Yramea modesta</i>	10.38712158	0.285063291	0.027443916	1.13844608
Yl	<i>Yramea lathonioides</i>	12.59921371	0.33723548	0.026766391	1.12758982
De	<i>Danaus erippus</i>	15.58977835	0.41363219	0.026532269	1.12377439
Dg	<i>Danaus gilippus</i>	16.35630013	0.431891777	0.026405224	1.12168986
Dp	<i>Danaus plexippus</i>	16.01691092	0.394308224	0.024618244	1.09125707
Px	<i>Phulia xanthodice</i>	11.20554642	0.248652561	0.022190133	1.0461599
Pt	<i>Phulia theodice</i>	12.64939895	0.267483524	0.021145947	1.02522715
Dn	<i>Danaus plexippus nigrippus</i>	14.64551332	0.307787456	0.021015819	1.02254632
Ps	<i>Phoebis sennae</i>	16.22048269	0.295138531	0.018195422	0.95996214
Bb	<i>Butleria bissexguttatus</i>	11.31098448	0.190855705	0.016873483	0.92720474
Na	<i>Neomaenas ambiorix</i>	9.503129382	0.153831491	0.016187456	0.90917861
Ec	<i>Eroessa chiliensis</i>	11.64454712	0.187827427	0.016130076	0.90763641
Pn	<i>Phulia nymphula</i>	11.77299168	0.188917466	0.016046683	0.90538527
Np	<i>Neomaenas poliozona</i>	10.92030813	0.166524217	0.01524904	0.88324251
Sw	<i>Strymon wagenknechti</i>	10.0247717	0.149946179	0.014957565	0.87486091
Bo	<i>Burnsius orcus</i>	15.75889959	0.211430251	0.013416562	0.82764124
Ap	<i>Argopteron puelmae</i>	9.799035568	0.105020921	0.010717475	0.73009249
Ag	<i>Argyrophorus argenteus</i>	12.12905584	0.104906382	0.00864918	0.63697491
Qm	<i>Quilaphoetus monachus</i>	11.32198704	0.090441644	0.007988142	0.6024458
Aa	<i>Argopteron aureipennis</i>	11.42655522	0.088510911	0.007746071	0.58908149
Ac	<i>Argyrophorus chiliensis</i>	13.56842147	0.056307692	0.004149907	0.3180384
Lt	<i>Leptotes trigemmatius</i>	12.62003417	0.049905213	0.003954444	0.29708539
Pc	<i>Polyommatus coridon</i>	15.72114446	0.033112033	0.00210621	0.02350169
It	<i>Itylos titicaca</i>	11.97491979	0.024235114	0.002023823	0.00617246

Figura 21.- Presentación del índice *D* de Potencial de desplazamiento. Se señalan las especies modelo para alta y baja capacidad de desplazamiento además de *V. carye* como especie modelo de estudio. En gradiente de grises se representan los valores de mayor a menor para la distribución geográfica (*bGd*), Índice alar (*Wi*) y el cociente entre estas variables (*d*). En gradiente de rojo a azul se representan las especies con mayor y menor capacidad de desplazamiento (*D*).

Tabla 5.- Sumario de los valores estadísticos de la importancia de D sobre la forma de las alas anteriores (Fw)

	Estimado	Error std.	Import.	valor t	Pr(> t)
(Intercept)	0.06104	0.02776	1	2.199	0.0363 *
D	-0.06269	0.02698	0.8382572	-2.324	0.0276 *

Correlación entre Forma y Potencial de Desplazamiento

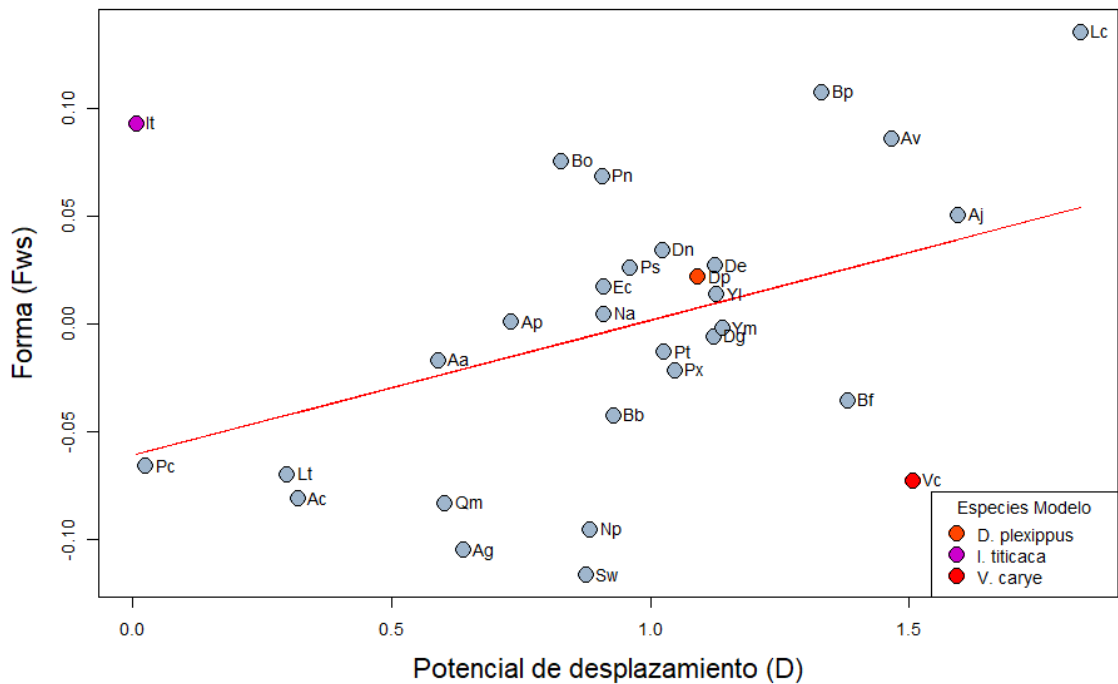


Figura 22.- Correlación entre el índice de Potencial de Desplazamiento (D) y la forma del ala anterior (Fw).

El resultado del análisis de 2B-PLS (Figura 23) muestra que existe una correlación positiva entre la forma de las alas anteriores y posteriores de las mariposas (*RV coef.* = 0.6273, *p-value* = <0.0001), mostrando además que la correlación es más fuerte entre las especies pertenecientes a la Familia Nymphalidae y hacia aquellas especies reconocidas como migratorias. Por el contrario, se observa menor correlación entre las formas de las alas de las especies de la familia Lycaenidae y hacia aquellas especies descritas como no migratorias.

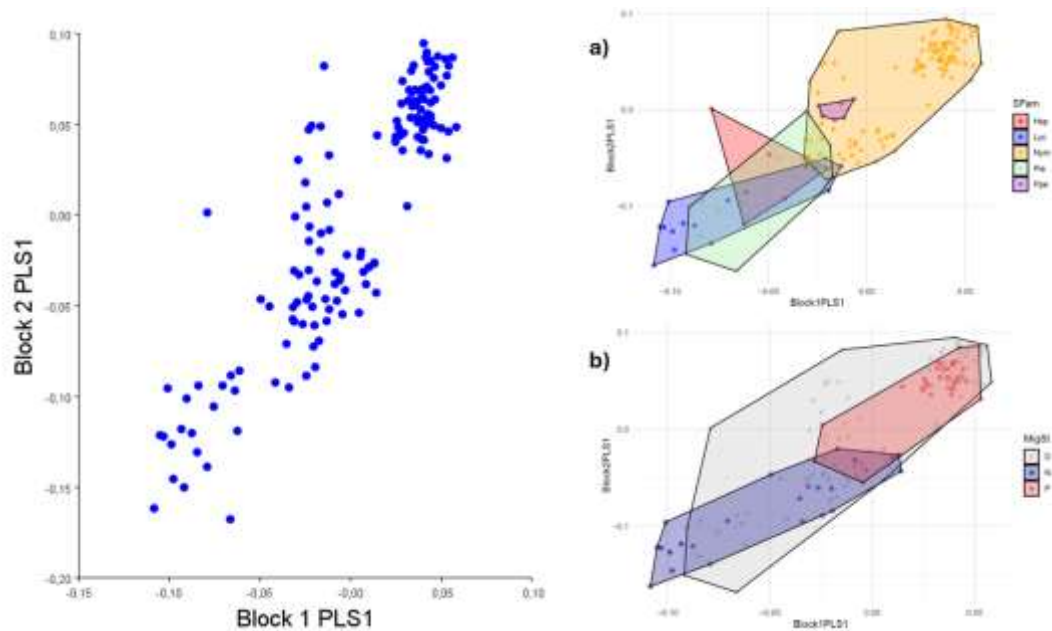


Figura 23.- Análisis de 2B-PLS para las alas anteriores y posteriores. a) Diferenciación por familia, b) diferenciación por estatus migratorio (D = desconocido; N = No migratorio; P = Posiblemente migratorio)

Discusión Final

Considerando que la ecología del movimiento es crucial para varios procesos de las poblaciones y especies, un ámbito importante de discusión es la implementación de una aproximación que pueda predecir la capacidad de desplazamiento en ausencia de conocimiento de historia natural. Sin embargo, debido a los problemas metodológicos asociados con los tamaños reducidos en insectos es poco factible el uso de las mismas mediciones empíricas que se han empleado en vertebrados. Previamente, Burke *et al.* (2011) intentaron determinar la capacidad de movimiento de las especies mediante un enfoque cualitativo basado en el conocimiento de investigadores y naturalistas. Y aunque su índice mostró buenos ajustes, carece de una metodología que pueda ser utilizada *a priori* para determinar las capacidades de movimiento de las especies de mariposas. Así mismo, en su trabajo listan distintas aproximaciones y metodologías para determinar la capacidad de movimiento, resaltando sus ventajas y desventajas. Estos autores señalan que, en el caso específico de mariposas, la envergadura y el tamaño de las alas no son indicativos de las capacidades de movimiento (Park *et al.* 2010; Le Roy *et al.* 2019), a diferencia de la carga alar y/o la forma de las alas (Berwaerts *et al.* 2002; Betts & Wootton 1988). En este sentido, el índice alar (Wi) propuesto en este estudio constituye una aproximación sólida de la forma alar en mariposas, primero, porque se basa en la fórmula de carga alar propuesta por Claramunt *et al.* (2012), la cual ha

demostrado ser informativa respecto a las capacidades de desplazamiento en aves y, segundo, porque muestra una correlación del 100% con la forma del ala anterior y un 99.43% con la forma del ala posterior. Este resultado es interesante, ya que el índice no incluye variables de forma o medidas del ala posterior, lo que es una evidencia independiente a las experimentales que establecen un acople funcional entre el ala anterior y posterior, pero desde la perspectiva de la forma (Ancel *et al.* 2017; Dudley 2002; Templin 2000). Estos resultados son concordantes con los del análisis de 2B-PLS, los cuales muestran una alta correlación entre las formas del ala anterior y posterior. De igual modo, este análisis muestra que Nymphalidae es la familia con mayor covariación de la forma en contraposición con Lycaenidae que posee la menor covariación de la forma. Este resultado es interesante si consideramos la conducta migratoria como un *proxy* de la capacidad de desplazamiento, ya que Nymphalidae es la familia que comprende la mayor cantidad de especies migratorias (275 de ~5000 = 5%) mientras sólo un 1% de las especies comprendidas en Lycaenidae presentan conducta migratoria (58 de ~6000) (Chowdhury *et al.* 2021). Si bien hay que considerar que existen especies con alta vagilidad que no necesariamente presentan conducta migratoria, este resultado sugiere que existe mayor correlación de la forma entre las alas de aquellas especies con mayor potencial de desplazamiento. Por lo que en un futuro sería interesante analizar la covariación de la forma en las alas de especies categorizadas como de alta y baja capacidad de movimiento.

Por otro lado, aunque el índice de Potencial de Desplazamiento (D) no posee un ajuste total, aunque bastante alto, con respecto a la forma alar (83.82%), su aplicación es concordante con lo propuesto en trabajos anteriores, donde se detecta una relación positiva entre el rango geográfico de distribución y la capacidad de desplazamiento de las especies (Beck & Kitching 2007; Lester *et al.* 2007; Ude *et al.* 2024), donde se propone que esta relación está dada de manera compleja, donde los mecanismos causales pueden ser multifactoriales, como la capacidad de colonización (Duckworth & Kruuk 2009; Kinlan & Hastings 2005) o una mayor tolerancia a la amplitud ambiental (Brändle *et al.* 2002; Gill *et al.* 2016; Polato *et al.* 2018). No obstante, en algunos casos, la amplitud del rango de distribución puede ser producto de procesos históricos y geográficos independientes de la capacidad de dispersión (Beck & Kitching 2007; Lester *et al.* 2007), así como también otros procesos ecológicos tales como la especialización de hábitat (Martin & Fahrig 2018; Püttker *et al.* 2013; Wagner & Liebherr 1992), competencia con otras especies (Alzate *et al.* 2017; Durrett & Levin 1998; De Meester *et al.* 2015) o barreras físicas (Caplat *et al.* 2016; Goldberg & Lande 2007; Purves *et al.* 2007). Por otro lado, existe una relación directa entre las características físicas de los órganos implicados en los procesos de movimiento y la capacidad de dispersión, en el caso de especies voladoras, las características alares (Ancel *et al.* 2017; Dingle 2014; Scott 2011; Templin 2000). Por lo tanto, la interacción entre el tamaño geográfico y la forma alar se

postula como un buen indicador de la capacidad de movilidad de las especies, pudiendo expresarse matemáticamente de forma simplificada como:

$$\text{Capacidad de desplazamiento} = \frac{\text{Características alares}}{\text{Tamaño del rango de distribución}}$$

$$\text{o en resumen } d = \frac{Wi}{bGd}$$

Este índice D permitió discriminar *a posteriori* de forma correcta, especies migratorias o con alta capacidad de desplazamiento como, por ejemplo, *Libytheana carinenta* o *Agraulis vainillae* documentadas como especies migratorias (Arbogast 1966; Hobson *et al.* 2021), y *Battus polydamas* descrita como una especie con alta vagilidad (Scalco 2014; Scalco *et al.* 2016). Sin embargo, las agrupó con la especie *Butleria flavomaculata*, una mariposa de la familia HesperIIDae considerada como endémica para Chile, distribuyéndose en gran parte de la zona central, de la cual se desconoce su capacidad de movimiento. Si bien la familia HesperIIDae es conocida por sus especies altamente territoriales y filopátricas, se sabe que integra algunas especies con alta capacidad de desplazamiento e inclusive especies que presentan conducta migratoria (Dunn 2020; Murillo-Hiller *et al.* 2019; Warren *et al.* 2009), por lo que este es un caso para tener en consideración para futuras revisiones de esta familia.

Es fundamental tener en cuenta que el índice depende del tamaño del rango geográfico de la especie, el cual podría ser inexacto para especies poco

estudiadas o especies ampliamente distribuidas, pero con poblaciones aisladas. Este aspecto podría ser solucionado mediante modelos de distribución geográfica que integren variables bióticas y abióticas, así como datos moleculares que permitan inferir aspectos de flujo génico y aislamiento entre las poblaciones (García-Berro *et al.* 2023; Mackintosh *et al.* 2019; Merlin & Liedvogel 2019; Somveille *et al.* 2021). Y si bien estos datos mejorarían la capacidad predictiva de este índice, no fueron considerados en la elaboración de este, ya que su objetivo es ser una herramienta sencilla de fácil aplicación, que sirva como primera aproximación para el estudio de la capacidad de desplazamiento de las especies de mariposa.

También es importante considerar el uso del valor de solidez para el cálculo del índice alar (Wi). Este valor se eligió por poseer alta correlación con la forma geométrica alar, siendo un buen *proxy* de esta, además de ser concordante con lo encontrado en literatura respecto a la aerodinámica del vuelo (Ancel *et al.* 2017; Berwaerts *et al.* 2002; Betts & Wootton 1988; Brodsky 1991; Chen *et al.* 2016; Dudley 2002; Ellington 1984; Ellington *et al.* 1996; Landell-Mills 2024; Park *et al.* 2010; Le Roy *et al.* 2019; Sane 2003; Srygley A. R. & Thomas A. L. R 2002; Taylor 2001), siendo precisamente las alas mejor adaptadas a vuelos extensos las que presentan menores valores de solidez. Si bien entre las especies analizadas este valor tuvo un buen ajuste, es importante señalar que se requiere una mayor evaluación, para detectar, por ejemplo, su comportamiento frente a especies con estrategias de mimetismo críptico (Berns 2014b; Srygley 1994). Es

esperable que aquellas especies con alas que simulan formas de hojas u otras estructuras posean menores valores de solidez, lo mismo con aquellas formas que integran huecos en sus estructuras (Costello *et al.* 2020), pero ¿cómo es la movilidad de aquellas especies que han evolucionado para ser indetectables mientras se mantienen quietas? Este es un tópico que no ha sido evaluado formalmente, por lo que se debe mantener en consideración.

Finalmente, si bien aún requiere de mayor evaluación y consideraciones, los índices propuestos en este trabajo poseen un buen ajuste respecto a la forma geométrica de la alas de las mariposas, pudiendo discriminar de forma correcta entre aquellas especies con alta y baja capacidad de movimiento, además de ser una herramienta sencilla de fácil aplicación y que, a diferencia del índice propuesto por Burke *et al.* (2011), es autoexplicativo, no dependiendo de la comparación con otras especies, ni de la observación previa. De igual modo es importante recordar que este índice es una primera herramienta para introducir a estudios más complejos de la ecología del movimiento de las especies, en especial para aquellas en las que no se cuenta con estudios de la historia natural, por lo que un estudio más formal con distintos enfoques es necesario para cada caso particular.

CONCLUSIÓN GENERAL

Históricamente las migraciones masivas a través de largas distancias geográficas han fascinado a la comunidad general, así como a los investigadores, quienes han buscado, durante décadas, dar explicación a una estrategia tan intrigante como riesgosa para los individuos que la llevan a cabo. Esta tesis doctoral representa un hito en la forma de investigar el comportamiento migratorio, centrándose en particular en *Vanessa carye*, una especie de mariposa ampliamente distribuida que, durante mucho tiempo, ha pasado desapercibida al punto que su ecología del movimiento permanecía desconocida.

Los resultados obtenidos en esta investigación ofrecen los primeros indicios sólidos de conducta migratoria para la especie, proporcionando, mediante un enfoque integrador, información sobre sus patrones de movimiento a lo largo de vastas distancias geográficas. Desde el análisis de datos recopilados mediante ciencia ciudadana hasta estudios moleculares y morfométricos. A través de cada capítulo de esta investigación, se contribuye de manera única a nuestro conocimiento sobre la biología y ecología de *V. carye*, destacando su importancia en el contexto de la conservación y la comprensión de los fenómenos migratorios en la naturaleza

Los registros de avistamientos obtenidos mediante ciencia ciudadana parecen corroborar la hipótesis del desplazamiento de los individuos de *V. carye*

entre latitudes altas y bajas según las variables estacionales. Datos que demostraron ser de utilidad al momento de realizar colectas de individuos de la especie, en especial cuando no existe información sobre las fechas en que puede ser observada. Así mismo, se encontró evidencia de un movimiento en masa de individuos, llevado a cabo a fines de junio del año 2023 de sur a norte, entre las localidades de Santiago y Copiapó en Chile, en un rango geográfico de >600 Km y que es concordante con el invierno en el hemisferio sur.

Por otro lado, la evidencia molecular, que abarca un rango geográfico de ~ 5,000 Km, indica que existe flujo génico constante a lo largo del rango de distribución de la especie, no habiendo evidencia de aislamiento por distancia, con la presencia de dos poblaciones, las cuales se presumen son dos rutas migratorias, una ruta costera y una ruta andina, que si bien muestran estructuración génica, la presencia de individuos con ancestría múltiple entre estas, y la representación de las 23 localidades analizadas presentes en ambos *cluster* genómicos, dan indicio de flujo génico constante entre ambas poblaciones. Es probable que esto se deba a que ambas rutas migratorias comparten zonas de reproducción a los extremos de la distribución de la especie, o inclusive, a lo largo del rango de distribución. Así mismo, los análisis de morfometría geométrica sobre las alas anteriores y posteriores de ~ 900 individuos colectados alrededor de 140 localidades entre Venezuela y Tierra del Fuego, abarcando la totalidad del rango de distribución latitudinal de la especie (~7,000 Km), muestran completa ausencia de variabilidad, tanto en forma como

en tamaño. Esta ausencia de variación persiste aun cuando se magnifican las diferencias entre los individuos colectados entre los seis países que contienen las 140 localidades de captura, lo que sugiere la ausencia de adaptaciones locales. Trabajos previos también muestran la ausencia de variación morfológica a lo largo del rango altitudinal de la especie entre los 0 y 5,200 m.s.n.m.

Estos resultados sugieren que las alas de *V. carye* poseen una forma conservada, que, según lo propuesto por varios autores, se encontrarían bajo presiones de selección estabilizadora, con tal de mantener un desempeño de vuelo óptimo a través de los distintos biomas comprendidos a lo largo de su rango de distribución. Siguiendo esta misma línea, el análisis comparativo entre las formas alares de *V. carye* y especies modelo de baja capacidad de desplazamiento (e.g. *Itylos titicaca*) y especies modelo de alta capacidad de desplazamiento (e.g. *Danaus plexippus*), muestran que las alas de *V. carye* poseen las características morfológicas necesarias para la adaptación a vuelos de larga distancia.

Con estos resultados, los avistamientos de presencia y ausencia colectados por ciencia ciudadana, así como el avistamiento de movimientos masivos de individuos, los resultados moleculares y los resultados de morfometría geométrica, se sustenta la hipótesis de *V. carye* como una especie con conducta migratoria. Y sin bien, aún hace falta evidencia empírica del movimiento a nivel individual a través de grandes extensiones geográficas, se

considera que es evidencia suficiente para sustentar a esta especie como migratoria.

Finalmente, con los datos de variación de la forma alar entre 30 especies, incluyendo a *V. carye* y otras en que sus capacidades de movimiento se encuentran documentadas, se realizó un índice alar para mariposas (W_i) y un índice de potencial de desplazamiento (D) el cual, si bien aún necesita algunas revisiones, parece mostrar un buen ajuste, permitiendo la discriminación *a priori* entre especies con bajas y altas capacidades de movimiento, por lo que se presenta a esta como una herramienta útil y sencilla para el estudio de la ecología del movimiento en mariposas, en especial para aquellas especies que cuentan con vacíos de conocimiento en su historia natural.

BIBLIOGRAFÍA

- Abbasi, R. & Marcus, J.M. (2015) Color pattern evolution in *Vanessa* butterflies (Nymphalidae: Nymphalini): non-eyespot characters. *Evolution & Development* 17, 63–81. <https://doi.org/10.1111/ede.12109>
- Abdessemed, C., Bouferrouk, A. & Yao, Y. (2022) Effects of an Unsteady Morphing Wing with Seamless Side-Edge Transition on Aerodynamic Performance. *Energies* 15. <https://doi.org/10.3390/en15031093>
- Aceves-Bueno, E., Adeleye, A.S., Feraud, M., Huang, Y., Tao, M., Yang, Y. & Anderson, S.E. (2017) The Accuracy of Citizen Science Data: A Quantitative Review. *Bulletin of The Ecological Society of America* 98, 278–290.
- Adams, D.C., Collyer, M.L., Kaliontzopoulou, A. & Baken, E.K. (2024) “*Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 4.0.7.*” <https://cran.r-project.org/package=geomorph>. p.
- Adams, D.C., Rohlf, F.J., Slice, D.E., Adams, D.C., Rohlf, F.J., Geometric, D.E.S. & Adams, D.C. (2009) Geometric morphometrics : Ten years of progress following the “ revolution ” Geometric morphometrics : ten years of progress following the ‘ revolution ’. 0003. <https://doi.org/10.1080/11250000409356545>
- Alerstam, T., Hedenstro, A. & Susanne, A. (2003) Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos* 103, 247–260.
- Altizer, S. & Davis, A.K. (2010) Populations of monarch butterflies with different migratory behaviors show divergence in wing morphology. *Evolution* 64, 1018–1028. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00946.x>
- Álvarez-Varas, R., Rojas-Hernández, N., Heidemeyer, M., Riginos, C., Benítez, H.A., Araya-Donoso, R., Reséndiz, E., Lara-Uc, M., Godoy, D.A., Muñoz-Pérez, J.P., Alarcón-Ruales, D.E., Alfaro-Shigueto, J., Ortiz-Alvarez, C., Mangel, J.C., Vianna, J.A. & Véliz, D. (2021) Green, yellow or black? Genetic differentiation and adaptation signatures in a highly migratory marine turtle. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 288. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0754>
- Alvial, I., Veliz, D., Vargas, H., Esquivel, C. & Vila, I. (2017) Lack of genetic structure in *Pantala flavescens* among Central and South American localities (Odonata: Libellulidae). *Odonatologica* 46, 67–82. <https://doi.org/10.5281/zenodo.572357>
- Alvial, I.E., Vargas, H.A., Marinov, M., Esquivel, C., Araya, J., Araya-Donoso, R., Vila,

- I. & Véliz, D. (2019) Isolation on a remote island: genetic and morphological differentiation of a cosmopolitan odonate. *Heredity* 122, 893–905. <https://doi.org/10.1038/s41437-018-0165-z>
- Alzate, A., Bisschop, K., Etienne, R.S. & Bonte, D. (2017) Interspecific competition counteracts negative effects of dispersal on adaptation of an arthropod herbivore to a new host. *Journal of Evolutionary Biology* 30, 1966–1977. <https://doi.org/10.1111/jeb.13123>
- Ancel, A.O., Eastwood, R., Vogt, D., Ithier, C., Smith, M., Wood, R. & Kovač, M. (2017) Aerodynamic evaluation of wing shape and wing orientation in four butterfly species using numerical simulations and a low-speed wind tunnel, and its implications for the design of flying micro-robots. *Interface Focus* 7. <https://doi.org/10.1098/rsfs.2016.0087>
- Arbogast, R.T. (1966) Migration of *Agraulis vanillae* (Lepidoptera, Nymphalidae) in Florida. *The Florida Entomologist* 49, 141–145.
- Arnqvist, G. & Martensson, T. (1998) MEASUREMENT ERROR IN GEOMETRIC MORPHOMETRICS: EMPIRICAL STRATEGIES TO ASSESS AND REDUCE ITS IMPACT ON MEASURES OF SHAPE*. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 44, 73–96.
- Ashe-Jepson, E., Bru, E., Connell, E., Dixit, M.K., Hargrave, J., Lavitt, T., Lam, M., Prosser, R., Roberts, B.J., Thompson, B., Bladon, A.J. & Turner, E.C. (2024) Hot topics in butterfly research: Current knowledge and gaps in understanding of the impacts of temperature on butterflies. *Insect Conservation and Diversity* 17, 1–15. <https://doi.org/10.1111/icad.12704>
- Baken, E.K., Collyer, M.L., Kaliontzopoulou, A. & Adams, D.C. (2021) geomorph v4.0 and gmShiny: Enhanced analytics and a new graphical interface for a comprehensive morphometric experience. *Methods in Ecology and Evolution* 12, 2355–2363. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13723>
- Baliga, B., Szabo, I. & Altshuler, D.L. (2019) Range of motion in the avian wing is strongly associated with flight behavior and body mass. *Science Advances* 5. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaw6670>
- Balint, Z. & Johnson, K. (1994) Polyommata lycaenids of the oreale biome in the Neotropics, part II: The Itylos section (Lepidoptera: Lycaenidae, Polyommata). *Annales Historico Naturales Musei Nationalis Hungarici* 86, 53–77.
- Battey, C.J. & Klicka, J. (2017) Cryptic speciation and gene flow in a migratory songbird Species Complex: Insights from the Red-Eyed Vireo (*Vireo olivaceus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 113, 67–75.

<https://doi.org/10.1016/j.ympbev.2017.05.006>

- Bay, R.A., Karp, D.S., Saracco, J.F., Anderegg, W.R.L., Frishkoff, L.O., Wiedenfeld, D., Smith, T.B. & Ruegg, K. (2021) Genetic variation reveals individual-level climate tracking across the annual cycle of a migratory bird. *Ecology Letters* 24, 819–828. <https://doi.org/10.1111/ele.13706>
- Beck, J. & Kitching, I.J. (2007) Correlates of range size and dispersal ability: A comparative analysis of sphingid moths from the Indo-Australian tropics. *Global Ecology and Biogeography* 16, 341–349. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00289.x>
- Belliure, J., Sorci, G., Møller, A. & Clobert, J. (2000) Dispersal distances predict subspecies richness in birds. *Journal of Evolutionary Biology* 13, 480–487.
- Bensch, S., Akesson, S. & Irwin, D.E. (2002) The use of AFLP to find an informative SNP: genetic differences across a migratory divide in willow warblers. *Molecular ecology* 11, 2359–2366.
- Berns, A.R. (2014a) A geometric morphometric analysis of wing shape variation in monarch butterflies *Danaus plexippus*. The University of Michigan.
- Berns, A.R. (2014b) Wing Shape Variation Associated With Mimicry In Butterflies. The University of Michigan.
- Berwaerts, K., Van Dyck, H. & Aerts, P. (2002) Does flight morphology relate to flight performance? An experimental test with the butterfly *Pararge aegeria*. *Functional Ecology* 16, 484–491. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00650.x>
- Betts, C.R. & Wootton, R.J. (1988) Wing Shape and Flight Behaviour in Butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea): A Preliminary Analysis. *Journal of Experimental Biology* 138, 271–288. <https://doi.org/10.1242/jeb.138.1.271>
- Bhattacharjee, Y. (2005) Citizen scientists supplement work of Cornell researchers. *Science* 308, 1402–1403. <https://doi.org/10.1126/science.308.5727.1402>
- Bilton, D., Freeland, J. & Okamura, B. (2001) DISPERSAL IN FRESHWATER INVERTEBRATE. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32, 159–181.
- Van Bocxlaer, I., Loader, S.P., Roelants, K., Biju, S.D., Menegon, M. & Bossuyt, F. (2010) Gradual adaptation toward a range-expansion phenotype initiated the global radiation of toads. *Science* 327, 679–682. <https://doi.org/10.1126/science.1181707>
- Bonebrake, T.C., Ponisio, L.C., Boggs, C.L. & Ehrlich, P.R. (2010) More than just

- indicators: A review of tropical butterfly ecology and conservation. *Biological Conservation* 143, 1831–1841. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.04.044>
- Bonney, R., Cooper, C.B., Dickinson, J., Kelling, S., Phillips, T., Rosenberg, K. V. & Shirk, J. (2009) Citizen science: A developing tool for expanding science knowledge and scientific literacy. *BioScience* 59, 977–984. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.11.9>
- Bonter, D.N. & Cooper, C.B. (2012) Data validation in citizen science: A case study from Project FeederWatch. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10, 305–307. <https://doi.org/10.1890/110273>
- Bou, N., Soutullo, Á., Hernández, D., Mannise, N., González, S., Bartesaghi, L., Pereira, J., Merino, M., Espinosa, C., Trigo, T.C. & Cosse, M. (2021) Population structure and gene flow of Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*) in the Uruguayan Savanna ecoregion. *Journal of Mammalogy* 102, 879–890. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyab043>
- Brändle, M., Öhlschläger, S. & Brandl, R. (2002) Range sizes in butterflies: Correlation across scales. *Evolutionary Ecology Research* 4, 993–1004.
- Brattström, O., Bensch, S., Wassenaar, L.I., Hobson, K.A. & Åkesson, S. (2010) Understanding the migration ecology of European red admirals *Vanessa atalanta* using stable hydrogen isotopes. *Ecography* 33, 720–729. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05748.x>
- Brewer, M.L. & Hertel, F. (2007) Wing Morphology and Flight Behavior of Pelecaniform Seabirds. *Journal of Morphology* 277, 1042–1154. <https://doi.org/10.1002/jmor>
- Brodsky, A.K. (1991) Vortex Formation in the Tethered Flight of the Peacock Butterfly *Inachis IO* L. (Lepidoptera, Nymphalidae) and Some Aspects of Insect Flight Evolution. *Journal of Experimental Biology* 161, 77–95. <https://doi.org/10.1242/jeb.161.1.77>
- Brodsky, A.K. (1994) *The Evolution of Insect Flight*. Oxford University Press.
- Burke, R.J., Fitzsimmons, J.M. & Kerr, J.T. (2011) A mobility index for Canadian butterfly species based on naturalists' knowledge. *Biodiversity and Conservation* 20, 2273–2295. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0088-y>
- Büscher, B. & Fletcher, R. (2019) Towards Convivial Conservation. *Conservation and Society* 17, 283–296. https://doi.org/10.4103/cs.cs_19_75
- Von Busse, R., Hedenström, A., Winter, Y. & Johansson, L.C. (2012) Kinematics and wing shape across flight speed in the bat, *Leptonycteris yerbabuenae*. *Biology*

Open 1, 1226–1238. <https://doi.org/10.1242/bio.20122964>

- Calcagno, V. & de Mazancourt, C. (2010) glmulti: An R package for easy automated model selection with (generalized) linear models. *Journal of Statistical Software* 34, 29. <https://doi.org/10.18637/jss.v034.i12>
- Calderón, L., Campagna, L., Wilke, T., Lormee, H., Eraud, C., Dunn, J.C., Rocha, G., Zehindjiev, P., Bakaloudis, D.E., Metzger, B., Cecere, J.G., Marx, M. & Quillfeldt, P. (2016) Genomic evidence of demographic fluctuations and lack of genetic structure across flyways in a long distance migrant, the European turtle dove. *BMC Evolutionary Biology* 16. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0817-7>
- Callaghan, C.T., Mesaglio, T., Ascher, J.S., Brooks, T.M., Cabras, A.A., Chandler, M., Cornwell, W.K., Ríos-Málaver, I.C., Dankowicz, E., Dhiya'Ulhaq, N.U., Fuller, R.A., Galindo-Leal, C., Grattarola, F., Hewitt, S., Higgins, L., Hitchcock, C., Hung, K.L.J., Iwane, T., Kahumbu, P., Kendrick, R., Kieschnick, S.R., Kunz, G., Lee, C.C., Lin, C.T., Loarie, S., Medina, M.N., McGrouther, M.A., Miles, L., Modi, S., Nowak, K., Oktaviani, R., Olewe, B.M.W., Pagé, J., Petrovan, S., Saari, C., Seltzer, C.E., Seregin, A.P., Sullivan, J.J., Sumanapala, A.P., Takoukam, A., Widness, J., Willmott, K., Wüster, W. & Young, A.N. (2022) The benefits of contributing to the citizen science platform iNaturalist as an identifier. *PLoS Biology* 20, 1–6. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001843>
- Campagna, L., Kopuchian, C., Tubaro, P.L. & Loughheed, S.C. (2014) Secondary contact followed by gene flow between divergent mitochondrial lineages of a widespread Neotropical songbird (*Zonotrichia capensis*). *Biological Journal of the Linnean Society* 111, 863–868. <https://doi.org/10.1111/bij.12272>
- Campbell, N. & Atchley, W.R. (1981) The Geometry of Canonical Variate Analysis. *Systematic Zoology* 30, 268–280. <https://doi.org/doi:10.2307/2413249>
- Caplat, P., Edelaar, P., Dudaniec, R.Y., Green, A.J., Okamura, B., Cote, J., Ekroos, J., Jonsson, P.R., Löndahl, J., Tesson, S.V. & Petit, E.J. (2016) Looking beyond the mountain: Dispersal barriers in a changing world. *Frontiers in Ecology and the Environment* 14, 261–268. <https://doi.org/10.1002/fee.1280>
- Carere, C., Montanino, S., Moreschini, F., Zoratto, F., Chiarotti, F., Santucci, D. & Alleva, E. (2009) Aerial flocking patterns of wintering starlings, *Sturnus vulgaris*, under different predation risk. *Animal Behaviour* 77, 101–107. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.08.034>
- Castillo-Huitrón, N.M., Naranjo, E.J., Santos-Fita, D. & Estrada-Lugo, E. (2020) The Importance of Human Emotions for Wildlife Conservation. *Frontiers in Psychology* 11, 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.01277>

- Caye, K., Deist, T.M., Martins, H., Michel, O. & François, O. (2016) TESS3: Fast inference of spatial population structure and genome scans for selection. *Molecular Ecology Resources* 16, 540–548. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12471>
- Caye, K., Jay, F., Michel, O. & François, O. (2017) FAST INFERENCE OF INDIVIDUAL ADMIXTURE COEFFICIENTS USING GEOGRAPHIC DATA. *Annals of Applied Statistics*, 1–34. <https://doi.org/https://doi.org/10.1101/080291>
- Di Cecco, G.J., Barve, V., Belitz, M.W., Stucky, B.J., Guralnick, R.P. & Hurlbert, A.H. (2021) Observing the Observers: How Participants Contribute Data to iNaturalist and Implications for Biodiversity Science. *BioScience* 71, 1179–1188. <https://doi.org/10.1093/biosci/biab093>
- Chan, K.O., Alexander, A.M., Grismer, L.L., Su, Y.C., Grismer, J.L., Quah, E.S.H. & Brown, R.M. (2017) Species delimitation with gene flow: A methodological comparison and population genomics approach to elucidate cryptic species boundaries in Malaysian Torrent Frogs. *Molecular Ecology* 26, 5435–5450. <https://doi.org/10.1111/mec.14296>
- Chang, S.K., Lin, Y.J., Hsu, K.L. & Yang, J.T. (2023) Decoupling wing-shape effects of wing-swept angle and aspect ratio on a forward-flying butterfly. *Physical Review E* 107, 1–20. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.107.065105>
- Chapman, J.W., Nesbit, R.L., Burgin, L.E., Reynolds, D.R., Smith, A.D., Middleton, D.R. & Hill, J.K. (2010) Flight orientation behaviors promote optimal migration trajectories in high-flying insects. *Science* 327, 682–685. <https://doi.org/10.1126/science.1182990>
- Chazot, N., Panara, S., Zilbermann, N., Blandin, P., Le Poul, Y., Cornette, R., Elias, M. & Debat, V. (2016) Morpho morphometrics: Shared ancestry and selection drive the evolution of wing size and shape in Morpho butterflies. *Evolution* 70, 181–194. <https://doi.org/10.1111/evo.12842>
- Chen, Y., Gravish, N., Desbiens, A.L., Malka, R. & Wood, R.J. (2016) Experimental and computational studies of the aerodynamic performance of a flapping and passively rotating insect wing. *Journal of Fluid Mechanics* 791, 1–33. <https://doi.org/10.1017/jfm.2016.35>
- Chieu, H.D., Premachandra, H.K.A., Powell, D. & Knibb, W. (2023) Genome-wide SNP analyses reveal a substantial gene flow and isolated-genetic structure of sea cucumber *Holothuria leucospilota* populations in Western Central Pacific. *Fisheries Research* 264, 106718. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2023.106718>
- Chowdhury, S., Fuller, R.A., Dingle, H., Chapman, J.W. & Zalucki, M.P. (2021)

Migration in butterflies: a global overview. *Biological Reviews* 96, 1462–1483. <https://doi.org/10.1111/brv.12714>

Chowdhury, S., Zalucki, M.P., Amano, T., Poch, T.J., Lin, M., Ohwaki, A., Lin, D., Yang, L., Choi, S., Jennions, M.D. & Fuller, R.A. (2022) Trends and progress in studying butterfly migration. *Integrative Conservation* 1, 8–24. <https://doi.org/10.1002/inc3.13>

Christudhas, A., Mathai, M.T. & Mathai, T. (2014) 2 ~ 182 ~ Journal of Entomology and Zoology Studies *Genetic variation of a migratory dragonfly characterized with random DNA markers.*

Claramunt, S., Derryberry, E.P., Remsen, J. V. & Brumfield, R.T. (2012) High dispersal ability inhibits speciation in a continental radiation of passerine birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279, 1567–1574. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1922>

Clarke, A.R. & Zalucki, M.P. (2004) Monarchs in Australia: on the winds of a storm? *Biological Invasions* 6, 123–127.

Colli, L., Milanesi, M., Talenti, A., Bertolini, F., Chen, M., Crisà, A., Daly, K.G., Del Corvo, M., Guldbbrandtsen, B., Lenstra, J.A., Rosen, B.D., Vajana, E., Catillo, G., Joost, S., Nicolazzi, E.L., Rochat, E., Rothschild, M.F., Servin, B., Sonstegard, T.S., Steri, R., Van Tassell, C.P., Ajmone-Marsan, P., Crepaldi, P. & Stella, A. (2018) Genome-wide SNP profiling of worldwide goat populations reveals strong partitioning of diversity and highlights post-domestication migration routes. *Genetics Selection Evolution* 50, 1–20. <https://doi.org/10.1186/s12711-018-0422-x>

Conrad, C.C. & Hilchey, K.G. (2011) A review of citizen science and community-based environmental monitoring: Issues and opportunities. *Environmental Monitoring and Assessment* 176, 273–291. <https://doi.org/10.1007/s10661-010-1582-5>

Costello, L.M., Scott-Samuel, N.E., Kjærsmo, K. & Cuthill, I.C. (2020) False holes as camouflage. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0126>

Davis, A.K., Nibbelink, N.P. & Howard, E. (2012) Identifying large- and small-scale habitat characteristics of monarch butterfly migratory roost sites with citizen science observations. *International Journal of Zoology* 2012. <https://doi.org/10.1155/2012/149026>

Dawson, N., Coolsaet, B., Sterling, E., Loveridge, R., Nicole, D., Wongbusarakum, S., Sangha, K., Scherl, L., Phan, P., Zafra-calvo, N., Dawson, N., Coolsaet, B., Sterling, E., Loveridge, R. & Nicole, D. (2021) The role of Indigenous peoples and

local communities in effective and equitable conservation. *Ecology and Society* 26 (3):19. <https://doi.org/https://doi.org/10.5751/ES-12625-260319> Synthesis

Dieckmann, U., O'Hara, B. & Weisser, W. (1999) The evolutionary ecology of dispersal. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 88–90. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01571-7](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01571-7)

Dingle, H. (2006) Animal migration: Is there a common migratory syndrome? *Journal of Ornithology* 147, 212–220. <https://doi.org/10.1007/s10336-005-0052-2>

Dingle, H. (2014) 2nd Edition *Migration: The Biology of Life on the Move*. Oxford University Press, New York, United States of America, 335 pp p.

Dingle, H. & Drake, V.A. (2007) What Is Migration? *BioScience* 57, 113–121. <https://doi.org/10.1641/b570206>

Dingle, H., Zalucki, M.P. & Rochester, W.A. (1999) Season-specific directional movement in migratory Australian butterflies. *Australian Journal of Entomology* 38, 323–329. <https://doi.org/10.1046/j.1440-6055.1999.00117.x>

Dockx, C. (2007) Directional and stabilizing selection on wing size and shape in migrant and resident monarch butterflies, *Danaus plexippus* (L.), in Cuba. *Biological journal of the Linnean Society* 92, 605–616.

Van Dongen, W.F.D., Maldonado, K., Sabat, P. & Vásquez, R.A. (2010) Geographic variation in the repeatability of a personality trait. *Behavioral Ecology* 21, 1243–1250. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq145>

Donohue, W.J., Lee, A.S.J., Simpson, S.Y. & Vacek, K. (2021) Impacts of the COVID-19 pandemic on doctoral students' thesis/dissertation progress. *International Journal of Doctoral Studies* 16, 533–552. <https://doi.org/10.28945/4818>

Duckworth, R.A. & Kruuk, L.E.B. (2009) Evolution of genetic integration between dispersal and colonization ability in a bird. *Evolution* 63, 968–977. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00625.x>

Dudley, R. (2002) *The Biomechanics of Insect Flight: Form, Function, Evolution*. Second pri. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 497 pp p.

Dudley, R. & Srygley, R.B. (1994) 191 J. exp. Biol *FLIGHT PHYSIOLOGY OF NEOTROPICAL BUTTERFLIES: ALLOMETRY OF AIRSPEEDS DURING NATURAL FREE FLIGHT*.

Dunn, K. (2020) Notes on migrations of the Brown Awl , *Badamia exclamationis* (Fabricius , 1775) (Lepidoptera : Hesperiiidae) in north-eastern Queensland.

Calodema 830, 1–13.

- Dunn, K. & Health, M. (2022) Overview of the Butterfly Database : Part 6 – the knowledge gap , identification complexity and measures of record
- Durrett, R. & Levin, S. (1998) Spatial aspects of interspecific competition. *Theoretical Population Biology* 53, 30–43. <https://doi.org/10.1006/tpbi.1997.1338>
- Ellington, C.P. (1984) The aerodynamics of hovering insect flight. II Morphological parameters. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 305, 17–40.
- Ellington, C.P., van den Berg, C., Willmott, A.P. & Thomas, A.L.R. (1996) Leading-edge vortices in insect flight. *Nature* 384, 356–358. <https://doi.org/doi:10.1038/384626a0>
- Ennos, R.A. (1989) The effect of size on the optimal shapes of gliding insects and seeds. *Journal of Zoology* 219, 61–69.
- Escobar-Suárez, S., Villalobos-Leiva, A., Fabres, A., Órdenes-Clavería, R., Cruz-Jofré, F., Laroze, D., Correa, M., Valladares, M.A., Cáceres, J.S.D. & Benítez, H.A. (2023) A geometric morphometrics and genetics characterization of *Vanessa carye* in an extreme elevational gradient in the Chilean Altiplano. *Zoologischer Anzeiger* 304, 105–112. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2023.04.001>
- Ferreira, T. & Rasband, W. (2012) 1.46r Image J / Fiji 1.46 *ImageJ User Guide User Guide ImageJ*. 198 pp p.
- Framer, M.E. & Coughlan, J.M. (2024) News & views Surprise hybrid origins of a butterfly species. *Nature* 628, 723–724.
- Frichot, E. & François, O. (2015) LEA: An R package for landscape and ecological association studies. *Methods in Ecology and Evolution* 6, 925–929. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12382>
- Fruciano, C. (2016) Measurement error in geometric morphometrics. *Development Genes and Evolution* 226, 139–158. <https://doi.org/10.1007/s00427-016-0537-4>
- Futuyma, D.J. (2005) Sinauer Associates, INC. *Evolution*.
- García-Berro, A., Talla, V., Vila, R., Wai, H.K., Shipilina, D., Chan, K.G., Pierce, N.E., Backström, N. & Talavera, G. (2023) Migratory behaviour is positively associated with genetic diversity in butterflies. *Molecular Ecology* 32, 560–574. <https://doi.org/10.1111/mec.16770>

- Gaston, K.J. (1998) Species-range size distributions: Products of speciation, extinction and transformation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 353, 219–230. <https://doi.org/10.1098/rstb.1998.0204>
- Gill, B.A., Kondratieff, B.C., Casner, K.L., Encalada, A.C., Flecker, A.S., Gannon, D.G., Ghalambor, C.K., Guayasamin, J.M., Poff, N.L., Simmons, M.P., Thomas, S.A., Zamudio, K.R. & Funk, W.C. (2016) Cryptic species diversity reveals biogeographic support for the “mountain passes are higher in the tropics” hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283, 7–12. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0553>
- Girardello, M., Chapman, A., Dennis, R., Kaila, L., Borges, P.A.V. & Santangeli, A. (2019) Gaps in butterfly inventory data: A global analysis. *Biological Conservation* 236, 289–295. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.05.053>
- Goldberg, E.E. & Lande, R. (2007) Species’ borders and dispersal barriers. *American Naturalist* 170, 297–304. <https://doi.org/10.1086/518946>
- Greenwood, M.J. (1985) Human Migration: Theory, Models, and Empirical Studies. *Journal of Regional Science* 25, 521–544. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9787.1985.tb00321.x>
- Grilli, M.G., Lambertucci, S.A., Therrien, J.F. & Bildstein, K.L. (2017) Wing size but not wing shape is related to migratory behavior in a soaring bird. *Journal of Avian Biology* 48, 669–678. <https://doi.org/10.1111/jav.01220>
- Gruber, B., Georges, A., Mijangos, L., Pacioni, C., Unmack, P.J. & Berry, O. (2023) Package “dartR.spatial”: Applying Landscape Genomic Methods on “SNP” and “Silicodart” Data. *CRAN Repository*.
- Gruber, B., Georges, A., Pacioni, C., Mijangos, L. & Stringer, E. (2024) R-evolutionary Insights: Deep Dive into SNP-based Population Genomics. Available from: <https://green-striped-gecko.github.io/kioloa/>
- Guerra, P.A., Gegear, R.J. & Reppert, S.M. (2014) A magnetic compass aids monarch butterfly migration. *Nature Communications* 5, 1–8. <https://doi.org/10.1038/ncomms5164>
- Halsch, C.A., Shapiro, A.M., Fordyce, J.A., Nice, C.C., Thorne, J.H., Waetjen, D.P. & Forister, M.L. (2021) Insects and recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 118, 1–9. <https://doi.org/10.1073/PNAS.2002543117>
- Harvey, M.G., Singhal, S. & Rabosky, D.L. (2019) Beyond Reproductive Isolation: Demographic Controls on the Speciation Process. *Annual Review of Ecology*,

Evolution, and Systematics 50, 1–21. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110218-024701>

Hebert, P.D.N., Penton, E.H., Burns, J.M., Janzen, D.H. & Hallwachs, W. (2004) Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *PNAS* 101, 14812–14817.

Helbig, A.J. (2003) Evolution of Bird Migration: A Phylogenetic and Biogeographic Perspective. *Avian Migration*, 3–20. https://doi.org/10.1007/978-3-662-05957-9_1

Henningsson, P. & Hedenström, A. (2011) Aerodynamics of gliding flight in common swifts. *Journal of Experimental Biology* 214, 382–393. <https://doi.org/10.1242/jeb.050609>

Hijmans, R.J., Guarino, L. & Mathur, P. (2012) DIVA-GIS Version 7.5 Manual. , 71.

Hobson, K.A., Kusack, J.W. & Mora-Alvarez, B.X. (2021) Origins of six species of butterflies migrating through northeastern Mexico: New insights from stable isotope ($\delta^{2}\text{H}$) analyses and a call for documenting butterfly migrations. *Diversity* 13, 1–13. <https://doi.org/10.3390/d13030102>

Hochachka, W.M., Fink, D., Hutchinson, R.A., Sheldon, D., Wong, W.K. & Kelling, S. (2012) Data-intensive science applied to broad-scale citizen science. *Trends in Ecology and Evolution* 27, 130–137. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.006>

Howard, E. & Davis, A.K. (2009) The fall migration flyways of monarch butterflies in eastern North America revealed by citizen scientists. *Journal of Insect Conservation* 13, 279–286. <https://doi.org/10.1007/s10841-008-9169-y>

Howard, E. & Davis, A.K. (2015) Investigating long-term changes in the spring migration of monarch butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) using 18 years of data from Journey North, a citizen science program. *Annals of the Entomological Society of America* 108, 664–669. <https://doi.org/10.1093/aesa/sav061>

Jander, R. (1975) Ecological Aspects of Spatial Orientation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6, 171–188. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.06.110175.001131>

Jantzen, B. & Eisner, T. (2008) *Hindwings are unnecessary for flight but essential for execution of normal evasive flight in Lepidoptera*.

Johnson, W.E., Slattery, J.P., Eizirik, E., Kim, J.H., Raymond, M.M., Bonacic, C., Cambre, R., Crawshaw, P., Nunes, A., Seuánez, H.N., Moreira, M.A.M., Seymour, K.L., Simon, F., Swanson, W. & O'Brien, S.J. (1999) Disparate phylogeographic patterns of molecular genetic variation in four closely related

South American small cat species. *Molecular Ecology* 8, 79–94. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1999.00796.x>

Johnston, A., Matechou, E. & Dennis, E.B. (2023) Outstanding challenges and future directions for biodiversity monitoring using citizen science data. *Methods in Ecology and Evolution* 14, 103–116. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13834>

Jouventine, P. & Weimerskirch, H. (1990) Satellite tracking of Wandering albatrosses. *Nature* 343, 746–748.

Kehoe, R., Frago, E. & Sanders, D. (2021) Cascading extinctions as a hidden driver of insect decline. *Ecological Entomology* 46, 743–756. <https://doi.org/10.1111/een.12985>

Kersten, O., Star, B., Leigh, D.M., Anker-Nilssen, T., Strøm, H., Danielsen, J., Descamps, S., Erikstad, K.E., Fitzsimmons, M.G., Fort, J., Hansen, E.S., Harris, M.P., Irestedt, M., Kleven, O., Mallory, M.L., Jakobsen, K.S. & Boessenkool, S. (2021) Complex population structure of the Atlantic puffin revealed by whole genome analyses. *Communications Biology* 4, 1–12. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-02415-4>

Kilian, A., Wenzl, P., Huttner, E., Carling, J., Xia, L., Blois, H., Caig, V., Heller-Uszynska, K., Jaccoud, D., Hopper, C., Aschenbrenner-Kilian, M., Evers, M., Peng, K., Cayla, C., Hok, P. & Uszynski, G. (2012) Diversity arrays technology: A generic genome profiling technology on open platforms. *Methods in Molecular Biology* 888, 67–89. https://doi.org/10.1007/978-1-61779-870-2_5

Kim, K.S. & Sappington, T.W. (2013) Population genetics strategies to characterize long-distance dispersal of insects. *Journal of Asia-Pacific Entomology* 16, 87–97. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2012.11.004>

Kinlan, B.P. & Hastings, A. (2005) Rates of population spread and geographic range expansion: what exotic species tell us. In: D. Sax, S. D. Gaines, and J. J. Stachowicz (Eds), *Species Invasions: Insights to Ecology, Evolution and Biogeography*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA., pp. 381–419.

Kiritani, K. (2013) Different effects of climate change on the population dynamics of insects. *Applied Entomology and Zoology* 48, 97–104. <https://doi.org/10.1007/s13355-012-0158-y>

Klingenberg, C.P. (2010) Evolution and development of shape: Integrating quantitative approaches. *Nature Reviews Genetics* 11, 623–635. <https://doi.org/10.1038/nrg2829>

Klingenberg, C.P. (2011) MorphoJ: an integrated software package for geometric

- morphometrics. *Molecular ecology resources* 11, 353–7.
<https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
- Kosmala, M., Wiggins, A., Swanson, A. & Simmons, B. (2016) Assessing data quality in citizen science. *Frontiers in Ecology and the Environment* 14, 551–560.
<https://doi.org/10.1002/fee.1436>
- Krück, N.C., Innes, D.I. & Ovenden, J.R. (2013) New SNPs for population genetic analysis reveal possible cryptic speciation of eastern Australian sea mullet (*Mugil cephalus*). *Molecular Ecology Resources* 13, 715–725.
<https://doi.org/10.1111/1755-0998.12112>
- Kuussaari, M., Saarinen, M., Korpela, E.L., Pöyry, J. & Hyvönen, T. (2014) Higher mobility of butterflies than moths connected to habitat suitability and body size in a release experiment. *Ecology and Evolution* 4, 3800–3811.
<https://doi.org/10.1002/ece3.1187>
- Landell-Mills, N. (2024) *Insect flight explained using Newtonian physics . How bee and butterfly wings generate lift* . Independent Research, 48 pp p. Available from:
<https://www.researchgate.net/publication/336312526%0AInsect>
- Lester, S.E., Ruttenberg, B.I., Gaines, S.D. & Kinlan, B.P. (2007) The relationship between dispersal ability and geographic range size. *Ecology Letters* 10, 745–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01070.x>
- Li, Y., Pierce, A.A. & De Roode, J.C. (2016) Variation in Forewing Size Linked to Migratory Status in Monarch Butterflies. *Animal Migration* 3, 27–34.
<https://doi.org/10.1515/ami-2016-0003>
- Liedvogel, M., Susanne, A. & Bensch, S. (2011) The genetics of migration on the move. *Trends in Ecology and Evolution* 26, 561–569.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.07.009>
- Lincoln, R., Boxshall, G. & Clak, P. (1998) *Dictionary of Ecology, Evolution and Systematics*. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge, 361pp pp.
- Lomolino, M., Riddle, B.R. & Whittaker, R.J. (2017) *Biogeography: Biological diversity across Space and Time*. 5th ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, USA, 878 pp.
- Lougheed, S.C., Campagna, L., Dávila, J.A., Tubaro, P.L., Lijtmaer, D.A. & Handford, P. (2013) Continental phylogeography of an ecologically and morphologically diverse Neotropical songbird, *Zonotrichia capensis*. *BMC Evolutionary Biology* 13.
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-58>

- Low, V.L., Norma-Rashid, Y., Yusoff, A., Vinnie-Siow, W.Y., Prakash, B.K., Tan, T.K., Noorhidayah, M., Chen, C.D. & Sofian-Azirun, M. (2017) Pleistocene demographic expansion and high gene flow in the Globe Skimmer dragonfly *Pantala flavescens* Fabricius (Odonata: Libellulidae) in Peninsular Malaysia. *Zoologischer Anzeiger* 266, 23–27. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2016.10.002>
- Lukhtanov, V.A., Pazhenkova, E.A. & Novikova, A. V. (2016) Mitochondrial chromosome as a marker of animal migratory routes: DNA barcoding revealed Asian (non-African) origin of a tropical migrant butterfly *Junonia orithya* in south Israel. *Comparative Cytogenetics* 10, 671–677. <https://doi.org/10.3897/compcytogen.v10i4.11085>
- Lyons, J.I., Pierce, A.A., Barribeau, S.M., Sternberg, E.D., Mongue, A.J. & De Roode, J.C. (2012) Lack of genetic differentiation between monarch butterflies with divergent migration destinations. *Molecular Ecology* 21, 3433–3444. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05613.x>
- Mackintosh, A., Laetsch, D.R., Hayward, A., Charlesworth, B., Waterfall, M., Vila, R. & Lohse, K. (2019) The determinants of genetic diversity in butterflies. *Nature communications* 10. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11308-4>
- Martin, A.E. & Fahrig, L. (2018) Habitat specialist birds disperse farther and are more migratory than habitat generalist birds. *Ecology* 99, 2058–2066. <https://doi.org/10.1002/ecy.2428>
- May, M.L. (2013) A critical overview of progress in studies of migration of dragonflies (Odonata: Anisoptera), with emphasis on North America. *Journal of Insect Conservation* 17, 1–15.
- McCarty, J.P., Wolfenbarger, L.L. & Wilson, J.A. (2017) Biological Impacts of Climate Change. *Encyclopedia of Life Sciences*, 1–13. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0020480.pub2>
- De Meester, L. (1993) GENOTYPE, FISH-MEDIATED CHEMICALS, AND PHOTOTACTIC BEHAVIOR IN DAPHNIA MAGNA. *Ecology* 74, 1467–1474.
- De Meester, N., Derycke, S., Rigaux, A. & Moens, T. (2015) Active dispersal is differentially affected by inter- and intraspecific competition in closely related nematode species. *Oikos* 124, 561–570. <https://doi.org/10.1111/oik.01779>
- Menchetti, M., Guéguen, M. & Talavera, G. (2019) Spatiotemporal ecological niche modelling of multigenerational insect migrations. *Proc. R. Soc. B* 286.
- Merlin, C. & Liedvogel, M. (2019) The genetics and epigenetics of animal migration and orientation: Birds, butterflies and beyond. *Journal of Experimental Biology*

222, 1–12. <https://doi.org/10.1242/jeb.191890>

Mesaglio, T. & Callaghan, C.T. (2021) An overview of the history, current contributions and future outlook of iNaturalist in Australia. *Wildlife Research* 48, 289–303. <https://doi.org/10.1071/WR20154>

Micheletti, S.J., Matala, A.R., Matala, A.P. & Narum, S.R. (2018) Landscape features along migratory routes influence adaptive genomic variation in anadromous steelhead (*Oncorhynchus mykiss*). *Molecular Ecology* 27, 128–145. <https://doi.org/10.1111/mec.14407>

Miller-butterworth, C.M., Jacobs, D.S. & Harley, E.H. (2003) Strong population substructure is correlated with morphology and ecology in a migratory bat *Cassandra*. *Nature* 424, 187–191. <https://doi.org/10.1038/nature01728.1>

Minias, P., Meissner, W., Włodarczyk, R., Ozarowska, A., Piasecka, A., Kaczmarek, K. & Janiszewski, T. (2015) Wing shape and migration in shorebirds: a comparative study. *Ibis* 157, 528–535. <https://doi.org/10.1111/ibi.12262>

Monaghan, M.T., Spaak, P., Robinson, C.T. & Ward, J. V (2001) Genetic differentiation of *Baetis alpinus* Pictet (Ephemeroptera: Baetidae) in fragmented alpine streams. *Heredity* 86, 395–403. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2001.00843.x>

MonarchWatch (2011) Available at: <http://www.monarchwatch.org/biology/westpop.htm>.

Mouritsen, H. (2018) Long-distance navigation and magnetoreception in migratory animals. *Nature* 558, 50–59. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0176-1>

Murillo-Hiller, L.R., Segura-Bermúdez, O.A., Barquero, J.D. & Bolaños, F. (2019) The skipper butterflies (Lepidoptera: Hesperidae) of the Reserva Ecológica Leonelo Oviedo, San José, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 67, S228–S248. <https://doi.org/10.15517/rbt.v67i2supl.37236>

Nakata, T. & Liu, H. (2012) Aerodynamic performance of a hovering hawkmoth with flexible wings: A computational approach. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279, 722–731. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1023>

Nascimento-Schulze, J.C., Bean, T.P., Peñaloza, C., Paris, J.R., Whiting, J.R., Simon, A., Fraser, B.A., Houston, R.D., Bierne, N. & Ellis, R.P. (2023) SNP discovery and genetic structure in blue mussel species using low coverage sequencing and a medium density 60 K SNP-array. *Evolutionary Applications* 16, 1044–1060. <https://doi.org/10.1111/eva.13552>

- Nesbit, R.L., Hill, J.K., Woiwod, I.P., Sivell, D., Bensusan, K.J. & Chapman, J.W. (2009) Seasonally adaptive migratory headings mediated by a sun compass in the painted lady butterfly, *Vanessa cardui*. *Animal Behaviour* 78, 1119–1125. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.07.039>
- New, T.R. (2010) Butterfly conservation in Australia: The importance of community participation. *Journal of Insect Conservation* 14, 305–311. <https://doi.org/10.1007/s10841-009-9252-z>
- Newman, G., Wiggins, A., Crall, A., Graham, E., Newman, S. & Crowston, K. (2012) The future of Citizen science: Emerging technologies and shifting paradigms. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10, 298–304. <https://doi.org/10.1890/110294>
- Nguyen, M.H. & Jones, T.E. (2022) Building eco-surplus culture among urban residents as a novel strategy to improve finance for conservation in protected areas. *Humanities and Social Sciences Communications* 9, 1–15. <https://doi.org/10.1057/s41599-022-01441-9>
- Niitepold, K. & Hanski, I. (2013) A long life in the fast lane: positive association between peak metabolic rate and lifespan in a butterfly. *Journal of Experimental Biology* 216, 1388–1397. <https://doi.org/10.1242/jeb.080739>
- Norambuena, H. V., van Els, P., Victoriano, P.F. & Knowles, L. (2021) Genome-wide DNA and phenotypic information supports recent colonization of South American grasslands by *Correndera Pipit* (Aves, Motacillidae). *Zoologica Scripta* 50, 397–410. <https://doi.org/10.1111/zsc.12485>
- Normile, D. (2009) NEWS OF THE WEEK, Genetics: SNP Study Supports Southern Migration Route to Asia. *Science* 326, 1470.
- O’Corry-Crow, G.M., Suydam, R.S., Rosenberg, A., Frost, K.J. & Dizon, A.E. (1997) Phylogeography, population structure and dispersal patterns of the beluga whale *Delphinapterus leucas* in the western Nearctic revealed by mitochondrial DNA. *Molecular Ecology* 6, 955–970.
- Olsen, A.M. & Westneat, M.W. (2015) StereoMorph: An R package for the collection of 3D landmarks and curves using a stereo camera set-up. *Methods in Ecology and Evolution* 6, 351–356. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12326>
- Padilla Perez, D.J. (2024) Geographic and seasonal variation of the for gene reveal signatures of local adaptation in *Drosophila melanogaster*. *Journal of evolutionary biology* 37, 201–211. <https://doi.org/10.1093/jeb/voad018>
- Park, H., Bae, K., Lee, B., Jeon, W.P. & Choi, H. (2010) Aerodynamic Performance of

a Gliding Swallowtail Butterfly Wing Model. *Experimental Mechanics* 50, 1313–1321. <https://doi.org/10.1007/s11340-009-9330-x>

Peña, L. & Ugarte, A. (1996) *Las Mariposas de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile, 359 pp.

Perry, K.D., Pederson, S.M. & Baxter, S.W. (2017) Genome-Wide SNP Discovery In Field And Laboratory Colonies Of Australian *Plutella* Species. *bioRxiv*, 141606. <https://doi.org/10.1101/141606>

Petit, E. & Mayer, F. (2000) A population genetic analysis of migration: the case of the noctule bat (*Nyctalus noctula*). *Molecular Ecology* 9, 683–690.

Pfeiler, E. & Markow, T.A. (2017) Population connectivity and genetic diversity in longdistance migrating insects: Divergent patterns in representative butterflies and dragonflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 122, 479–486. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blx074>

Pfenninger, M. & Schwenk, K. (2007) Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. *BMC Evolutionary Biology* 7. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-121>

Phillimore, Freckleton, C. David L. Orme & Ian P. F. Owens (2006) Ecology Predicts Large-Scale Patterns of Phylogenetic Diversification in Birds. *The American Naturalist* 168, 220. <https://doi.org/10.2307/3844727>

Pinheiro, C.E.G. (1991) Territorial hilltopping behavior of three swallowtail butterflies (Lepidoptera, Papilionidae) in western Brazil. *The Journal of Research on the Lepidoptera* 29, 134–142. <https://doi.org/10.5962/p.266623>

Plachter, H., Fischer, K. & Beinlich, B. (1999) Population structure, mobility and habitat preferences of the violet copper *Lycaena helle* (Lepidoptera: Lycaenidae) in Western Germany: implications for conservation. *Journal of Insect Conservation* 3, 43–52.

Polato, N.R., Gill, B.A., Shah, A.A., Gray, M.M., Casner, K.L., Barthelet, A., Messer, P.W., Simmons, M.P., Guayasamin, J.M., Encalada, A.C., Kondratieff, B.C., Flecker, A.S., Thomas, S.A., Ghalambor, C.K., LeRoy Poff, N., Chris Funk, W. & Zamudio, K.R. (2018) Narrow thermal tolerance and low dispersal drive higher speciation in tropical mountains. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 115, 12471–12476. <https://doi.org/10.1073/pnas.1809326115>

Purves, D.W., Zavala, M.A., Ogle, K., Prieto, F. & Rey Benayas, J.M. (2007) Environmental heterogeneity, bird-mediated directed dispersal, and oak

woodland dynamics in Mediterranean Spain. *Ecological Monographs* 77, 77–97. <https://doi.org/10.1890/05-1923>

Püttker, T., Bueno, A.A., De Barros, C.D.S., Sommer, S. & Pardini, R. (2013) Habitat specialization interacts with habitat amount to determine dispersal success of rodents in fragmented landscapes. *Journal of Mammalogy* 94, 714–726. <https://doi.org/10.1644/12-MAMM-A-119.1>

Pyhältö, K., Tikkanen, L. & Anttila, H. (2023) The influence of the COVID-19 pandemic on PhD candidates' study progress and study wellbeing. *Higher Education Research and Development* 42, 413–426. <https://doi.org/10.1080/07294360.2022.2063816>

De Queiroz, K. (2005) *4 A Unified Concept of Species and Its Consequences for the Future of Taxonomy.*

Rahtu, E., Salo, M. & Heikkilä, J. (2006) A new convexity measure based on a probabilistic interpretation of images. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence* 28, 1501–1512. <https://doi.org/10.1109/TPAMI.2006.175>

Ramenofsky, M. & Wingfield, J.C. (2007) Regulation of Migration. *BioScience* 57, 135–143. <https://doi.org/10.1641/b570208>

Raven, P.H. & Wagner, D.L. (2021) Agricultural intensification and climate change are rapidly decreasing insect biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 118, 1–6. <https://doi.org/10.1073/PNAS.2002548117>

Reppert, S.M., Guerra, P.A. & Merlin, C. (2016) Neurobiology of Monarch Butterfly Migration. *Annual Review of Entomology* 61, 25–42. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-020855>

Riginos, C., Buckley, Y.M., Blomberg, S.P. & Treml, E.A. (2014) Dispersal capacity predicts both population genetic structure and species richness in reef fishes. *American Naturalist* 184, 52–64. <https://doi.org/10.1086/676505>

Robinson, G.S., Ackery, P.R., Kitching, I.J. & Beccaloni, George W. Hernández, L.M. (2010) HOSTS - a Database of the World's Lepidopteran Hostplants. *Natural History Museum, London*. Available from: <http://www.nhm.ac.uk/hosts>. (August 16, 2019)

Rohlf, F.J. & Corti, M. (2000) Use of Two-Block Partial Least-Squares to Study Covariation in Shape. *Syst. Biol* 49, 740–753.

Rohlf, F.J. & Slice, D.E. (1990) Extensions of the Procrustes method for the optimal

superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* 39, 40–59.

Rosin, P.L. & Žunić, J. (2007) Probabilistic convexity measure. *IET Image Processing* 1, 182–188. <https://doi.org/10.1049/iet-ipr:20060185>

Le Roy, C., Debat, V. & Llaurens, V. (2019) Adaptive evolution of butterfly wing shape: from morphology to behaviour. *Biological Reviews* 94, 1261–1281. <https://doi.org/10.1111/brv.12500>

Rubin, J.J., Hamilton, C.A., McClure, C.J.W., Chadwell, B.A., Kawahara, A.Y. & Barber, J.R. (2018) The evolution of anti-bat sensory illusions in moths. *Science Advances* 4, 1–9. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aar7428>

Ruegg, K.C., Anderson, E.C., Paxton, K.L., Apkenas, V., Lao, S., Siegel, R.B., Desante, D.F., Moore, F. & Smith, T.B. (2014) Mapping migration in a songbird using high-resolution genetic markers. *Molecular Ecology* 23, 5726–5739. <https://doi.org/10.1111/mec.12977>

Russell, A.L., Medellín, R.A. & McCracken, G.F. (2005) Genetic variation and migration in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*). *Molecular Ecology* 14, 2207–2222. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02552.x>

Sánchez, L. (2008) Sex-determining mechanisms in insects. *International Journal of Developmental Biology* 52, 837–856. <https://doi.org/10.1387/ijdb.072396ls>

Sane, S.P. (2003) The aerodynamics of insect flight. *Journal of Experimental Biology* 206, 4191–4208. <https://doi.org/10.1242/jeb.00663>

Sapir, N., Butler, P.J., Handentröm, A. & Wikelski, M. (2011) Energy gain and use during animal migration. In: E. J. Milner-Gulland, J. M. Fryxell, and A. R. E. Sinclair (Eds), *Animal Migration: A Synthesis*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 52–67.

Saura, S., Bodin, Ö. & Fortin, M.J. (2014) EDITOR'S CHOICE: Stepping stones are crucial for species' long-distance dispersal and range expansion through habitat networks. *Journal of Applied Ecology* 51, 171–182. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12179>

Scalco, V.W. (2014) Biologia Populacional E Uso De Planta Hospedeira Em *Battus Polydamas Polydamas* E *Battus Polystictus Polystictus* (Troidini, Papilionidae). Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Scalco, V.W., de Moraes, A.B.B., Romanowski, H.P. & Mega, N.O. (2016) Population Dynamics of the Swallowtail Butterfly *Battus polystictus polystictus* (Butler) (Lepidoptera: Papilionidae) with Notes on Its Natural History. *Neotropical*

Entomology 45, 33–43. <https://doi.org/10.1007/s13744-015-0341-2>

- Schlager, S. (2017) Statistical Shape and Deformation Analysis: Methods, Implementation and Applications *Morpho and Rvcg - Shape Analysis in R: R-Packages for Geometric Morphometrics, Shape Analysis and Surface Manipulations*. 1st ed. Elsevier Ltd, 217–256 pp. Available from: <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-810493-4.00011-0>
- Schlebusch, C.M. & Jakobsson, M. (2018) Tales of Human Migration, Admixture, and Selection in Africa. *Annu. Rev. Genom. Hum. Genet* 19, 405–428. <https://doi.org/https://doi.org/10.1146/annurev-genom-083117-021759>
- Schmitt, T., Habel, J.C., Besold, J., Becker, T., Johnen, L., Knolle, M., Rzepecki, A., Schultze, J. & Zapp, A. (2006) The chalk-hill blue polyommatus coridon (Lycaenidae, Lepidoptera) in a highly fragmented landscape: How sedentary is a sedentary butterfly? *Journal of Insect Conservation* 10, 311–316. <https://doi.org/10.1007/s10841-006-9000-6>
- Scott, A. (2011) Flight Patterns among Eleven Species of Diurnal Lepidoptera Author (s): James A . Scott Reviewed work (s): Published by : Ecological Society of America Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1934703> . FLIGHT PATTERNS AMONG ELEVEN SPECIES OF DIURNAL. *America* 56, 1367–1377.
- Seeb, L.W., Templin, W.D., Sato, S., Abe, S., Warheit, K., Park, J.Y. & Seeb, J.E. (2011) Single nucleotide polymorphisms across a species' range: Implications for conservation studies of Pacific salmon. *Molecular Ecology Resources* 11, 195–217. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02966.x>
- de Sherbinin, A., Bowser, A., Chuang, T.R., Cooper, C., Danielsen, F., Edmunds, R., Elias, P., Faustman, E., Hultquist, C., Mondardini, R., Popescu, I., Shonowo, A. & Sivakumar, K. (2021) The Critical Importance of Citizen Science Data. *Frontiers in Climate* 3, 1–7. <https://doi.org/10.3389/fclim.2021.650760>
- Shirey, V., Belitz, M.W., Barve, V. & Guralnick, R. (2021) A complete inventory of North American butterfly occurrence data: narrowing data gaps, but increasing bias. *Ecography* 44, 537–547. <https://doi.org/10.1111/ecog.05396>
- Shirley, M.H., Villanova, V.L., Vliet, K.A. & Austin, J.D. (2015) Genetic barcoding facilitates captive and wild management of three cryptic African crocodile species complexes. *Animal Conservation* 18, 322–330. <https://doi.org/10.1111/acv.12176>
- Shoukat, S.J., Afzal, H., RafiqMufti, M., Sohail, M.K., Khan, D.M., Akhtar, N., Hussain, S. & Ahmed, M. (2021) Analyzing COVID-19 impact on the researchers productivity through their perceptions. *Computers, Materials and Continua* 67, 1835–1847. <https://doi.org/10.32604/cmc.2021.014397>

- Silvertown, J., Cook, L., Cameron, R., Dodd, M., McConway, K., Worthington, J., Skelton, P., Anton, C., Bossdorf, O., Baur, B., Schilthuizen, M., Fontaine, B., Sattmann, H., Bertorelle, G., Correia, M., Oliveira, C., Pokryszko, B., Ozgo, M., Stalažs, A., Gill, E., Rammul, Ü., Sólymos, P., Féher, Z. & Juan, X. (2011) Citizen science reveals unexpected continental-scale evolutionary change in a model organism. *PLoS ONE* 6. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018927>
- Somveille, M., Bay, R.A., Smith, T.B., Marra, P.P. & Rugg, K.C. (2021) A general theory of avian migratory connectivity. *Ecology Letters* 00, 1–11. <https://doi.org/10.1111/ele.13817>
- Sourakov, A. (2013) Two heads are better than one: False head allows *Calycopis cecrops* (Lycaenidae) to escape predation by a Jumping Spider, *Phidippus pulcherrimus* (Salticidae). *Journal of Natural History* 47, 1047–1054. <https://doi.org/10.1080/00222933.2012.759288>
- Southwood, T.R.E. (1977) Habitat, the Templet for Ecological Strategies? *The Journal of Animal Ecology* 46, 336. <https://doi.org/10.2307/3817>
- Srygley A. R. & Thomas A. L. R (2002) Unconventional lift-generating mechanism in free-flying butterflies. *Nature* 420, 487–489.
- Srygley, R.B. (1994) Locomotor mimicry in butterflies? The associations of positions of centres of mass among groups of mimetic, unprofitable prey. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 343, 145–155. <https://doi.org/10.1098/rstb.1994.0017>
- Stefanescu, C., Alarcón, M. & Àvila, A. (2007) Migration of the painted lady butterfly, *Vanessa cardui*, to north-eastern Spain is aided by African wind currents. *Journal of Animal Ecology* 76, 888–898. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01262.x>
- Stefanescu, C., Páramo, F., Åkesson, S., Alarcón, M., Ávila, A., Brereton, T., Carnicer, J., Cassar, L.F., Fox, R., Heliölä, J., Hill, J.K., Hirneisen, N., Kjellén, N., Kühn, E., Kuussaari, M., Leskinen, M., Liechti, F., Musche, M., Regan, E.C., Reynolds, D.R., Roy, D.B., Ryrholm, N., Schmaljohann, H., Settele, J., Thomas, C.D., van Swaay, C. & Chapman, J.W. (2013) Multi-generational long-distance migration of insects: Studying the painted lady butterfly in the Western Palaearctic. *Ecography* 36, 474–486. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07738.x>
- Stefanescu, C., Puig-Montserrat, X., Samraoui, B., Izquierdo, R., Ubach, A. & Arrizabalaga, A. (2017) Back to Africa: autumn migration of the painted lady butterfly *Vanessa cardui* is timed to coincide with an increase in resource availability. *Ecological Entomology* 42, 737–747. <https://doi.org/10.1111/een.12442>

- Sun, J.T., Wang, M.M., Zhang, Y.K., Chapuis, M.P., Jiang, X.Y., Hu, G., Yang, X.M., Ge, C., Xue, X.F. & Hong, X.Y. (2015) Evidence for high dispersal ability and mito-nuclear discordance in the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus*. *Scientific Reports* 5, 8045. <https://doi.org/10.1038/srep08045>
- Supp, S.R., La Sorte, F.A., Cormier, T.A., Lim, M.C.W., Powers, D.R., Wethington, S.M., Goetz, S. & Graham, C.H. (2015) Citizen-science data provides new insight into annual and seasonal variation in migration patterns. *Ecosphere* 6. <https://doi.org/10.1890/ES14-00290.1>
- Talavera, G., Bataille, C., Benyamini, D., Gascoigne-Pees, M. & Vila, R. (2018) Round-trip across the Sahara: Afrotropical Painted Lady butterflies recolonize the Mediterranean in early spring. *Biology Letters* 14. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0274>
- Talavera, G. & Vila, R. (2017) Discovery of mass migration and breeding of the painted lady butterfly *Vanessa cardui* in the Sub-Sahara : the Europe – Africa migration revisited. *Biological Journal of the Linnean Society* 120, 274–285.
- Talla, V., Pierce, A.A., Adams, K.L., de Man, T.J.B., Nallu, S., Villablanca, F.X., Kronforst, M.R. & de Roode, J.C. (2020) Genomic evidence for gene flow between monarchs with divergent migratory phenotypes and flight performance. *Molecular Ecology* 29, 2567–2582. <https://doi.org/10.1111/mec.15508>
- Taylor, G.K. (2001) Mechanics and aerodynamics of insect flight control. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 76, 449–471. <https://doi.org/10.1017/S1464793101005759>
- Templin, R.J. (2000) Spectrum of animal flight: Insects to pterosaurs. *Progress in Aerospace Sciences* 36, 393–436. [https://doi.org/10.1016/S0376-0421\(00\)00007-5](https://doi.org/10.1016/S0376-0421(00)00007-5)
- Termini, C.M. & Traver, D. (2020) Impact of COVID-19 on early career scientists: An optimistic guide for the future. *BMC Biology* 18, 1–4. <https://doi.org/10.1186/s12915-020-00821-4>
- Tesson, S.V.M. & Edelaar, P. (2013) Dispersal in a changing world: Opportunities, insights and challenges. *Movement Ecology* 1.
- Therkildsen, N.O., Hemmer-Hansen, J., Hedeholm, R.B., Wisz, M.S., Pampoulie, C., Meldrup, D., Bonanomi, S., Retzel, A., Olsen, S.M. & Nielsen, E.E. (2013) Spatiotemporal SNP analysis reveals pronounced biocomplexity at the northern range margin of Atlantic cod *Gadus morhua*. *Evolutionary Applications* 6, 690–705. <https://doi.org/10.1111/eva.12055>

- Timmermann, A. & Friedrich, T. (2016) Late Pleistocene climate drivers of early human migration. *Nature* 538, 92–95. <https://doi.org/10.1038/nature19365>
- Travis, J.M.J., Delgado, M., Bocedi, G., Baguette, M., Bartoń, K., Bonte, D., Boulangeat, I., Hodgson, J.A., Kubisch, A., Penteriani, V., Saastamoinen, M., Stevens, V.M. & Bullock, J.M. (2013) Dispersal and species' responses to climate change. *Oikos* 122, 1532–1540. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00399.x>
- Troast, D., Suhling, F., Jinguji, H., Sahlén, G. & Ware, J. (2016) A global population genetic study of *Pantala flavescens*. *PLoS ONE* 11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148949>
- Turitsyna, E.G. & Webb, S. (2005) Simple design of FBG-based VSB filters for ultradense WDM transmission *ELECTRONICS LETTERS* 20th January 2005. *Electronics letters* 41, 40–41. <https://doi.org/10.1049/el>
- Ude, K., Öunap, E., Kaasik, A., Davis, R.B., Javoiš, J., Nedumpally, V., Foerster, S.I.A. & Tammaru, T. (2024) Evolution of wing shape in geometrid moths: phylogenetic effects dominate over ecology. *Journal of Evolutionary Biology* voae033. <https://doi.org/https://doi.org/10.1093/jeb/voae033>
- Unsworth, R.K.F., McKenzie, L.J., Collier, C.J., Cullen-Unsworth, L.C., Duarte, C.M., Eklöf, J.S., Jarvis, J.C., Jones, B.L. & Nordlund, L.M. (2019) Global challenges for seagrass conservation. *Ambio* 48, 801–815. <https://doi.org/10.1007/s13280-018-1115-y>
- Vargas, H.A. (2013) Use of a native and an exotic malvaceae by the little known skipper *Pyrgus bocchoris* *Trisignatus* (Mabille) (Hesperiidae) in Northern Chile. *Journal of the Lepidopterists' Society* 67, 225–226. <https://doi.org/10.18473/lepi.v67i3.a9>
- van der Velde, T., Milton, D.A., Lawson, T.J., Wilcox, C., Lansdell, M., Davis, G., Perkins, G. & Hardesty, B.D. (2017) Comparison of marine debris data collected by researchers and citizen scientists: Is citizen science data worth the effort? *Biological Conservation* 208, 127–138. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.05.025>
- Veliz, D., Rojas-Hernández, N., Vega-Retter, C., Zaviezo, C., Garrido, I. & Pardo, L.M. (2022) Spatial and temporal stability in the genetic structure of a marine crab despite a biogeographic break. *Scientific Reports* 12, 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-18368-5>
- Villalobos-Leiva, A. & Benítez, H.A. (2020) Morfometría Geométrica y sus Nuevas Aplicaciones en Ecología y Biología Evolutiva. Parte 2. *Int. J. Morphol* 38, 1818–

1836.

- Villalobos-Leiva, A., Ordenes-Clavería, R., Cruz-Jofré, F., Escobar-Suárez, S., Lobos, I. & Benítez, H.A. (2022) The life history of *Itylos titicaca* (Weymer 1890) (Lepidoptera, Lycaenidae, Polyommata) at 5200 m in the Chilean altiplano. *Nota Lepidopterologica* 45, 263–268. <https://doi.org/10.3897/nl.45.86498>
- Vohland, K., Land-Zandstra, A., Ceccaroni, L., Lemmens, R., Perelló, J., Ponti, M., Samson, R. & Wagenknecht, K. eds. (2021) The Science of Citizen Science *The Science of Citizen Science*. Springer, 495–514 pp.
- Wagner, D.L. & Liebherr, J.K. (1992) Flightlessness in insects. *Trends in Ecology and Evolution* 7, 216–219. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(92\)90025-7](https://doi.org/10.1016/0169-5347(92)90025-7)
- Wahlberg, N., Brower, A.V.Z. & Nylin, S. (2005) Phylogenetic relationships and historical biogeography of tribes and genera in the subfamily Nymphalinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 86, 227–251. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00531.x>
- Wahlberg, N. & Rubinoff, D. (2011) Vagility across *Vanessa* (Lepidoptera: Nymphalidae): mobility in butterfly species does not inhibit the formation and persistence of isolated sister taxa. *Systematic Entomology* 36, 362–370.
- Warren, A.D., Ogawa, J.R. & Brower, A.V.Z. (2009) Revised classification of the family Hesperidae (Lepidoptera: Hesperioidea) based on combined molecular and morphological data. *Systematic Entomology* 34, 467–523. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2008.00463.x>
- Wigginton, N.S., Cunningham, R.M., Katz, R.H., Lidstrom, M.E., Moler, K.A., Wirtz, D. & Zuber, M.T. (2020) Moving academic research forward during COVID-19. *Science* 368, 1190–1192. <https://doi.org/10.1126/science.abc5599>
- Wilkinson, L. (2011) ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. In: H. WICKHAM (Ed), *Biometrics, Volume 67.* , pp. 678–679.
- Willmott, K.R., Robinson Willmott, J.C., Elias, M. & Jiggins, C.D. (2017) Maintaining mimicry diversity: Optimal warning colour patterns differ among microhabitats in Amazonian clearwing butterflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0744>
- Wilson, R.J. & Maclean, I.M.D. (2011) Recent evidence for the climate change threat to Lepidoptera and other insects. *Journal of Insect Conservation* 15, 259–268. <https://doi.org/10.1007/s10841-010-9342-y>
- Wirth, M.A. (2004) Shape Analysis & Measurement Shape Analysis & Measurement.

University of Guelph, Computing and Information Science, Image Processing Group, 1–49.

Zalucki, M.P. & Clarke, A.R. (2004) Monarchs across the Pacific: the Columbus hypothesis revisited. *Biological journal of the Linnean Society* 82, 111–121.

Zdilla, M.J., Hatfield, S.A., McLean, K.A., Cyrus, L.M., Laslo, J.M. & Lambert, H.W. (2016) Circularity, solidity, axes of a best fit ellipse, aspect ratio, and roundness of the foramen ovale: A morphometric analysis with neurosurgical considerations. *Journal of Craniofacial Surgery* 27, 222–228. <https://doi.org/10.1097/SCS.0000000000002285>

Zelditch, M., Swiderski, D.L., Sheets, H.D. & Fink, W.L. (2004) *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. Elsevier Academic Press., New York and London, 437 pp.

ANEXO 1.- Lista de Muestras provenientes del Museo de Zoología de la
Universidad de Concepción

Especie	n	Cod Sp	Loc	Fam	Código Muestras	Etiqueta Museo
<i>Argopteron aureipennis</i>	1	Aa	XXXXX	Hsp	AaXXXXXHspD1_	Río correntoso, Pto. Montt, L. E. Peña 2-52
	2	Aa	XXXXX	Hsp	AaXXXXXHspD2_	Lonchoche I-60, H. Tovo
<i>Argyrophorus chilensis</i>	1	Ac	XXXXX	Nym	AcXXXXXStdD1_	Pangal, 3.Enero.64, J. Herrera
	2	Ac	XXXXX	Nym	AcXXXXXStdD2_	Pangal, 3.Enero.64, J. Herrera
<i>Argyrophorus Argenteus</i>	1	Ag	XXXXX	Nym	AgXXXXXStdD1_	Tongoy 20.XII.87, col. J. Herrera, ♀4406
	2	Ag	XXXXX	Nym	AgXXXXXStdD2_	Tongoy 20.XII.87, col. J. Herrera, ♂4405
	3	Ag	XXXXX	Nym	AgXXXXXStdD3_	Elqui, Tongoy 19.XII.87, col. J. Herrera, ♀3405
	4	Ag	XXXXX	Nym	AgXXXXXStdD4_	Lampa, prov. Santiago, col. Zapata, Cent. Ent. Chile, ♂2176
<i>Agraulis juno</i>	1	Aj	XXXXX	Nym	AjXXXXXHlcD1_	J. B. Rodríguez, 28-XII-1978, 84160
	2	Aj	XXXXX	Nym	AjXXXXXHlcD2_	El Palmar 1600 Cochabamba, Bolivia, IV-48, J. Herrera
<i>Argopteron puelmae</i>	1	Ap	XXXXX	Hsp	ApXXXXXHspD1_	Termas de Río Blanco, Cautín II 51
<i>Agraulis vanillae</i>	3	Av	Brigz	Hlc	AvBrigzHlcD3_	Iguazú Misiones Arg., III 1945, R. Barrientos, ♂ 1031
	1	Av	XXXXX	Hlc	AvXXXXXHlcD1_	Borsduval y Le Conte, Excolect. J. Herrera
	2	Av	XXXXX	Hlc	AvXXXXXHlcD2_	El Palmar Cochabamba 1600m, Bolivia, Excolect. J. Herrera
<i>Butleria bissexguttatus</i>	1	Bb	XXXXX	Hsp	BbXXXXXHspD1_	Lonchoche I-60, H. Toro, ♀ 1690
						Valdivia, prov. Valdivia, Inst. Pedagógico Univ. De Chile, 4-12-59, col. Wagenkecht, Cent. Ent. U. Chile, ♀ 1726
<i>Butleria flavomaculata</i>	1	Bf	XXXXX	Hsp	BfXXXXXHspD1_	Valdivia, prov. Valdivia, Inst. Pedagógico Univ. De Chile, 4-12-59, col. Wagenkecht, Cent. Ent. U. Chile, ♂ 1724
	2	Bf	XXXXX	Hsp	BfXXXXXHspD2_	Entre Ríos, Argentina. Calafate 18.2.54, ♂ 867
<i>Burnsius orcus</i>	1	Bo	XXXXX	Hsp	BoXXXXXHspD1_	Entre Ríos, Argentina. Calafate 18.2.54, ♀ 868
	2	Bo	XXXXX	Hsp	BoXXXXXHspD2_	Entre Ríos, Argentina. Calafate 18.2.54, ♀ 868
	3	Bo	XXXXX	Hsp	BoXXXXXHspD3_	Entre Ríos, Argentina. Calafate 18.2.54, ♂ 931
<i>Battus polydamas</i>	1	Bp	ChTgt	Ppe	BpChTgtPpeD1_	Talagante, prov. Santiago, 3 Oct 1950, José Herrera, ♂1111
	2	Bp	ChTgt	Ppe	BpChTgtPpeD2_	Talagante, prov. Santiago, 3 Oct 1950, José Herrera, ♀1100
	3	Bp	ChTgt	Ppe	BpChTgtPpeD3_	Talagante, prov. Santiago, 3 Oct 1950, José Herrera, ♂1570
	4	Bp	ChTgt	Ppe	BpChTgtPpeD4_	Talagante, prov. Santiago, 3 Oct 1950, José Herrera, ♀1572
	5	Bp	ChTgt	Ppe	BpChTgtPpeD5_	Polpaico, prov. Santiago, 13 Ener 51, col. J. Herrera, ♂1569
	6	Bp	ChTgt	Ppe	BpChTgtPpeD6_	Polpaico, prov. Santiago, 13 Ener 51, col. J. Herrera, ♀2731
<i>Danaus erippus</i>	1	De	ChArc	Nym	DeChArcDnnD1_	Arica 13.IV.88, J. Herrera, ♂ 4454
	2	De	ChArc	Nym	DeChArcDnnD2_	Freirina 29.IX.1991, Mellado, ♂ 4540
	3	De	ChArc	Nym	DeChArcDnnD3_	Arica 20.XII.1987, J. Herrera, ♀ 4536
	4	De	ChArc	Nym	DeChArcDnnD4_	Arica 9. XII.1987, J. Herrera, ♂ 4541
<i>Danaus gilippus</i>	1	Dg	UsFlo	Nym	DgUsFloDnnD1_	Sarasota Florida U.S.A., 25.VIII.82, J. Herrera, ♀4317
	2	Dg	UsFlo	Nym	DgUsFloDnnD2_	Sarasota Florida U.S.A., 25.VIII.82, J. Herrera, ♀
<i>Danaus plexippus</i>	2	Dn	VeArg	Nym	DnVeArgDnnD2_	Aragua Venezuela, 21.v.77
	1	Dn	VeEpz	Nym	DnVeEpzDnnD1_	El Pao de Zarate. Edo. Aragua, J. B. Rodríguez, 21-V-1977
	2	Dp	CaOkI	Nym	DpCaOkIDnnP2_	Ockland CA., 9 Oct 1982, J. Herrera, ♂ 4537
<i>Danaus plexippus</i>	1	Dp	ChArc	Nym	DpChArcDnnP1_	Arica Chile, 18-v-57
	3	Dp	ChArc	Nym	DpChArcDnnP3_	Arica Chile, 20-II-48
<i>Eroessa chilensis</i>	1	Ec	ChXXX	Pie	EcChXXXPieD1_	Lota 31.1.1949, ♂ genitalia on slide 235 104, W.D.F. J.H.
	2	Ec	ChXXX	Pie	EcChXXXPieD2_	Lota 31.1.1949, ♀ genitalia on slide 136 1951, W.D.F. J.H.
	3	Ec	ChXXX	Pie	EcChXXXPieD3_	Lota 31.1.1949, ♀ genitalia1585
<i>Libytheana carinenta</i>	1	Lc	XXXXX	Nym	LcXXXXXLtdD1_	Argentina, I. Pedag. Chile, ♀ 1042
<i>Leptotes trigemmatas</i>	1	Lt	XXXXX	Lyc	LtXXXXXLycD1_	Excolec. J. Herrera, Chile
	2	Lt	XXXXX	Lyc	LtXXXXXLycD2_	Excolec. J. Herrera, Chile
<i>Neomaenas ambiorix</i>	1	Na	XXXXX	Nym	NaXXXXXStdD1_	Braden Co., La Isla, 20-XII-1948, colección L. E. Peña 1962
	2	Na	XXXXX	Nym	NaXXXXXStdD2_	Braden Co., La Isla, 20-XII-1948, colección L. E. Peña 1963
	3	Na	XXXXX	Nym	NaXXXXXStdD3_	Braden Co., La Isla, 20-XII-1948, colección L. E. Peña 1964
<i>Neomaenas poloizona</i>	1	Np	XXXXX	Nym	NpXXXXXStdD1_	Ex-colec. J. Herrera 2092
	2	Np	XXXXX	Nym	NpXXXXXStdD2_	Ex-colec. J. Herrera 1135
	3	Np	XXXXX	Nym	NpXXXXXStdD3_	Ex-colec. J. Herrera 1139
<i>Polyommatus coridan</i>	1	Pc	XXXXX	Lyc	PcXXXXXLycD1_	San Juan, Ecuador 2-VIII-86
<i>Phulia nymphula</i>	1	Pn	XXXXX	Pie	PnXXXXXPieD1_	J. Herrera, Chile
	2	Pn	XXXXX	Pie	PnXXXXXPieD2_	J. Herrera, Chile
	3	Pn	XXXXX	Pie	PnXXXXXPieD3_	J. Herrera, Chile

<i>Phoebis sennae</i>	1	Ps	ChStg	Pie	PsChStgPieD1_	Macul.XII.62, ♂ 1196
	2	Ps	ChStg	Pie	PsChStgPieD2_	Macul.XII.62, ♀ 2407
	3	Ps	ChStg	Pie	PsChStgPieD3_	Macul.XII.62, ♂ 1812
	4	Ps	ChStg	Pie	PsChStgPieD4_	Macul.XII.62, ♀ 1813
<i>Phula theodice</i>	1	Pt	XXXXX	Pie	PtXXXXXPieD1_	3-I-1964, ♂ 2354
	2	Pt	XXXXX	Pie	PtXXXXXPieD2_	3-I-1964, ♀ 2355
	3	Pt	XXXXX	Pie	PtXXXXXPieD3_	col. J. Herrera ♀ 3951
	4	Pt	XXXXX	Pie	PtXXXXXPieD4_	♂ 731, T. Gemonal
	5	Pt	XXXXX	Pie	PtXXXXXPieD5_	♀ 2348
<i>Phula xanthodice</i>	1	Px	XXXXX	Pie	PxXXXXXPieD1_	Tunja Boyaca, XII 1944, Colombia, ♀ 3096
	2	Px	XXXXX	Pie	PxXXXXXPieD2_	Tunja Boyaca, XII 1944, Colombia, ♂ 2834
<i>Quilaphaetosus</i>	1	Qm	XXXXX	Nym	QmXXXXXStdD1_	Temuco Feb-1981, col. R. Pérez de Arce, Ex-colec. J. Herrera
	2	Qm	XXXXX	Nym	QmXXXXXStdD2_	Temuco Feb-1981, col. R. Pérez de Arce, Ex-colec. J. Herrera
	3	Qm	XXXXX	Nym	QmXXXXXStdD3_	Temuco Feb-1981, col. R. Pérez de Arce, Ex-colec. J. Herrera
<i>Strymon wagenknechti</i>	1	Sw	XXXXX	Lyc	SwXXXXXLycD1_	Ex-colec. J. Herrera
<i>Vanessa carye</i>	1	Vc	ChAjf	Nym	VcChAjfNymD1_	Isla Robinson Crusoe, Arc. De Juan Fernández 20-02-1996
	1	Vc	ChPta	Nym	VcChPtaNymD1_	UCCZ_MZUC_LEP_0566 (Rotulada como <i>V. terpsichore</i>) Pta. Arenas II 1948
	2	Vc	ChPta	Nym	VcChPtaNymD2_	Fuerte Bulnes, Prov de Magallanes. Col. J. Herrera 1992, Cent. Ent. U. Chile, ♂ Larva clara
<i>Yammea lathonioides</i>	1	Yl	XXXXX	Nym	YlXXXXXHlcD1_	Farellones, prov. Santiago, col. José Herrera, 3 marzo 1955, ♂ 1250
	2	Yl	XXXXX	Nym	YlXXXXXHlcD2_	El Volcán, prov. Santiago, col. Etcheverry, Cent. Ent. U. Chile, 15 Febrero 1961, ♀ 2278
	3	Yl	XXXXX	Nym	YlXXXXXHlcD3_	Baños del Toro, prov. Coquimbo, col. José Herrera, 24 marzo 1957, ♀ 2310
	4	Yl	XXXXX	Nym	YlXXXXXHlcD4_	Baños del Toro, prov. Coquimbo, col. José Herrera, 24 marzo 1957, ♂ 2311
<i>Yammea modesta</i>	1	Ym	XXXXX	Nym	YmXXXXXHlcD1_	Termas Río Blanco, Prov. Malleco, col. Wagenknecht, Cent. Ent. U. Chile, 26 Feb 1960, J. Herrera, ♀ 2314
	2	Ym	XXXXX	Nym	YmXXXXXHlcD2_	Termas Río Blanco, Prov. Malleco, col. Wagenknecht, Cent. Ent. U. Chile, 26 Feb 1960, J. Herrera, ♂ 2315
	3	Ym	XXXXX	Nym	YmXXXXXHlcD3_	Baños del Toro, Coquimbo (Chile), col. J. Herrera, 2-4 marzo 1957 ♀ 2488
	4	Ym	XXXXX	Nym	YmXXXXXHlcD4_	Baños del Toro, Coquimbo (Chile), col. J. Herrera, 2-4 marzo 1957 ♂ 2487