



Universidad de Concepción

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

Programa de Doctorado en Sistemática y Biodiversidad

**ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE LA TRIBU ENNADINI (LEPIDOPTERA:
GEOMETRIDAE)**

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

POR: MARIO IVÁN RAMOS GONZÁLEZ

Profesor Guía: LUIS PARRA JIMÉNEZ

Junio 2026

Concepción, Chile

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

道づれは胡蝶をたのむ旅路哉

Michizure wa kochō o tanomu tabiji kana

Ruego a la mariposa

me brinde compañía

en esta caminata

– 正岡子規 / Masaoka Shiki

A mis padres, a mi hermana, a Carolina y a mis gatitos, Nube y Killua

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis marca el final de un proceso largo y profundo, pero también el inicio de uno nuevo, en el que el niño que alguna vez se maravilló con las criaturas más pequeñas del mundo hoy se convierte en alguien que intenta desentrañar sus misterios. O tal vez sigo siendo el mismo niño, pero con más preguntas que respuestas. Este camino no ha sido sencillo ni breve. Ha estado lleno de días hermosos y otros difíciles, de dudas y cansancio, pero también de alegría y orgullo. Y no podría haberlo recorrido solo.

A mis padres, Elizabeth González y Mario Ramos, y a mi hermana, Waleska, gracias por su amor, su apoyo incondicional y por enseñarme, desde pequeño, a no dejar nunca de aprender.

A mi mentor de todos estos años, desde pregrado, el Dr. Luis E. Parra, gracias por confiar en mí, por enseñarme el mundo de la entomología a través de la morfología, y por mostrarme el valor que hay detrás de cada espécimen guardado en cada cajita.

A mis amigos y colegas de la generación 2021 del Doctorado en Sistemática y Biodiversidad, gracias por las conversaciones interminables, las risas, los memes, los consejos, las ideas compartidas y por, de vez en cuando, hacerme salir de mi rutina y de mi cueva.

A todos mis amigxs que me acompañaron durante este largo camino, y a las personas que conocí a través de mi Instagram de difusión (@lepidopteros_chile), gracias por el apoyo, el interés y la compañía. A los mismos lepidópteros, que en un inicio me daban pánico, gracias por enseñarme que incluso lo más pequeño encierra una belleza y una historia digna de ser comprendida. Por recordarme que el verdadero valor de la ciencia está en mirar el mundo con curiosidad, y que nada merece ser temido si puede ser comprendido y compartido.

A Carolina, por ser mi compañera, por tu amor y paciencia infinitos, por sostenerme en los momentos más difíciles y celebrar conmigo los más felices. Por caminar a mi lado y ser mi refugio, mi fuerza y mi hogar. Gracias por soportarme, por comprender mis ausencias y mis obsesiones, y por estar incluso cuando yo no sabía cómo estar.

A mi familia gatuna, Killua y Nube, por estar siempre cerca y recordarme que también hay que detenerse a descansar, jugar y mirar por la ventana. Por reclamar mi atención cuando más lo necesitaba, y por salvarme tantas veces con su ternura.

A la beca de Doctorado Nacional de ANID, por darme la oportunidad de dedicarme a lo que amo.

A todos y a todas, sinceramente, muchas gracias.

TABLA DE CONTENIDOS

ÍNDICE DE FIGURAS	vii
ÍNDICE DE TABLAS.....	ix
RESUMEN GENERAL	x
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
CAPÍTULO 1.- REVISIÓN SISTEMÁTICA DE LA TRIBU ENNADINI (LEPIDOPTERA: GEOMETRIDAE), CON ÉNFASIS EN LOS LINAJES DE SUDAMÉRICA AUSTRAL.....	13
Introducción.....	13
Materiales y métodos	17
Resultados	25
Discusión.....	111
CAPÍTULO 2.- HISTORIA BIOGEOGRÁFICA DE LA TRIBU ENNADINI (LEPIDOPTERA: GEOMETRIDAE): ANÁLISIS DE ÁREAS ANCESTRALES Y DINÁMICA ESPACIAL A TRAVÉS DEL TIEMPO	115
Introducción.....	115
Materiales y métodos	120
Resultados	125
Discusión.....	143
DISCUSIÓN GENERAL.....	154
CONCLUSIONES GENERALES.....	163
BIBLIOGRAFÍA GENERAL.....	166
ANEXOS.....	199

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.- Árbol filogenético calibrado de la tribu Ennadini obtenido mediante inferencia bayesiana.....	27
Figura 2.- Habitus dorsal de polillas Ennadini	34
Figura 3.- Venación alar en los géneros de Ennadini	35
Figura 4.- Variabilidad de estructuras anatómicas en la genitalia del macho en Ennadini.....	36
Figura 5.- Variabilidad de estructuras anatómicas en la genitalia de la hembra en Ennadini.....	38
Figura 6.- Armaduras genitales de <i>Antuluciella</i> gen. nov. , <i>A. vittata</i> (Philippi) comb. nov.	41
Figura 7.- Armaduras genitales de <i>Ennada</i> Blanchard	56
Figura 8.- Armaduras genitales de <i>Incantia</i> gen. nov. , <i>I. edmondsii</i> (Butler) comb. nov.	73
Figura 9.- Armaduras genitales de <i>Kuyenusia</i> gen. nov.	81
Figura 10.- Armaduras genitales de <i>Praeapodroma</i> Heimlich	91
Figura 11.- Armaduras genitales de <i>Spargania</i> Guenée	102
Figura 12.- Ejemplares tipo y etiquetas de Ennadini designados en este estudio	110
Figura 13.- Reconstrucción de áreas ancestrales en la tribu Ennadini bajo el modelo DEC no estratificado.....	129
Figura 14.- Correlación entre las probabilidades de estados ancestrales estimadas por máxima verosimilitud bajo el modelo DEC y las probabilidades promedio obtenidas a partir de 1000 mapeos estocásticos (BSM).	131
Figura 15.- Distribución de la frecuencia de eventos anagenéticos y cladogenéticos en 1000 simulaciones de mapeo estocástico biogeográfico (BSM) bajo el modelo DEC.	133

Figura 16.- Eventos cladogenéticos más probables por nodo en Ennadini bajo el modelo DEC no estratificado.....	135
Figura 17.- Red de dispersión entre áreas inferidas a partir de 1.000 BSMs bajo el modelo DEC no estratificado	137
Figura 18.- Frecuencia relativa de eventos de dispersión entre regiones tropicales y extratropicales, inferida a partir de 1000 BSMs bajo el modelo DEC no estratificado.	138
Figura 19.- Proporción de eventos de dispersión entre regiones tropicales y extratropicales a través del tiempo.....	140
Figura 20.- Eventos de dispersión por millón de años (Ma) inferidos a partir de 1000 mapeos estocásticos biogeográficos (BSM) bajo el modelo DEC no estratificado.	141
Figura 21.- Dinámica temporal de linajes en regiones tropicales y extratropicales	142

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.- Comparación de verosimilitudes marginales estimadas mediante muestreo anidado entre modelos de reloj molecular relajado.....	21
Tabla 2.- Resumen de los cambios taxonómicos propuestos en este estudio. .	29
Tabla 3.- Comparación de modelos biogeográficos implementados en BioGeoBEARS.	126

RESUMEN GENERAL

La distribución espacial de la biodiversidad es el resultado de procesos históricos complejos que involucran especiación, extinción, dispersión, vicarianza y persistencia diferencial de linajes a través del tiempo. Tradicionalmente, la alta riqueza de especies en centros actuales de diversidad tropical ha sido interpretada como el resultado de la interacción entre un origen tropical, mayores tasas de especiación y/o menores tasas de extinción. Por otro lado, los centros actuales de diversidad extratropical han sido explicados principalmente como el resultado de procesos de acumulación regional o inmigración desde otras áreas, particularmente desde regiones tropicales. Sin embargo, la riqueza actual de especies no necesariamente refleja el área de origen de un linaje, ya que puede ser el resultado de expansiones de rango, extinciones regionales, persistencia diferencial o cambios históricos en la conectividad entre áreas. En este contexto, los linajes andinos y templado-australes de Sudamérica ofrecen una oportunidad para evaluar hipótesis alternativas sobre el origen y la redistribución histórica de la diversidad.

En el caso particular de los lepidópteros, la familia Geometridae constituye uno de los grupos más diversos y ecológicamente relevantes, pero la historia evolutiva y biogeográfica de muchos de sus linajes sudamericanos continúa siendo poco conocida. Este problema es particularmente evidente en Larentiinae,

donde varios taxones del Cono Sur han sido históricamente asignados a géneros del hemisferio norte o tratados como *incertae sedis*, debido a la falta de revisiones taxonómicas que combinen evidencia morfológica, molecular y biogeográfica. Un ejemplo de ello es la tribu Ennadini, un caso especialmente relevante debido a su historia taxonómica compleja y a su distribución en regiones tropicales y extratropicales de América. Aunque se ha sugerido un origen tropical para la tribu debido a su mayor riqueza actual en regiones tropicales, esta hipótesis no ha sido evaluada explícitamente mediante una revisión sistemática amplia ni mediante biogeografía histórica. Además, la presencia de linajes profundamente divergentes en regiones extratropicales, especialmente en el Cono Sur de Sudamérica, plantea la posibilidad de una historia evolutiva más compleja que la inferida únicamente a partir de los patrones actuales de riqueza.

En este trabajo se evalúa el origen y la evolución de la tribu Ennadini mediante la integración de taxonomía, sistemática y reconstrucción biogeográfica en un marco evolutivo explícito. En particular, se busca determinar si su distribución actual responde a un origen estrictamente tropical, como ha sido propuesto previamente sobre la base de su mayor riqueza actual en dichas regiones, o bien a una historia biogeográfica más compleja en la que las regiones extratropicales habrían tenido un papel relevante en la configuración temprana y expansión posterior del grupo.

En primer lugar, se reconstruye la filogenia de la tribu a partir de una matriz de 11 regiones genéticas, estimando sus tiempos de divergencia. A partir de estos datos se revisan y redefinen los límites taxonómicos de la tribu, lo que permite recuperar su monofilia, diagnosticarla con respecto a otras tribus del complejo Larentiini y establecer una nueva clasificación. Como resultado, *Praeapodroma* Heimlich se transfiere a Ennadini; se describen tres nuevos géneros: *Antuluciella* **gen. nov.**, *Incantia* **gen. nov.** y *Kuyenusia* **gen. nov.**; se proponen cinco nuevas combinaciones, dos nuevas sinonimias y la reinstauración de una combinación; y se describe una nueva especie, *Kuyenusia tenten* Ramos-González & Parra **sp. nov.**

En segundo lugar, se realizan reconstrucciones de áreas ancestrales junto con mapeo estocástico biogeográfico (BSM) en BioGeoBEARS para caracterizar la dinámica espacial del grupo a través del tiempo. Los resultados no respaldan un escenario simple de origen estrictamente tropical, pese a que la mayor riqueza actual de especies se concentra en regiones tropicales. Tampoco permiten reemplazar esta hipótesis por un origen estrictamente extratropical basado en la profunda divergencia de los linajes de Sudamérica austral, sino que sugieren una distribución andina amplia para el nodo basal de la tribu, que involucra tanto los Andes australes como los Andes tropicales. Este resultado indica que la historia temprana de Ennadini se asocia a una configuración espacial compleja y amplia. De igual modo, los análisis de eventos biogeográficos sugieren que las regiones extratropicales australes tuvieron un papel relevante durante las etapas iniciales

de la historia de Ennadini, aunque dicho papel no fue exclusivo ni constante a lo largo del tiempo. La dinámica espacial inferida muestra una combinación de eventos de vicarianza y dispersión, con cambios temporales en la direccionalidad de la dispersión entre regiones tropicales y extratropicales a partir del Mioceno. Los resultados permiten reinterpretar la alta riqueza tropical actual de la tribu como el resultado acumulado de una distribución ancestral amplia, seguida por redistribución espacial, expansión y conectividad diferencial, más que como evidencia directa de un origen tropical o extratropical simple.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La biogeografía es una disciplina científica multidisciplinaria que busca documentar y explicar los patrones espaciales de la biodiversidad en el tiempo y el espacio (Brown & Lomolino 1998, Lomolino *et al.* 2010). Según la escala temporal, se distinguen dos enfoques: la biogeografía ecológica, que estudia la distribución de las especies en el presente en relación con factores bióticos y abióticos (Monge-Nájera 2008; Lomolino *et al.* 2010), y la biogeografía histórica, cuyo objetivo es explicar la distribución de los taxones en función de su historia evolutiva (Morrone & Crisci 1995; Morrone 2007; Lomolino *et al.* 2010; Sanmartín 2012).

En la biogeografía histórica, dos marcos interpretativos dominaron gran parte del siglo XX. Por un lado, la dispersión, desde los planteamientos de Linnaeus (1781) y ampliada posteriormente por Darwin (1859) y Wallace (1876), sostiene que las especies se originan en centros particulares y desde allí colonizan nuevas áreas atravesando barreras geográficas (Morrone 2004, Lomolino *et al.* 2010). Por otro lado, la vicarianza, impulsada por Croizat (1964), plantea que la distribución actual se explica por la fragmentación de poblaciones ancestrales debido a la aparición de barreras físicas que generan especiación alopátrica (Morrone 2004; Lomolino *et al.* 2010; Sanmartín 2012). La tensión entre estos

enfoques se mantuvo durante décadas, hasta que el desarrollo metodológico permitió una síntesis integradora.

En las últimas décadas, enfoques como la biogeografía de eventos (e.g., DIVA; Ronquist 1997) y biogeografía paramétrica probabilística (e.g., BIOGEOBEARS, Ree & Smith 2008; Cox & Moore 2010; Matzke 2013a, 2013b) han permitido superar esta dicotomía, integrando filogenias calibradas, distribuciones geográficas y modelos estadísticos lo que posibilita inferir áreas ancestrales y cuantificar la probabilidad de distintos eventos (dispersión, vicarianza, extinción local, entre otros). Esto brinda la oportunidad de reevaluar hipótesis históricas sobre el origen y la expansión de los linajes con mayor precisión y menor sesgo.

América ha sido un escenario clave para el desarrollo de hipótesis biogeográficas. Tradicionalmente se ha empleado el término “Neotrópico” para referirse desde México Central hasta el cono sur de Sudamérica y “Neártico” para la región más septentrional del continente (Wallace 1876). Esta visión es ampliamente aceptada por zoogeógrafos especialistas de fauna vertebrada, mientras que para fitogeógrafos y zoogeógrafos especialistas en fauna invertebrada, la Región Neotropical excluye al cono sur del continente y el cordón montañoso de los Andes (Kuschel 1964; Cabrera & Willink 1973; Cox 2001; Morrone 2014), los cuales conforman la Región Andina *sensu lato* (Morrone 2015). En particular, el cono sur de Sudamérica presenta afinidades florísticas y

faunísticas singulares, con altos niveles de endemismo (Hernández-Mazariegos *et al.* 2023) y linajes diferenciados del resto del continente (Scherson *et al.* 2017).

El cono sur de Sudamérica constituye una de las regiones templadas más singulares del planeta debido a su marcado gradiente climático e historia de aislamiento (Armesto *et al.* 2007; Coronato 2020). Desde el Eoceno, el enfriamiento global progresivo, el incremento de la orogenia andina y el establecimiento de la corriente de Humboldt promovieron condiciones semiáridas (40 Ma) a hiperáridas (10 Ma) en el norte de Chile (Dunai *et al.* 2005; Armijo *et al.* 2015). Durante el Pleistoceno, en el sur de esta región actuaron refugios glaciales que permitieron la persistencia de biotas únicas y facilitaron procesos de especiación asociados a las oscilaciones climáticas (Villagrán & Hinojosa 1997; Villagrán & Armesto 2005; Moreira-Muñoz 2011). Diversos grupos taxonómicos muestran divergencias profundas que separan los clados templado-australes de sus contrapartes tropicales, lo que sugiere que la biota del cono sur ha experimentado procesos locales de diversificación expresados como neoendemismos y paleoendemismos (Antonelli *et al.* 2009; Scherson *et al.* 2017). En insectos, la situación es similar. Tanto en Coleoptera como en Lepidoptera, la Región Andina concentra linajes endémicos, muchas veces monoespecíficos, reflejando una larga historia de aislamiento y diferenciación (Carrara & Flores 2015; Parra & Villagrán-Mella 2008). Estas características contribuyen a que gran parte del territorio chileno sea considerado como un “hotspot” de biodiversidad (i.e. “Chilean Winter Rainfall-Valdivian Forest”, Arroyo *et al.* 2004) cuya

vulnerabilidad actual se relaciona con la presión antropogénica sobre sus ecosistemas (Miranda *et al.* 2017; Noh *et al.* 2019).

El debate sobre cómo se genera la biodiversidad en estas regiones ha dado lugar a diversas hipótesis macroevolutivas (Wang *et al.* 2025), entre las que destacan aquellas que definen estas áreas como “centros de origen” (mayores tasas de especiación), “centros de supervivencia” (menores tasas de extinción) o “centros de acumulación” (mayores tasas de inmigración) (Croizat *et al.* 1974; Pandolfi 1992; Briggs 2003; Mora *et al.* 2003; Goldberg *et al.* 2005; Roy & Goldberg 2007; Bellwood & Meyer 2009; Bowen *et al.* 2013; Wang *et al.* 2025). Se ha sugerido que esta última hipótesis explicaría la mayor cantidad de endemismos en las zonas templadas (Igea & Tanentzap 2019; Wang *et al.* 2025). En este contexto, el cono sur de Sudamérica ofrece un escenario interesante para explorar el papel histórico de las regiones templadas en la conformación de la biodiversidad continental debido a que combina una alta proporción de endemismos con la presencia de linajes que muestran divergencias profundas respecto a sus contrapartes tropicales.

Los lepidópteros constituyen uno de los órdenes más diversos de insectos, con más de 160.000 especies descritas a nivel mundial (van Nieukerken *et al.* 2011). Su amplia distribución y diversidad ecológica los convierten en un grupo clave para comprender patrones de biodiversidad y procesos biogeográficos. En particular, varias de sus familias han sido empleadas como modelos para estudiar

gradientes espaciales de biodiversidad (e.g. Ramírez & MacGregor 2016; Meléndez-Jaramillo *et al.* 2021). Sin embargo, la historia biogeográfica de grupos crepusculares sigue siendo poco comprendida; tal es el caso de los geométridos americanos, en los que persisten importantes vacíos respecto al origen y dinámica de diversificación de sus linajes (Ramos-González *et al.* 2024). Abordar estas lagunas resulta esencial para evaluar el papel de las regiones templadas y tropicales en la configuración de la diversidad de este grupo megadiverso.

Entre los lepidópteros, la familia Geometridae destaca por ser la segunda más diversa, con más de 23800 especies descritas (Rajaei *et al.* 2022). Tienen un gran potencial como bioindicadores dado su amplia distribución, alta diversidad, fácil muestreo y estrecha relación con la vegetación que los hospeda (Scoble 1995; Minet & Scoble 1999; Brehm & Fiedler 2005; Bodner *et al.* 2010). También, exhiben una alta sensibilidad reflejada en cambios morfológicos, genéticos y fenológicos frente a perturbaciones externas como el calentamiento global o cambios de hospederos (Virtanen *et al.* 2002; Benítez *et al.* 2015; Hill *et al.* 2021). En Sudamérica, los geométridos exhiben una alta diversidad (Gaston *et al.* 1995); por ejemplo, en los Andes Tropicales exhiben una diversidad que supera las 1000 especies en 40 km² (Brehm *et al.* 2005). En Chile, si bien la riqueza es menor (aprox. 400 especies), el endemismo supera el 60% con un gran número de taxones monoespecíficos (Parra & Villagrán-Mella 2008). Aunque varios estudios evalúan diferentes aspectos relacionados con la taxonomía y sistemática del grupo en Sudamérica (e.g., Parra & Hernández 2010; Parra *et al.* 2017; Brehm

2015; Ramos-González *et al.* 2019; Brehm *et al.* 2019; Vargas *et al.* 2022), son escasos los estudios que evalúan hipótesis ecológicas, macroevolutivas o biogeográficas (Brehm *et al.* 2019; Ramos-González *et al.* 2024; Vargas-Ortiz & Parra 2025). Los estudios donde se han descrito aspectos biogeográficos corresponden a análisis a escala global donde se ha aplicado un concepto amplio de “Región Neotropical” (e.g. Brehm *et al.* 2019; Murillo-Ramos *et al.* 2021). Por otro lado, aun cuando la sistemática de los linajes (tribus y géneros) ha ido avanzando sobre la base de grandes filogenias moleculares, aún existe una gran cantidad de taxones americanos cuyas relaciones filogenéticas están basadas solo en caracteres morfológicos (e.g., Parra *et al.* 2017). Así, también hay tribus y géneros cuyas relaciones filogenéticas aún no han sido evaluadas y que se ha sugerido su polifilia o parafilia (Brehm *et al.* 2019).

Con respecto al origen del linaje, se ha estimado que la familia surgió durante el límite Cretácico-Paleógeno (Yamamoto & Sota 2007; Wahlberg *et al.* 2010). Sin embargo, la datación de tribus o géneros sudamericanos es escasa (e.g. Ghanavi *et al.* 2025) y la evaluación de escenarios biogeográficos se ha centrado en grupos tropicales y holárticos (e.g., Jahner *et al.* 2017), omitiendo la diversidad de la zona templada del cono sur de Sudamérica o considerándola como un componente homogéneo dentro del concepto de “Neotrópico” (e.g., Murillo-Ramos *et al.* 2021), aun cuando los componentes bióticos del cono sur de Sudamérica se consideran en muchos casos independientes del resto del continente (Morrone 2015).

Dentro de los Geometridae, la tribu Ennadini fue recientemente erigida dentro de la subfamilia Larentiinae sobre la base de un análisis filogenético molecular a gran escala (Brehm *et al.* 2019). A priori, esta tribu reúne los representantes sudamericanos y holárticos del género *Spargania* Guenée y algunos representantes de los linajes del cono sur de Sudamérica adscritos a los géneros *Ennada* Blanchard, *Nebula* Bruand, *Larentia* Treitschke y *Hagnagora* Druce (Brehm *et al.* 2019). La taxonomía de la tribu y los taxones reconocidos es compleja e inestable, desconociéndose los atributos morfológicos diagnósticos. Los representantes andinos de los géneros *Nebula* Bruand, *Larentia* Treitschke y *Hagnagora* Druce han sido previamente reconocidos como linajes independientes de sus especies tipo respectivas (*incertae sedis*) por lo que su taxonomía y sistemática aún está en desarrollo (Hausmann & Parra 2009; Ramos-González 2015; Brehm 2015; Rose-Garrido *et al.* 2018; Brehm *et al.* 2019). Además, se han reconocido otros taxones andino-patagónicos relacionados morfológica y molecularmente a estos linajes *incertae sedis* dentro de Ennadini, pero cuya afiliación no ha sido evaluada desde una perspectiva filogenética robusta como lo son *Praeapodroma obscura* Heimlich, 1958, *Larentia edmondsii* Butler, 1882, *Larentia scarata* Felder & Rogenhofer, 1875 y *Perizoma pastoralis* Butler, 1882 (Hausmann & Parra 2009; Rose-Garrido *et al.* 2018; Brehm *et al.* 2019). Similar es el caso del género *Spargania* Guenée, cuyas relaciones de ancestro-descendencia no han sido evaluadas pese a su gran diversidad, la cual incluye 40 especies sudamericanas, 8 centroamericanas, 3

norteamericanas y 1 holártica (Scoble 1999; Hausmann & Viidalepp 2012). Basado en lo anterior, Brehm *et al.* (2019) proponen un origen tropical para la tribu, siguiendo la propuesta de Cain (1944), la cual considera que el “centro de origen” de un linaje es el área de máxima diferenciación taxonómica. Sin embargo, esta interpretación se basó principalmente en la concentración actual de especies y no evaluó explícitamente si los linajes del cono sur de Sudamérica podrían representar componentes antiguos con divergencias profundas dentro de la tribu. Por lo tanto, la distribución actual de la riqueza en Ennadini podría no reflejar directamente su área de origen, sino el resultado de una historia más compleja de dispersión, persistencia regional y acumulación diferencial de linajes. Este contraste plantea preguntas relevantes sobre el origen y la historia biogeográfica de la tribu.

Así, este taxón resulta un grupo idóneo para el estudio de la historia biogeográfica de geométridos americanos y el rol que juega la Región Andina en la configuración de su biodiversidad debido a que: 1) exhiben un gradiente latitudinal de riqueza de especies; 2) están restringidas casi exclusivamente al continente Americano, incluyendo linajes del cono sur de Sudamérica parcialmente estudiados; 3) se estima una baja diversidad potencial a nivel de géneros con respecto a otros grupos presentes en la misma zona geográfica, característica común en las tribus del “Nuevo Mundo” de Larentiinae filogenéticamente relacionadas como Heterusiini, Erateinini y Stamnodini (Viidalepp 2011; Brehm *et al.* 2019), por lo que resulta operacionalmente

apropiada para trabajar; 4) su sistemática está parcialmente estudiada; y 5) si bien la riqueza de especies es mayor en el trópico, está representada por un solo género (*Spargania*), mientras que en el cono sur de Sudamérica la riqueza es menor pero la diferenciación a nivel de género es presumiblemente mayor, situación que plantea un escenario interesante para el estudio del centro de origen y las dinámicas de dispersión entre zonas tropicales y templadas.

Una carencia que presentan la mayoría de los estudios biogeográficos previos en geométridos sudamericanos es la ausencia de filogenias que incluyan taxones tropicales y extratropicales, así como la falta de evaluación de los mecanismos históricos que han dado forma a su distribución. En este sentido, la tribu Ennadini representa un modelo particularmente adecuado, pues integra linajes diversos en los Andes tropicales junto a géneros endémicos y diferenciados en el Cono Sur templado. Esta combinación permite evaluar si la mayor riqueza actual de especies en regiones tropicales corresponde efectivamente a un origen tropical del grupo, o si representa el resultado de procesos posteriores de acumulación, expansión o retención de linajes en dichas áreas.

Este estudio pretende contribuir al entendimiento de la diversidad y evolución del grupo a través de un enfoque biogeográfico histórico que considera explícitamente la diferenciación entre regiones tropicales y extratropicales para reevaluar el origen del grupo y la direccionalidad de sus patrones de dispersión a lo largo de su historia evolutiva.

La pregunta central es: ¿la distribución actual de Ennadini responde a un origen estrictamente tropical, como ha sido propuesto previamente sobre la base de su mayor riqueza actual en dichas regiones, o a una historia biogeográfica más compleja en la que las regiones extratropicales han tenido un papel relevante en la configuración temprana y expansión posterior del grupo?

Hipótesis General: La distribución actual de Ennadini refleja una historia biogeográfica estructurada por la diferenciación entre regiones extratropicales y tropicales, en la cual las regiones extratropicales habrían desempeñado un papel relevante en la configuración temprana del grupo y en su expansión posterior.

Predicciones:

1. El área ancestral de la tribu Ennadini se ubicará en la Región Andina, con una señal predominante asociada a regiones extratropicales, particularmente los Andes australes.
2. Los eventos de dispersión mostrarán una direccionalidad predominante desde regiones extratropicales hacia regiones tropicales, más que en sentido inverso.

Objetivo general: Evaluar la historia biogeográfica de la tribu Ennadini con el fin de comprender los procesos que explican su distribución actual, considerando explícitamente la relación entre regiones tropicales y extratropicales, y aportando

información biológica relevante que contribuya a abordar los déficits darwiniano, linneano y wallaceano asociados al grupo.

Objetivos específicos:

1. Reconstruir la filogenia de la tribu Ennadini a partir de datos moleculares mediante un análisis bayesiano, estimando los tiempos de divergencia y proponiendo una nueva clasificación taxonómica sustentada en la hipótesis filogenética obtenida.
2. Inferir el área ancestral de la tribu Ennadini utilizando modelos probabilísticos de biogeografía histórica.
3. Evaluar la direccionalidad de los eventos de dispersión tanto entre dominios tropicales y extratropicales como entre áreas geográficas específicas.
4. Caracterizar la dinámica histórica de la evolución espacial del grupo mediante la identificación y cuantificación de eventos biogeográficos cladogenéticos y anagenéticos, con el fin de comprender los procesos que han configurado su distribución actual.

Para poder llevar a cabo este objetivo, y responder las preguntas sobre el origen y evolución de la tribu Ennadini, se dividió esta tesis en los siguientes capítulos:

CAPÍTULO 1.- REVISIÓN SISTEMÁTICA DE LA TRIBU ENNADINI **(LEPIDOPTERA: GEOMETRIDAE), CON ÉNFASIS EN LOS LINAJES DE** **SUDAMÉRICA AUSTRAL**

Introducción

La familia Geometridae con más de 23800 especies (Scoble 1999; Rajaei *et al.* 2022) es la segunda familia más diversa de Lepidoptera (van Nieukerken *et al.* 2011). De las nueve subfamilias actualmente reconocidas, Larentiinae destaca como la segunda más rica en especies, abarcando el 25% de la diversidad conocida (Gaston *et al.* 1995; Rajaei *et al.* 2022). Sin embargo, debido a esta gran diversidad, la clasificación taxonómica a nivel tribal ha estado en constante cambio y aún no existe consenso sobre las afinidades de las tribus reconocidas hasta ahora, particularmente cuando se consideran los taxones del Nuevo Mundo (Holloway 1997; Scoble 1995; Viidalepp 2011; Õunap *et al.* 2016; Brehm *et al.* 2019).

Los larentinos se encuentran en una amplia variedad de ambientes, siendo especialmente abundantes en el Neotrópico y en los bosques templados del sur de Chile y Argentina (Hausmann & Parra 2009; Rajaei *et al.* 2022), donde representan casi la mitad de los taxones conocidos. Dentro de Geometridae, Sterrhinae representa el linaje hermano de todas las subfamilias restantes, y

Larentiinae constituye el siguiente linaje divergente (Murillo-Ramos *et al.* 2023). Las tribus más diversas, y mejor estudiadas, dentro de los Larentiinae del sur de Sudamérica corresponden a Eupitheciini (e.g., Vojnits 1985, 1992, 1994; Rindge 1987, 1991; Vargas & Parra 2004; Vargas 2021) y Trichopterygini (e.g., Parra *et al.* 2017; Ramos-González *et al.* 2019). En contraste, las demás tribus han recibido poca atención taxonómica (Ramos-González *et al.* 2024), por lo que aún existe incertidumbre respecto a la monofilia de muchos géneros y su posición en la sistemática del grupo (Hausmann & Parra 2009; Brehm *et al.* 2019).

La tribu Ennadini, erigida por Brehm *et al.* (2019), comprende numerosas especies del sur de Sudamérica que han sido erróneamente ubicadas en los géneros *Nebula* Bruand, *Larentia* Treitschke, *Perizoma* Hübner y *Hagnagora* Druce (Ramos-González 2015; Rose-Garrido *et al.* 2018; Brehm *et al.* 2019). Si bien algunos taxones de Ennadini han sido revisados previamente (e.g., Parra & Alvear 2009), la falta de una revisión integradora que considere los taxones conocidos y explore posibles nuevos integrantes ha impedido detectar los caracteres diagnósticos de la tribu, manteniendo a la mayoría de sus miembros como *incertae sedis* hasta la fecha.

En este contexto, la sistemática de Ennadini resulta clave no solo para clarificar su delimitación tribal y genérica, sino también para comprender los patrones evolutivos y biogeográficos de los larentinos del sur de Sudamérica. Una clasificación robusta y sustentada en evidencia integrativa es indispensable

para resolver las relaciones filogenéticas dentro de Larentiinae y para evaluar hipótesis sobre el origen y diversificación de sus especies (Brehm *et al.* 2019; Murillo-Ramos *et al.* 2021, 2023; Ghanavi *et al.* 2025).

Hasta ahora, la sistemática de Ennadini se ha inferido principalmente a partir de características externas y comparaciones parciales (e.g. Ramos-González 2015; Rose-Garrido *et al.* 2018), sin una hipótesis filogenética explícita que incluya a todos los taxones potencialmente relacionados ni que incorpore información temporal sobre su diversificación. Esta falta de análisis integradores ha dificultado evaluar la monofilia de la tribu y establecer diagnósticos confiables para los géneros y especies involucrados, perpetuando la confusión taxonómica que afecta al grupo. Por ello, este capítulo busca presentar la primera hipótesis filogenética molecular calibrada de Ennadini, basada en múltiples marcadores y con un enfoque integrador que combina información molecular y morfológica. Este análisis no solo permite revisar la composición específica y evaluar los caracteres diagnósticos de la tribu y géneros, sino también situar su diversificación en un marco temporal y filogenético sólido, permitiendo así evaluar la historia evolutiva con mayor resolución para responder a la pregunta: “¿Las especies y géneros actualmente asignados a la tribu Ennadini conforman un grupo monofilético dentro de Larentiinae, y cuáles son sus límites taxonómicos y diagnósticos respaldados por la filogenia molecular?”.

Hipótesis: Ennadini constituye un taxón monofilético dentro de Larentiinae, sustentado por evidencia molecular y por caracteres morfológicos diagnósticos congruentes con la hipótesis filogenética.

Objetivo: Reconstruir la filogenia de la tribu Ennadini a partir de datos moleculares mediante un análisis bayesiano, estimando los tiempos de divergencia y proponiendo una nueva clasificación taxonómica sustentada en la hipótesis filogenética obtenida.

Materiales y métodos

Muestreo de taxones: Para evaluar la historia evolutiva de polillas Ennadini, en este estudio se incluyeron un total de 40 especies, representando el 50% de la diversidad conocida (Brehm *et al.* 2019). Estos taxones representan la totalidad de géneros de la tribu actualmente reconocidos, además de taxones *incertae sedis* identificados mediante BLAST (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) y similitud morfológica, siendo la filogenia más completa de la tribu hasta la fecha.

Se compiló una matriz alineada de hasta 11 genes, uno mitocondrial (COI) y diez genes nucleares codificantes (Wingless, ArgK, RpS5, Ca-ATPasa, Nex9, EF-1 α , MDH, IDH, CAD y GAPDH) combinando datos públicos desde GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) y BOLD Systems (<https://www.boldsystems.org>) (Ratnasingham & Hebert 2007; Ratnasingham *et al.* 2024) con siete marcadores secuenciados en este estudio. Dado que no todos los genes estuvieron disponibles para todas las especies, se incluyó toda la información pública accesible con el fin de maximizar la cobertura taxonómica (ver anexo 1).

Además, se incluyeron 29 especies de otras tribus larentiinas como grupos externos más basales en relación con Ennadini, junto con seis especies de la subfamilia Sterrhinae, que representa un linaje más distante dentro de Geometridae y proporciona puntos de calibración más profundos y estabilidad de

enraizamiento, junto a una especie de Uraniidae (Geometroidea), siguiendo los marcos filogenéticos de Regier *et al.* (2009) y Murillo-Ramos *et al.* (2023). Siempre que fue posible, se priorizaron los géneros tipo para cada tribu; cuando no se disponía de ellos, se seleccionaron géneros estrechamente relacionados.

Técnicas moleculares: Se extrajo ADN a partir de una a tres patas de ejemplares conservados en seco, las cuales fueron enviadas al Dr. Pasi Sihvonen (Universidad de Helsinki, Finlandia). Las extracciones se realizaron en un robot QIAcube utilizando el kit QIAGEN DNeasy Blood & Tissue, siguiendo las instrucciones del fabricante.

Para las reacciones de PCR los cebadores utilizados fueron tomados de Folmer *et al.* (1994) y Wahlberg *et al.* (2016). Las reacciones de PCR se realizaron usando la mezcla enzimática MyTaq™ HS Red Mix (Bioline) en un volumen final de 11,5 µL por muestra. Para cada reacción se emplearon 3 µL de MQ-H₂O, 6,25 µL de MyTaq Red Mix 2x, 0,625 µL de cada uno de los cebadores (directo y reverso) y 1 µL de ADN extraído. Las condiciones de ciclaje fueron las siguientes: desnaturalización inicial a 95 °C durante 5 min, seguida de 40 ciclos de 96 °C durante 30 s, 55 °C durante 30 s y 72 °C durante 90 s, con una extensión final a 72 °C durante 10 min.

Los productos de PCR se visualizaron en geles de agarosa, se purificaron enzimáticamente y se enviaron a MacroGen Europe (Ámsterdam, Países Bajos)

para su secuenciación mediante el método de Sanger. Se secuenció un gen mitocondrial (COI) y seis genes codificantes de proteínas nucleares (Wingless, ArgK, RpS5, Ca-ATPasa, Nex9 y EF-1 α), que se utilizaron para complementar la matriz multilocus compilada para este estudio. Todas las secuencias generadas se depositaron en GenBank con los números de acceso PX307243-PX307246 (COI) y PX442223-PX442243 (genes nucleares) (Anexo 1).

Filogenia molecular: Se llevó a cabo un alineamiento múltiple de secuencias para cada gen a través del algoritmo de MUSCLE (Edgar 2004). Las matrices fueron concatenadas en BioEdit 7.2.6 (Hall 1999). Para corroborar el posible efecto de la saturación en el set de datos, fueron graficadas las tasas de transición y transversión con respecto a la divergencia genética mediante DAMBE6 (Xia 2017).

Basado en una matriz alineada final de 76 taxones y 8.071 pb se infirió la hipótesis filogenética de polillas Ennadini bajo un marco bayesiano en BEAST 2.7.7 (Bouckaert *et al.* 2019). Los modelos de evolución de nucleótidos para cada partición molecular se estimaron simultáneamente junto con la inferencia filogenética según el algoritmo de salto reversible implementado en el paquete bModelTest (Bouckaert & Drummond 2017). Se ejecutaron 4 cadenas de Markov (1 cadena fría y 3 cadenas calientes) en paralelo para evitar atrapamiento en óptimos locales, mediante el paquete CoupledMCMC (Müller & Bouckaert 2020).

Se ejecutaron 487.590.000 iteraciones de MCMC, muestreando cada 10.000 iteraciones para asegurar un adecuado muestreo posterior y convergencia de los parámetros. La convergencia y los tamaños de muestra efectivos ($ESS > 200$) fueron verificados en Tracer 1.7.2 (Rambaut *et al.* 2018). Se descartó el 10% inicial de árboles como burnin.

Calibración temporal: Los tiempos de divergencia fueron estimados simultáneamente a la reconstrucción filogenética en BEAST 2.7.7 (Bouckaert *et al.* 2019). Las distintas particiones compartieron la misma topología y tiempos de divergencia, mientras que se permitió que cada partición tuviera su propio modelo de sustitución y su propio reloj molecular, estimados de manera independiente.

Para la elección de modelos de reloj molecular e hipótesis a priori sobre el árbol y calibración, se llevó a cabo un análisis de muestreo anidado (nested sampling) en el paquete NS (Maturana-Russel *et al.* 2019) de BEAST 2. El muestreo anidado permite estimar la verosimilitud marginal (ML) de un modelo y su desviación estándar lo que facilita la comparación bayesiana entre modelos. El cálculo de la ML lo efectúa a partir de la exploración del espacio de parámetros mediante puntos activos (“partículas”), reemplaza iterativamente el punto con menor verosimilitud entre el conjunto de partículas activas por otro con verosimilitud mayor mediante subcadenas de MCMC, explorando eficientemente el espacio de parámetros hasta alcanzar la convergencia (Skilling 2006;

Maturana-Russel *et al.* 2019). Debido a que la distribución del coeficiente de variación en los datos fue distinta a 0, se descartó a priori el ajuste a un reloj estricto. La selección del mejor modelo de reloj relajado se llevó a cabo mediante el cálculo del Factor de Bayes (BF) según la siguiente fórmula: $\log(BF) = \log(ML_1) - \log(ML_2)$ (Tabla 1). Los tiempos de divergencia fueron estimados mediante el modelo de Yule (nacimiento puro) utilizando el reloj relajado lognormal ($\log(BF) \gg 5$ respecto a otros modelos) para cada partición.

Tabla 1.- Comparación de verosimilitudes marginales estimadas mediante muestreo anidado entre modelos de reloj molecular relajado. Destacado en negrita se indica el mejor modelo.

Modelo (reloj + prior de árbol)	Verosimilitud marginal (ML)	Desviación estándar (SD)	BF (frente al mejor modelo)
Aleatorio local + Yule	-81497.7830	8.8	698.338
Aleatorio local + Birth-Death	-82474.1728	2.8365	1674.728
Relajado Optimizado + Yule	-81116.2917	2.2883	316.847
Relajado Optimizado + Birth-Death	-80943.0503	2.23538	143.605
Relajado Lognormal + Yule	-80799.4449	2.2704	0.000
Relajado Lognormal + Birth-Death	-80982.6037	2.1399	183.159
Relajado Exponencial + Yule	-81874.9593	2.2369	1075.514
Relajado Exponencial + Birth-Death	-81943.9929	2.2720	1144.548

Se utilizaron cuatro puntos de calibración, tres secundarios y uno basado en un fósil: (1) la corona de Geometridae, estimada en 67,25 Ma [61,1 - 73,4] (Ghanavi *et al.* 2025); (2) la corona de Sterrhinae, estimada en 59,8 Ma [52,4 - 67,2] (Ghanavi *et al.* 2025); (3) la corona de Larentiinae, estimada en 58,4 Ma [52,2 - 65,5] (Ghanavi *et al.* 2025); (4) el fósil *Hydriomena(?) potrita* Cockerell, 1922 de la Formación Florissant en Colorado, con una edad de $37,07 \pm 0,08$ Ma (Cockerell 1922). Los puntos de calibración secundarios se modelaron utilizando distribuciones normales, mientras que la calibración fósil se implementó utilizando una distribución exponencial con la opción BEAST2 “usar como origen” habilitada, de modo que la edad fósil se aplicara al linaje madre de Hydriomenini en lugar de a su corona. Cabe destacar que, debido a la incerteza de la asociación genérica de *H. potrita*, se adoptó un enfoque conservador al emplear este fósil para calibrar el nodo correspondiente a la tribu Hydriomenini, y no directamente al género *Hydriomena*.

Adicionalmente, se empleó información taxonómica basada en morfología y datos multilocus, siguiendo a Ramos-González (2015) y Hausmann & Parra (2009), para restringir la ubicación filogenética de “*Nebula* sp.” dentro del árbol.

Finalmente, el árbol de máxima credibilidad del clado (MCC) fue estimado luego de excluir el 10% inicial de los árboles muestreados como burnin, utilizando TreeAnnotator de BEAST 2.7.7. Este árbol MCC representa las edades promedio

e intervalos HPD del 95% para los nodos, y fue visualizado y editado en FigTree 1.4.4 (Rambaut 2018).

Tratamiento taxonómico y análisis morfológico: Se proponen cambios taxonómicos cuando los nodos estuvieron respaldados por altos valores de probabilidad posterior ($PP > 0,95$) en la filogenia molecular y/o cuando esta recuperó linajes monofiléticos que presentan características morfológicas singulares, distinguibles y constantes, que los diferenciaban claramente de taxones cercanamente relacionados.

El análisis morfológico se basó en ejemplares adultos de la tribu Ennadini provenientes de las siguientes colecciones entomológicas:

FMNH: The Field Museum of Natural History, Chicago (EE.UU.)

NHMUK: The Natural History Museum, Londres (Reino Unido)

MHNC: Museo de Historia Natural de Concepción, Concepción (Chile)

MNNC: Museo Nacional de Historia Natural, Santiago (Chile)

MZUC-UCCC Museo de Zoología de la Universidad de Concepción, Concepción (Chile)

USNM: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC (EE.UU.)

ZSM: Zoologische Staatssammlung München, Múnich (Alemania)

Los ejemplares fueron fotografiados externamente con una cámara compacta Sony Cybershot DSC-HX300. Las preparaciones de alas y genitales se realizaron siguiendo los procedimientos descritos por Parra (1991). La terminología empleada para describir las genitales y las características externas siguieron a Klots (1970) y Scoble (1995), respectivamente. Las preparaciones montadas fueron fotografiadas con un microscopio estereoscópico trinocular Motic SMZ-171-TL equipado con una cámara digital Moticam Motic2500 de 5 MP.

La información sobre los periodos de vuelo y la distribución geográfica de las especies fue obtenida a partir de las etiquetas examinadas y de la literatura especializada. Esta información fue complementada con registros de la plataforma de ciencia ciudadana iNaturalist (<https://www.inaturalist.org>), identificados por el autor como parte del proyecto “Polillas de Chile” (<https://inaturalist.mma.gob.cl/projects/polillas-de-chile>). Las especies fueron asignadas a las provincias biogeográficas definidas por Morrone (2015) para la Región Andina.

Los diagnósticos morfológicos de la tribu y de los géneros se realizaron mediante una revisión detallada de la morfología externa y de las genitales, enfocándose en los clados identificados en la filogenia molecular, con el objetivo de reconocer caracteres congruentes que permitieran distinguir de manera fiable cada taxón. Debido al acceso limitado a material, no fue posible examinar

morfológicamente todas las especies de *Spargania*, sin embargo, el análisis incluyó a su especie tipo, *Spargania magnoliata* Guenée, 1858 y a *Spargania luctuata* (Denis & Schiffermüller, 1775).

Resultados

Sistemática y cronología de Ennadini

La cobertura de muestreo varió notablemente entre las regiones génicas, desde un 100% en la región mitocondrial (COI) hasta el 21,1% en Ca-ATPasa. La matriz de datos final presentó un 54,53% de datos faltantes. No se detectó evidencia de saturación en ninguna de las particiones analizadas, siendo las transiciones consistentemente más frecuentes que las transversiones, y ambos tipos de sustituciones mostraron una relación lineal con la divergencia genética (Anexo 2). La matriz final incluyó 3114 sitios variables, 601 singleton, 4925 sitios conservativos y 2495 parsimoniosamente informativos. La frecuencia promedio de los nucleótidos fue de A= 0,273; C= 0,230; G= 0,217; y T= 0,280, siendo A y T las bases más representadas, un patrón común en otros estudios moleculares de insectos (Lin & Danforth 2004).

La topología obtenida a partir del análisis bayesiano (Figura 1) recuperó a Ennadini como un grupo monofilético con alto soporte (PP = 0,99). Este clado incluye todas las especies previamente asignadas a la tribu por Brehm *et al.*

(2019), así como varios taxones que aquí se confirman o incorporan por primera vez como afines a la tribu.

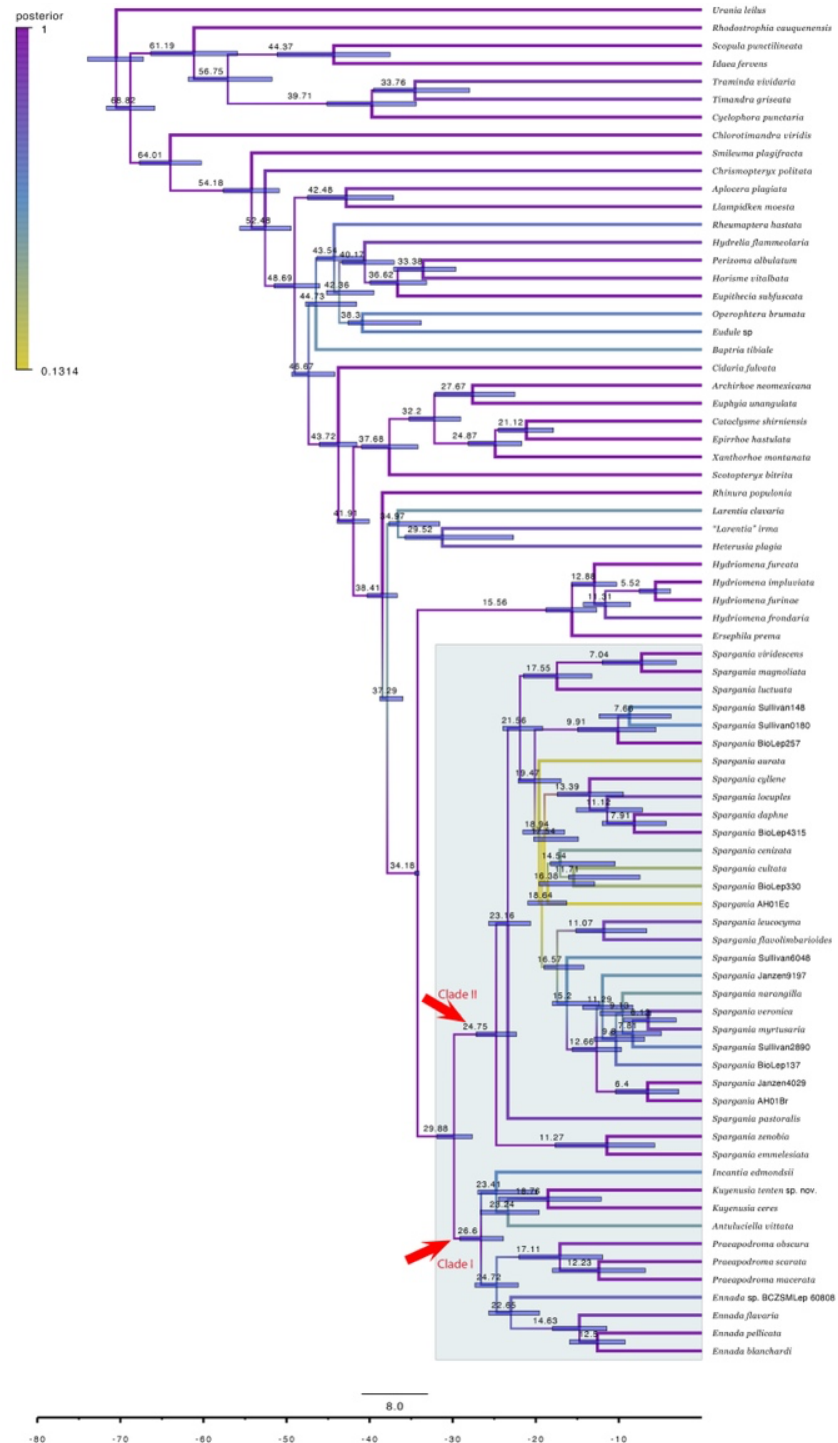


Figura 1.- Árbol filogenético calibrado de la tribu Ennadini obtenido mediante inferencia bayesiana. Las ramas están coloreadas de acuerdo con los valores de probabilidad posterior. En cada nodo se indican los valores medios de los intervalos de densidad posterior más alta al 95% (HPD 95%) expresados en millones de años (Ma). El clado correspondiente a Ennadini se muestra resaltado en una caja gris, y los dos linajes principales (Clados I y II) se indican con flechas rojas.

El nodo que conecta a Ennadini con la tribu Hydriomenini fue recuperado con fuerte soporte (PP= 0,99), en concordancia con estudios previos (Brehm *et al.* 2019; Ghanavi *et al.* 2025).

Dentro de Ennadini, se reconocen dos grandes linajes con respaldo robusto. El Clado I (PP= 0,99) agrupa principalmente a taxones de Sudamérica austral, incluyendo a *Ennada*, *Praeapodroma*, y especies *incertae sedis* de *Nebula*, *Hagnagora* y *Larentia*. El género tipo de la tribu, *Ennada*, fue recuperado como monofilético (PP= 0,89) y morfológicamente consistente en sus tres especies (Parra & Alvear 2009), siendo *E. flavaria* la especie de divergencia más temprana del género. Como taxón hermano de *Ennada* aparece un taxón tropical de identidad incierta, pero con morfología externa afín al grupo y soporte moderado ("*Ennada* sp BCZSMLep 60808 " + *Ennada*, PP= 0,72). El estatus de este taxón y su asociación con *Ennada* (*sensu stricto*) requiere mayor investigación.

El grupo hermano de este linaje afín a *Ennada* está representado por *Praeapodroma*, con soporte moderado (*Ennada s.l.* + *Praeapodroma*; PP= 0,62). El género *Praeapodroma*, hasta ahora monoespecífico (*P. obscura*), fue recuperado como un linaje fuertemente soportado (PP= 0,92). Este clado incluye además a las especies diurnas *P. scarata* y *P. macerata*, aquí transferidas a *Praeapodroma* sobre la base de la congruencia morfológica externa y genital.

El grupo hermano del linaje “*Ennada s.l.* + *Praeapodroma*” comprende *Incantia edmondsii*, *Antuluciella vittata*, *Kuyenusia ceres* y *Kuyenusia tenten* **sp. nov.**, todas del sur de Sudamérica y previamente consideradas como *incertae sedis*. Los valores de soporte interno para este clado variaron de moderados a bajos (PP= 0,56 y PP= 0,47), excepto para el nodo que une *K. ceres* y *K. tenten* **sp. nov.**, que fue completamente respaldado (PP= 1). La ubicación sistemática y la taxonomía de estos taxones han sido históricamente problemáticas, y la evidencia morfológica no respalda su inclusión dentro de un solo género. Como resultado, se proponen tres nuevos géneros, dos de los cuales son monotípicos.

El Clado II (PP= 0,99) corresponde a una amplia radiación de especies tropicales y norteamericanas asignadas a *Spargania*, así como una especie del sur de Sudamérica previamente ubicada en *Perizoma*, que aquí se transfiere provisionalmente a *Spargania* en espera de una revisión morfológica exhaustiva de este diverso género.

En términos cronológicos, el ancestro común más reciente (MRCA) de Ennadini se originó aproximadamente hace 29,8 Ma (27,6 - 31,5 Ma, HPD 95%), durante el Oligoceno. La diversificación interna de los linajes templados ocurrió principalmente entre 26 y 12 Ma (Oligoceno tardío - Mioceno medio) mientras que la diversificación de los linajes principalmente tropicales tuvo lugar entre 21 y 6 Ma (Mioceno), coincidiendo con importantes eventos paleoclimáticos y orogénicos en Sudamérica.

Taxonomía

Con el objetivo de asegurar un reconocimiento taxonómico adecuado de la tribu y de los géneros que la integran, se proponen aquí nuevos arreglos taxonómicos (Tabla 2) que reflejan los resultados de la reconstrucción filogenética. Estas decisiones se fundamentan en la topología, los valores de soporte de los nodos y la presencia de caracteres morfológicos consistentes que respaldan la delimitación de los clados.

Tabla 2.- Resumen de los cambios taxonómicos propuestos en este estudio. La mayoría de las especies asignadas a *Spargania* en el análisis corresponden a OTUs sin identidad específica definida y no fueron incluidas en el examen

morfológico, por lo que será necesario evaluarlas en futuros estudios. Los cambios se presentan en orden alfabético.

Explicación	Cambio taxonómico
<i>Antuluciella</i> es erigido en este estudio para incluir a la especie <i>incertae sedis</i> “ <i>Hagnagora</i> ” <i>vittata</i> (Philippi, 1859)	gen. nov.; comb. nov.
<i>Fidonia incandescens</i> Thierry-Mieg, 1892 es transferido desde la sinonimia de <i>Fidonia scarata</i> Butler, 1882 a la sinonimia de <i>Fidonia edmondsii</i> Butler, 1882.	syn. nov.
<i>Fidonia scarata</i> Felder & Rogenhofer, 1875 es transferido desde <i>Larentia</i> al género <i>Praeapodroma</i> Guenée	comb. nov.
<i>Heterusia mesenata</i> Felder & Rogenhofer, 1875 es considerado un sinónimo junior de <i>Euclidia vittata</i> Philippi, 1859	syn. nov.
<i>Heterusia macerata</i> Felder & Rogenhofer, 1875 es transferida desde <i>Larentia</i> al género <i>Praeapodroma</i>	comb. nov.
<i>Incantia</i> es erigido en este estudio para incluir a la especie <i>incertae sedis</i> “ <i>Larentia</i> ” <i>edmondsii</i> (Butler, 1882)	gen. nov.; comb. nov.
<i>Kuyenusia</i> es erigido en este estudio para incluir a la especie <i>incertae sedis</i> “ <i>Nebula</i> ” <i>ceres</i> Butler, 1882 y a un nuevo taxón	gen. nov.; comb. nov.
<i>Kuyenusia tenten</i> es descrita como especie hermana de <i>K. ceres</i> (Butler, 1882)	sp. nov.
<i>Praeapodroma</i> Heimlich es transferida a la tribu Ennadini	Nuevo estatus tribal

Ypsipetes pastoralis Butler, 1882 es retransferido **comb. rev.; Nuevo**
desde *Perizoma* (Perizomini) al género *Spargania* **estatus tribal**
Guenée (Ennadini)

Superfamilia Geometroidea Leach, 1815

Familia Geometridae Leach, 1815

Subfamilia Larentiinae Duponchel, 1845

Tribu Ennadini Brehm, Murillo-Ramos & Öunap, 2019

Diagnosis: Ennadini comparte varios rasgos anatómicos con otras tribus del complejo Larentiini, como la presencia de especies con hábito de vuelo crepuscular, diurno o catemeral, con posición de reposo tanto veliforme como planiforme, y la presencia de alas triangulares anchas (Figura 2) como en Larentiini, Heterusini, Hydriomenini, Stamnodini y Erateinini. Sin embargo, R4 termina en la costa y no en el ápice como en Larentiini, la presencia de dos celdas accesorias y la presencia de R₁ en las alas anteriores permite separarla de Heterusiini. La ausencia de condición connada entre M₃ y CuA₁ de las alas anteriores permite separarla de Hydriomenini y Stamnodini y la ausencia de una extensión a modo de cola en las alas posteriores la distingue de Erateinini. Los caracteres morfológicos diagnósticos incluyen: 1) la vena Rs presenta un pedúnculo largo con M₁ (Figura 3), 2) el saccus y vinculum se encuentran

fuertemente ensanchados, generalmente con el margen posterior del saccus dilatado, 3) la placa de la juxta se encuentra fuertemente fusionada al sacculus, 4) la transtilla presenta un proceso setoso apical esclerosado (Figura 4); 5) el corpus bursae tiende a presentar torción o esclerosamiento en su extremo posterior, y 6) un signum espinoso, cuando está presente (Figura 5).

Estados inmaduros: La asociación con plantas de las familias Onagraceae y Myrtaceae parece ser la condición más común dentro de Ennadini. La larva de *Spargania magnoliata* Guenée ha sido registrada alimentándose de *Geranium* sp. y *Pelargonium* sp. (Geraniaceae), así como de *Oenothera biennis* y *Epilobium angustifolium* (Onagraceae). En tanto, la larva de *Spargania luctuata* se ha observado alimentándose de *E. angustifolium* (Onagraceae) y *Galium* sp. (Rubiaceae) (Robinson *et al.* 2023). Entre los taxones sudamericanos, *Antuluciella vittata* (Philippi) **comb. nov.** se ha documentado alimentándose de *Fuchsia magellanica* (Onagraceae) y fue criado con éxito durante este estudio en *Luma apiculata* (Myrtaceae) y *Nothofagus obliqua* (Nothofagaceae). La larva de *Ennada flavaria* se alimenta de *Myrceugenia obtusa* (Myrtaceae), mientras que *E. pellicata* utiliza *Aextoxicon punctatum* (Aextoxicaceae) como planta huésped. Datos adicionales de cría de colecciones entomológicas proporcionan nuevos registros de huéspedes: larvas de *Kuyenusia ceres* (Butler) **comb. nov.** y *S. pastoralis* (Butler) **comb. nov.** también se han criado en *F. magellanica*. Las plantas hospederas de los géneros restantes de Ennadini siguen siendo desconocidas. Sin embargo, las observaciones de campo realizadas en este

estudio sugieren a *Lomatia hirsuta* (Proteaceae) y *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae) como potenciales hospedadores larvarios de *Praeapodroma scarata* (Felder & Rogenhofer) **comb. nov.**, basándose en la gran cantidad de adultos observados volando y descansando sobre estas plantas en sectores precordilleranos de los Andes.

Riqueza de especies y distribución: Seis géneros, 73 especies. La tribu es un linaje mayoritariamente Neotropical, con solo 5 especies registradas en la Región Neártica, una especie Holártica y 11 especies Andinas. Destaca la mayor concentración de géneros en la Región Andina (Cono Sur de Sudamérica), donde se encuentran todos los géneros, tres de los cuales son monoespecíficos. Esta alta concentración de endemismos en el sur del continente puede estar relacionada con el aislamiento geográfico progresivo que el Cono Sur ha experimentado desde el Oligoceno, como la orogénesis de los Andes y el inicio del establecimiento de la diagonal árida, lo que habría favorecido la diversificación local y la retención de linajes antiguos.

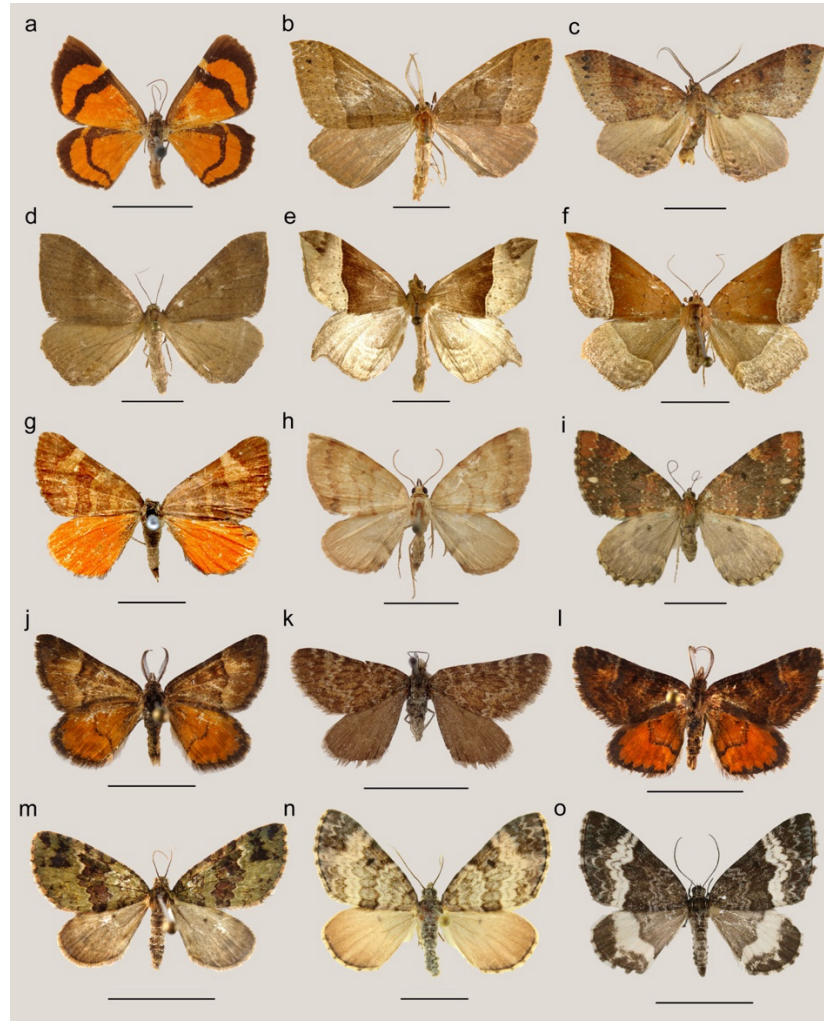


Figura 2.- Habitus dorsal de polillas Ennadini: (a) macho de *Antuluciella vittata* (Philippi, 1859) **comb. nov.**; (b) macho de *Ennada blanchardi* Parra & Alvear, 2009; (c) macho de *E. flavaria* Blanchard, 1852; (d) hembra de *E. flavaria* Blanchard, 1852; (e) macho de *E. pellicata* (Felder & Rogenhofer, 1875); (f) hembra de *E. pellicata* (Felder & Rogenhofer, 1875); (g) macho de *Incantia edmondsii* (Butler, 1882) **comb. nov.**; (h) macho de *Kuyenusia ceres* (Butler, 1882) **comb. nov.**; (i) macho de *K. tenten* Ramos-González & Parra **sp. nov.**

(fotografía cortesía de A. Hausmann); (j) macho de *Praeapodroma macerata* (Felder & Rogenhofer, 1875) **comb. nov.**; (k) hembra de *P. obscura* Heimlich, 1958; (l) macho de *P. scarata* (Felder & Rogenhofer, 1875) **comb. nov.** (m) macho de *S. pastoralis* (Butler, 1882) **comb. rev.**; (n) macho de *S. magnoliata* Guenée, 1858; (o) hembra de *Spargania luctuata* (Denis & Schiffermüller, 1775). Barras de escala = 10 mm.

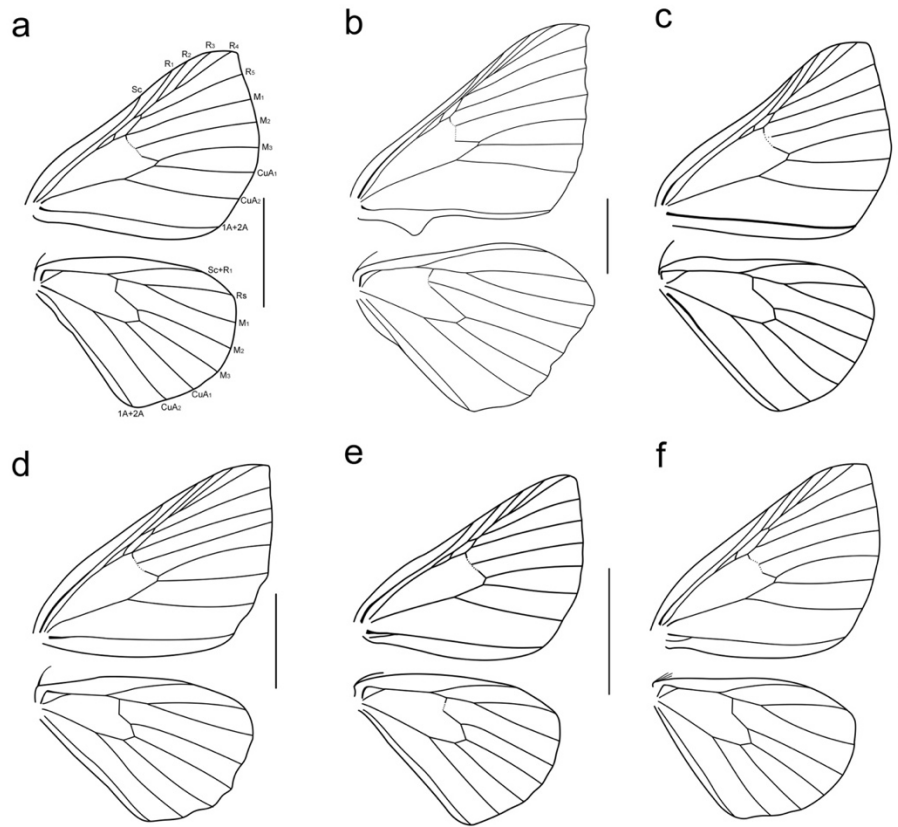


Figura 3.- Venación alar en los géneros de Ennadini: (a) *Antuluciella* **gen. nov.**; (b) *Ennada* Blanchard; (c) *Incantia* **gen. nov.**; (d) *Kuyenusia* **gen. nov.**; (e) *Praeapodroma* Heimlich; (f) *Spargania* Guenée. Barras de escala = 5 mm.

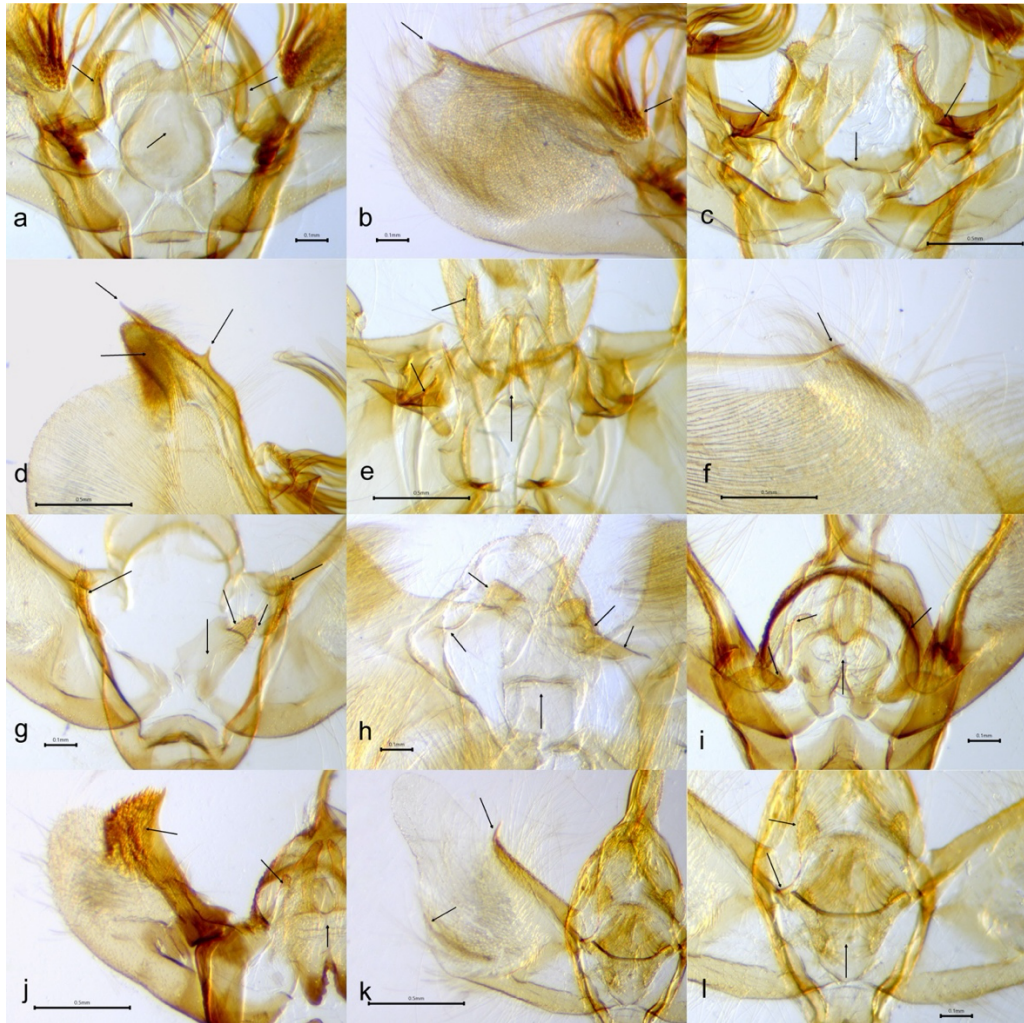


Figura 4.- Variabilidad de estructuras anatómicas en la genitalia del macho en Ennadini: (a) detalle de los procesos de la juxta y transtilla en *Antuluciella* **gen. nov.**; (b) valva y espina apical en *Antuluciella* **gen. nov.**; (c) procesos de la juxta y transtilla en *Ennada flavaria*; (d) detalle del lóbulo y espinas de la valva en *E. flavaria*; (e) procesos de la juxta y transtilla en *E. pellicata*; (f) espina subapical de la valva en *E. pellicata*; (g) juxta (dividida) con proceso esclerotizado en *Incantia* **gen. nov.**; (h) procesos de la juxta y transtilla en *Kuyenusia* **gen. nov.**;

(i) procesos de la juxta y transtilla en *Praeapodroma macerata* (Felder & Rogenhofer) **comb. nov.**; (j) proceso denticulado subapical de la valva en *P. scarata* (Felder & Rogenhofer) **comb. nov.**; (k) valva, espina subapical y sacculus en *Spargania pastoralis* (Butler) **comb. rev.**; (l) procesos de la juxta y transtilla en *S. pastoralis* (Butler) **comb. rev.** Las flechas negras indican estructuras de diagnóstico mencionadas en el texto.

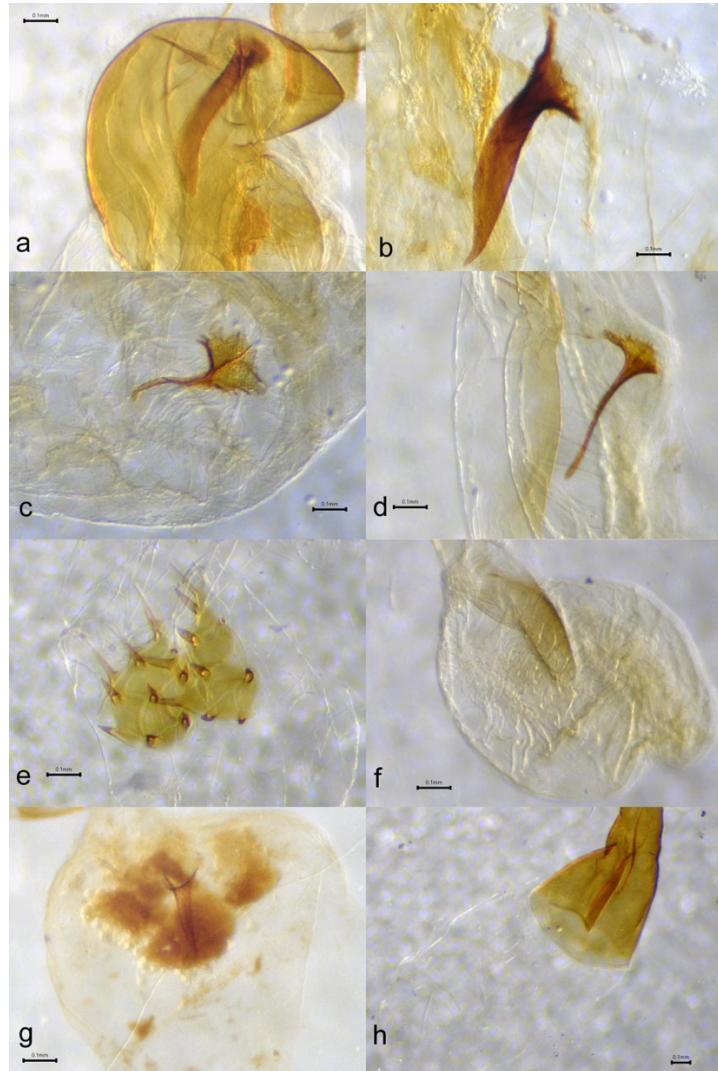


Figura 5.- Variabilidad de estructuras anatómicas en la genitalia de la hembra en Ennadini: (a) signum y torción del corpus bursae de *Antuluciella* **gen. nov.**; (b) signum de *Ennada flavaria*; (c) signum de *Ennada pellicata*; (d) signum de *Incantia* **gen. nov.**; (e) signum en *Kuyenusia* **gen. nov.**; (f) signum en *Praeapodroma macerata* (Felder & Rogenhofer) **comb. nov.**; (g) signum en *P. obscura*; (h) esclerosamiento posterior del corpus bursae de *Spargania pastoralis* (Butler) **comb. rev.**

***Antuluciella* gen. nov.**

Especie tipo: *Euclidia vittata* Philippi, 1859

Diagnosis: *Antuluciella* recuerda externamente a *Praeapodroma*, *Incantia* y *Ennada* en coloración general y forma de las alas; sin embargo, se distingue por la presencia de antenas filiformes en ambos sexos. *Antuluciella* y *Spargania* comparten la presencia de antenas filiformes en ambos sexos, pero *Antuluciella* difiere en la forma de las alas. En genitalia, *Spargania* y *Antuluciella* comparten la espina apical en las valvas, pero es posible distinguir a *Antuluciella* por la ausencia de procesos en el sacculus, la forma de la juxta y la presencia de pinceles de androconia. La espina apical de las valvas, los pinceles de androconia y la forma del signum son rasgos compartidos con *Ennada*, no obstante, es posible distinguir a *Antuluciella* por la forma de la juxta, la ausencia de fusión entre juxta y transtilla, y la presencia de corpus bursae ligeramente torcido y esclerosado en su mitad proximal. Se diferencia de otros géneros de Ennadini por las siguientes características de la genitalia: juxta fungiforme, transtilla proyectada en procesos falciformes, corpus bursae ligeramente torcido y esclerosado en su mitad proximal.

Descripción: Adultos (Figura 2a). Antenas filiformes en ambos sexos. Tórax y abdomen negruzco con escamas pardo-anaranjadas. Alas anteriores con escamas anaranjadas salpicadas de marrón, atravesadas por bandas medial y terminal negras y onduladas, costa con escamas pardo-grisáceas sobre la mitad

proximal, blanquecino amarillento en el sector entre las bandas medial y terminal hasta la altura de R_2 ; termen redondeado y levemente abultado entre M_1 y CuA_1 . Venación alar (Figura 3a): Dos celdas accesorias; Sc libre, R_1 libre surge desde la segunda celda accesorial, R_3 y R_4 pedunculadas, R_2 y R_{3+4} pedunculadas, R_5 libre surge desde la segunda celda accesorial, termina en el termen; M_2 equidistante de M_1 y M_3 , M_3 ligeramente arqueada; CuA_1 se origina $1/15$ antes del final de la celda, CuA_2 surge $1/3$ antes del final de la celda. Alas posteriores anaranjadas salpicadas de marrón y atravesadas por bandas medial y terminal negras. $Sc+R_1$ anastomosada con el tronco radial por $3/4$ de la celda discal, Rs y M_1 pedunculadas, M_2 nace más cerca de M_3 que de M_1 , M_3 equidistante entre M_2 y CuA_1 , CuA_1 surge $1/8$ antes del fin de la celda, CuA_2 surge $1/3$ antes del fin de la celda. Genitalia del macho (Figura 6a) con uncus en forma de gancho; gnathos no desarrollado; valvas escarpiformes, costa con pinceles de androconia en el tercio proximal y una pequeña espina apical, sacculus esclerosado; juxta fungiforme; transtilla proyectada como un proceso falciforme; saccus subcuadrado con margen posterior subtriangular. Genitalia de la hembra (Figura 6b) con corpus bursae membranoso, subpiriforme, ligeramente torcido y esclerosado en su mitad proximal; signum lanceolado.

Distribución: *Antuluciella* se distribuye en sectores boscosos de las Provincias biogeográficas Coquimbana, Santiaguina (Subregión Chilena Central), Maule y Bosque Valdiviano (Subregión Subantártica) de la Región Andina, en Chile y Argentina.

Etimología: El nombre del género deriva de *Antü* (latinizado del mapudungun, sol), luci- (del latín *lux*: luz) y el diminutivo femenino *-ella*. En referencia a su coloración y a su frecuente presencia en claros de sol en medio del bosque; su género es femenino.

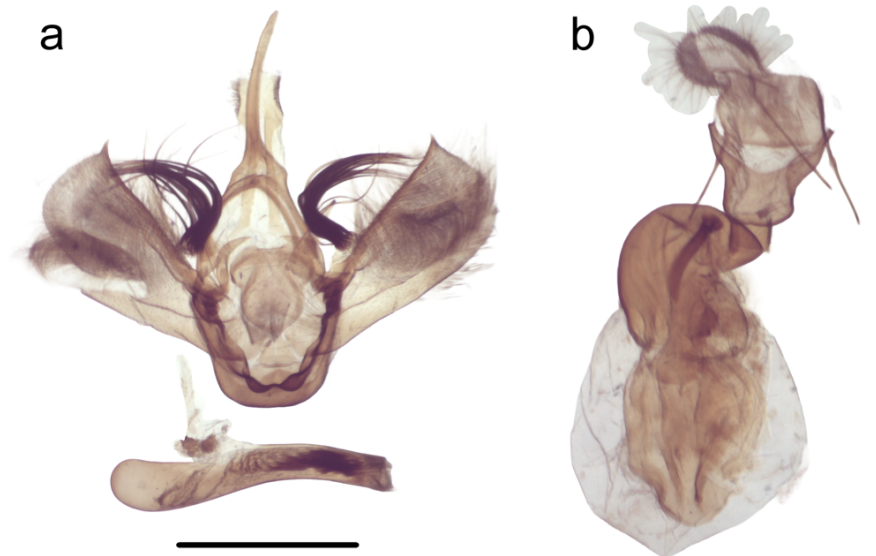


Figura 6.- Armaduras genitales de *Antuluciella* **gen. nov.**, *A. vittata* (Philippi) **comb. nov.** (a) genitalia de macho en vista ventral con aedeago removido en vista lateral; (b) genitalia de la hembra en vista ventral. Barras de escala = 1 mm.

***Antuluciella vittata* (Philippi, 1859) comb. nov.**

Euclidia vittata Philippi, 1859: 1113.

Scordylia vittata (Philippi). Butler 1882: 411; Bartlett-Calvert 1886: 339; Butler 1893: 461; Angulo & Casanueva 1981: 31 (*Scordylla* [sic]).

Hagnagora vittata (Philippi). Scoble 1999: 420; King & Parra 2011: 7; Brehm 2015: 154; Brehm *et al.* 2019 (*incertae sedis*, en filogenia).

Heterusia mesenata Felder & Rogenhofer, 1875: pl. 130, fig. 26; Bartlett-Calvert 1886: 339. **syn. nov.**

Hoplosauris mesenata (Felder & Rogenhofer). Angulo & Casanueva 1981: 31.

Hagnagora mesenata (Felder & Rogenhofer). Scoble 1999: 420; Brehm 2015: 154; Brehm *et al.* 2019: 467.

Material tipo: *Euclidia vittata*. Holotipo. Chile, Valdivia (Aparentemente perdido según el MNNC). *Heterusia mesenata*. Lectotipo (Fig 12a, aquí designado). Hembra, Chile, etiquetas “Novara CXXX *Heterusia mesenata* Chile”, “TYPE”, “BMNH(E) 1378770” (NHMUK), y “Genitalia slide Geom.1951-273” (examinado)

Material examinado: **CHILE:** **Prov. Choapa:** 1 hembra, Los Vilos, Quebrada de Quereo, 08-X-2020, leg. B. Salinas (MZUC-UCCC). **Prov. Cordillera:** 1 macho y 1 hembra, San José de Maipo, El Manzano, 28-X-1951, leg. L.E. Peña (MZUC-UCCC); 1 macho y 2 hembras, San José de Maipo, El Canelo, 04-XI-1949, leg. n.n. (MZUC-UCCC); 1 macho, San José de Maipo, El Canelo, 20-X-1949, leg. n.n. (MZUC-UCCC); 1 hembra, San José de Maipo, El

Canelo, IX-1951, leg. L.E. Peña (MZUC-UCCC); 2 machos, San José de Maipo, El Canelo, 29-IX-1935, leg. E. Ureta (MNNC). **Prov. Melipilla:** 1 macho y 1 hembra, Alhué, 18-IX-1947, leg. Barros (MZUC-UCCC); 1 hembra, Alhué, 17-IX-1947, leg. Barros (MZUC-UCCC). **Prov. Diguillín:** 1 macho y 1 hembra, Pinto, Atacalco, 28-XI-1951, leg. L.E. Peña (MZUC-UCCC); 1 macho, Las Trancas, 26-XII-2004, leg. G. Moreno (MZUC-UCCC). **Prov. Concepción:** 1 macho, Concepción, 06-X-1955, leg. J. Artigas (MZUC-UCCC); 1 macho, 16-XII-1958, leg. J. Artigas (MZUC-UCCC); 1 hembra, Concepción, 25/30-IX-2001, leg. J. Artigas (MZUC-UCCC); 1 macho, Concepción, 16-XI-1958, leg. J. Artigas (MZUC-UCCC); 1 macho, Concepción, 23-X-1962, leg. Trampas (MZUC-UCCC); 1 hembra, Concepción, Fundo El Guindo, 24-IX-2008, leg. Hernández (MZUC-UCCC); 1 macho, Concepción, Fundo El Guindo, 05-X-2008, leg. Hernández (MZUC-UCCC); 1 hembra, Concepción, Fundo El Guindo, 17-XI-2014, leg. M. Ramos y C. Rose (MZUC-UCCC); 2 machos y 1 hembra, Concepción, Fundo El Guindo, 21-X-2022, leg. M. Ramos y C. Rose (MZUC-UCCC); 1 macho, 15-XII-2022, leg. M. Ramos (MZUC-UCCC); 1 macho, Concepción, Cerro Caracol (P. Valdivia), 27-X-2022, etiqueta “criado con *F. magellanica*, *L. apiculata* y *N. obliqua*” etiqueta “Agni, huevo 06-XI-2021, larva emergida 13-XI-2021, pupa 13-XII-2021, pupa emergida 27-X-2022” leg. M. Ramos (MZUC-UCCC); 1 macho y 1 hembra, Concepción, Cerro Caracol (P. Valdivia), 06-XI-2021, leg. J. Cancino (MZUC-UCCC); 1 hembra, Talcahuano, Parque Tumbes, 06-I-2024, leg. M. Ramos y C. Rose (MZUC-UCCC); 1 hembra, Hualpén, 30-XI-1998 leg. P. Bocaz

(MZUC-UCCC). **Prov. Arauco:** 2 hembras, Cañete, Butamalal, 12-III-1966, leg. T. Cekalovic (MZUC-UCCC). **Prov. Biobío:** 1 macho, Tucapel, 11-X-2021, leg. F. Susana (MZUC-UCCC). **Prov. Cautín:** 2 machos, Pucón, Termas de Río Blanco II-1951, leg. n.n. (MZUC-UCCC). **Prov. Osorno:** 1 macho, Puyehue, Aguas Calientes, 21-XI-1999, leg. M. Beeche (MZUC-UCCC). **Prov. Llanquihue:** 1 hembra, Maullín, 20-X-1949, leg. Barros (MZUC-UCCC); 1 hembra, Maullín, 17-X-1941, leg. Barros (MZUC-UCCC).

Citas bibliográficas: **CHILE:** **Prov. Valparaíso:** Valparaíso (VIII-IX) (Butler, 1882). **ARGENTINA:** **Prov. Neuquén** (Chalup 2020)

Registros adicionales: **CHILE:** **Prov. Choapa:** Los Vilos, Quebrada de Quereo, -31.9299, -71.5098, 05-IX-2021, observado por Diego Almendras y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/186754986>. **Prov. Valparaíso:** Zapallar, -32.5547, -71.4681, 15-VIII-2016, observado por Cristóbal Costoya y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/229027654>; Viña del Mar, -33.0355, -71.5488, 01-IX-2024, observado por Franco Allende y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/239319265>; Valparaíso, Las Docas, -33.1518, -71.6990, 25-IX-2023, observado por “jorgemu” y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/184936085>; **Prov. San Antonio:** 2 registros de El Quisco, El Totoral, -33.4132, -71.6434, 06-X-2022/ 22-IX-2023, observados por Eric Rojas y subidos a iNaturalist en:

<https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/137814518> y
<https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/184454961>; 2 registros de El Tabo, Quebrada de Córdova, -33.4421, -71.6606, 05-IX-2021/ 16-IX-2021, observados por Ernesto Guzmán y subidos a iNaturalist en:
<https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/122315217> y
<https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/93763260>; El Tabo, Quebrada de Córdova, -33.4426, -71.6673, 12-IX-2024, observado por Isadora y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/241270547>; El Tabo, -33.4536, -71.6686, 27-IX-2021, observado por Isadora y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/245073558>; El Tabo, -33.4453, -71.6486, 13-X-2024, observado por Rachel Jamett Román y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/247246505>; Cartagena, Quebrada El Tranque, -33.5462, -71.5934, observado por Miguel Patiño y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/98427048>; Santo Domingo, Parque Tricao (Quebrada Chincol), -33.7312, -71.6352, 29-IX-2022, observado por Josefina Rodríguez y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/142456250>. **Prov. Santiago:** Las Condes, Quebrada San Ramón, -33.4342, -70.5034, 09-X-2020, observado por Orlando Montes y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/62212416>; Las Condes, Quebrada San Ramón, -33.4366, -70.4943, 05-X-2020, observado por Camilo Pavez y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/245929926>;

Las Condes, Quebrada San Ramón, -33.4362, -70.5007, 27-IX-2024, observado por John Horsfall y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/245943064>. **Prov. Cardenal Caro:**

Litueche, Topocalma, -34.1947, -71.8650, X-2023, observado por Denisse del Campo y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/187616369>. **Prov. Talca:** San Clemente, P.N. Altos de Lircay, -35.5932, -71.0073, 01-XI-2022, observado por “Vale Guzmán Salazar” y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/141487163>. **Prov. Punilla:** San Fabián de Alicó, El Caracol, -36.6572, -71.3846, 12-X-2019, observado por Alexandra Castaneda y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/34279281>. **Prov. Diguillín:** Pinto, Los Lleuques (Las Turbinas), -36.8717, -71.6528, 23-X-2022, observado por Romy Weinborn y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/139786563>. **Prov. Itata:** Coelemu, Estero Guarilhue, -36.5672, -72.6892, 07-X-2021, observado por Claudio Maureira y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/101849671>. **Prov. Concepción:** Penco, -36.7547, -72.9542, 16-XII-2019, observado por Orlando Montes y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/36776128>; Penco, -36.7453, -72.982, 04-XI-2019, observado por Orlando Montes y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/174148108>;

Concepción, -36.7968, -73.0195, 02-XI-2022, observado por Antonio Maureira y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/142706006>;

Hualpén, Caleta Chome, -36.7704, -73.2068, 13-IX-2022, observado por Antonio Maureira y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/141032830>;

Coronel, Lomas Coloradas, -36.9096, -73.1270, 21-X-2023, observado por Carolina Sobarzo y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/190026168>;

Chiguayante, -36.9385, -73.0054, 23-XI-2018, observado por Claudio Maureira y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/26132981>;

Chiguayante, -36.9248, -72.9796, 07-X-2020, observado por Claudio Maureira y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/62466121>;

Chiguayante, -36.9359, -73.0002, 07-X-2020, observado por Claudio Maureira y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/62466170>.

Prov. Biobío: Tucapel, Polcura, -37.2862, -71.7268, 07-XI-2022, observado por Flor Susana y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/142183354>;

Tucapel, -37.3016, -71.9526, 11-X-2021, observado por Flor Susana y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/97994449>.

Prov. Malleco: Angol, Santa Elena, 23-IX-2020, observado por Mario Ramos y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/61204466>;

Curacautín, Laguna Blanca, -38.3696, -71.6565, 06-XII-2023, observado por “romipendola” y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/193266940>.

Prov.

Cautín: Vilcún, -38.6319, -72.2107, 08-XII-2020, observado por “nitsuga74” y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/66292278>;

Temuco, -38.7520, -72.6629, 19-X-2021, observado por Benjamín Silva y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/109338512>;

Temuco, Parque Bosque Vivo CMPC Pumalal, -38.6472, -72.5596, 13-X-2024, observado por “nitsuga74” y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/247160864>;

Pucón, -39.2988, -71.8888, 02-X-2022, observado por Claudia Ríos y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/137305842>;

2 registros de Villarrica, Ñancul, -39.2799, -72.3214, 13-XII-2023/ 16-IX-2024, observados por Aart Broekema y subidos a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/194240309> y <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/242196014>;

Pucón, Pichare, -39.2538, -71.7383, 27-XII-2023, observado por Rajan Rao y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/195220415>;

Villarrica, Correntoso, -39.3396, -72.0924, 31-X-2023, observado por Michael Weymann y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/189700057>;

Villarrica, Licanray, -39.4875, -72.1475, 30-X-2021, observado por Alexis Catalán y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/100029622>. **Prov.**

Valdivia: Panguipulli, Tracalpulli, -39.5836, -72.1907, 17-X-2020, observado por Yerko Lloncon y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/62851963>;

Valdivia, Humedal

Angachilla, -39.8562, -73.2318, 09-X-2022, observado por Gabriela Antonia y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/138320020>;

Valdivia, Isla Teja, -39.8070, -73.2529, 22-XI-2022, observado por “nightmare8” y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/143649636>;

Valdivia, Niebla, -39.8656, -73.3945, 29-X-2022, observado por Nodora Moyano y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/141423674>;

Los Lagos, R.N. Mocho-Choshuenco, -39.9385, -72.0964, 14-XI-2022, observado por René Fuentes y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/207980687>. **Prov. Osorno:** Osorno, Río Rahue, -40.5562, -73.1623, 28-IX-2022, observado por Ricardo Huenuanca y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/136878192>;

Puyehue, Lago Rupanco, -40.7657, -72.62819, 03-X-2023, observado por Daniel Stange y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/186069493>; Puyehue, Aguas Calientes, -40.7392, -72.3070, observado por Tristan Jobin y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/147108624>. **Prov. Llanquihue:** Purranque, Hueyusca, -40.9266, -73.5295, 19-XII-2023, observado por Fernanda Zamorano y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/194401175>; Frutillar, -41.0890, -73.0566, 27-XI-2024, observado por Paulina Hechenleither y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/253320036>; Puerto Varas, -41.3205, -72.9846, 28-XI-2024, observado por Ricardo Huenuanca y subido a

iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/253441838>; Puerto Varas, -41.3829, -73.0422, 30-IX-2024, observado por Gina Dnise y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/244965263>; Cochamó, La Junta, -41.4118, -72.1257, 25-XI-2022, observado por Rocío Elisa y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/144035937>; Puerto Montt, Parque Katalapi, -41.5216, -72.7535, 14-X-2018, observado por Carlos Zamora y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/34541922>. **Prov. Chiloé:** Ancud, Lechagua, -41.8802, -73.8789, 30-XI-2024, observado por Marisella Vargas y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/253649885>; Ancud, Estación Biológica Senda Darwin, -41.8815, -73.666, 05-XI-2020, observado por “ericlopresti” y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/52665305>; Ancud, Manao, -41.8893, -73.5189, 15-X-2020, observado por Leonardo Tempesta y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/62675001>; Castro, -42.4858, -73.7769, 08-IX-2024, observado por Verónica Díaz y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/240640971>; Chonchi, Quinched, -42.5780, -73.7598, 01-XI-2020, observado por Natalia Carrasco y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/64307734>. **Prov. Palena:** Hualaihué, Vodudahue, -42.4822, -72.3866, observado por Rodrigo Barahona y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/109722984>. **Prov. Aysén:** Puerto

Aysén, -45.4169, -72.6754, 22-X-2023, observado por Ernesto Guzmán y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/188593886>; Puerto Aysén, Río Simpson, -45.4532, -72.4225, 23-XII-2023, observado por Ernesto Guzmán y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/194823718>. **ARGENTINA: Prov. Neuquén:** Huiliches, Laguna Verde, -39.8374, -71.5238, 21-XII-2024, observado por Gra-moll y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/258755710>; Los Lagos, Lago Espejo Chico, -40.5947, -71.7169, 24-XII-2022, observado por Gra-moll y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/148697209>; Los Lagos, Lago Espejo Grande, -40.6716, -71.7356, 25-XII-2021, observado por Leonel Roget y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/104745053>; Los Lagos, Villa Angostura, -40.751, -71.6484, 05-I-2022, observado por Tilda Rosander y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/105394323>. **Prov. Río Negro:** Bariloche, Lago Gutiérrez, -41.1939, -71.4206, observado por Gustavo Fernando Durán y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/193921363>; Bariloche, Tambo de Báez, -41.14, -71.4762, 04-I-2025, observado por Ezequiel Racker y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/257411412>.

Diagnosis: Igual que para el género.

Redescripción: Adultos (Figura 1a). Cabeza con antenas pardo-oscuros, filiformes en ambos sexos; frente y vertex cubiertos por escamas aplanadas pardo-oscuros; palpi pardo-oscuros, porrectos. Tórax con patagia y tégulas con escamas anaranjadas abigarradas con escamas pardo-oscuros; patas blanco-grisáceas; fórmula tibial 0-2-4. Abdomen pardo-anaranjado. Alas anteriores subtriangulares, anaranjado brillante salpicado de escamas marrón hacia la base, termen ligeramente abultado entre M_1 y CuA_2 ; banda medial negruzca, oblicua, levemente sinuada, extendida desde la costa hasta el ángulo anal; banda terminal negruzca muy ensanchada hacia el ápice; costa con escamas pardo-grisáceas sobre la mitad proximal, blanco-amarillento en el sector entre las bandas medial y terminal hasta la altura de R_2 . Alas posteriores trapezoidales, anaranjado brillante salpicadas de escamas marrón hacia la base, termen redondeado; banda postmedial negruzca, ligeramente sinuada; banda terminal negruzca ensanchada subapicalmente, disminuye su grosor hacia el ángulo anal; costa con una franja negruzca, entrecortada a la altura de la banda postmedial en algunos ejemplares dejando ver el color de fondo, en otros la franja negruzca es continua. Genitalia del macho (Figura 6a): uncus en forma de gancho, ápice agudo; gnathos no desarrollado; valvas escarpiformes, costa ligeramente esclerosada, con espina apical y pincel de androconia hacia la base, setas alargadas y curvas, sacculus esclerosado; juxta fungiforme; transtilla proyectada como un proceso falciforme; saccus subcuadrado, fuertemente esclerosado, margen posterior subtriangular. Aedeagus tubular, ligeramente sinuoso; vesica

armada con un grupo de cornuti. Genitalia de la hembra (Figura 6b): corpus bursae membranoso y globoso en la mitad distal, mitad proximal fuertemente esclerosada y levemente torcida; signum lanceolado; ductus bursae corto 1/3 del largo del corpus bursae; *Antrum* corto, ancho y de forma infundibular; apófisis anteriores la mitad del largo de los apófisis posteriores.

Distribución: Igual que para el género.

Periodo de vuelo: Los adultos se han registrado entre agosto y marzo.

Biología: estados inmaduros, planta hospedera y ciclo de vida descrito en King & Parra (2011). A partir de la crianza de una postura de 40 huevos de esta especie aquí se reporta por primera vez que las orugas además de asociarse al follaje y frutos de “chilco” (*Fuchsia magellanica* Lam.; Onagraceae) también consumen el follaje de “arrayán” (*Luma apiculata* (DC.) Burret; Myrtaceae) y de “hualle” (*Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst; Nothofagaceae); sin embargo, la alimentación sobre este último hospedero se observó solo en ausencia de las otras plantas y con muy baja frecuencia. La eclosión larval ocurre a los 7 días (n= 40). El desarrollo de las larvas se extiende por 30 días (n= 32) tras lo cual ocurre la pupación, y un individuo criado emergió como adulto después de 318 días (n= 1). Los adultos durante el día visitan flores de plantas nativas como *Cryptocarya alba* (Molina) Looser, *Leptocarpha rivularis* DC., *Gaultheria mucronata* (L.F.) Hook & Arn y *F. magellanica*, además de flores de plantas exóticas como por

ejemplo *Myosotis* sp., *Prunus* sp., *Cardamine* sp., *Brassica rapa* L., *Anthriscus caucalis* M. Bieb., *Erigeron karvinskianus* DC. y *Rubus ulmifolius* Schott.

***Ennada* Blanchard, 1852**

Especie tipo: *Ennada flavaria* Blanchard, 1852

Diagnosis: *Ennada* se asemeja externamente a *Antuluciella* en la forma de las alas, sin embargo, se distingue por tamaño, coloración general y presencia de antenas bipectinadas en el macho. *Ennada*, *Incantia* y *Praeapodroma* comparten la presencia de antenas bipectinadas en el macho; sin embargo, difieren en la forma del termen, tamaño y hábito de vuelo. En cuanto a genitalia, los pinceles de androconia, la espina apical de la costa y la forma del signum son rasgos compartidos con *Antuluciella*, pero se reconoce por la forma de la juxta y la forma de los procesos de la transtilla. Se diferencia de otros géneros de Ennadini por las siguientes características de la genitalia: transtilla proyectada en un proceso alargado con ápice digitiforme, uncus de largo subigual a las valvas, valvas subovaladas con cucullus estriado, juxta escutiforme fuertemente conectada a la transtilla.

Redescripción: Adultos (Figuras 2b-f). Antenas bipectinadas en machos y filiformes en hembras. Tórax y abdomen pardo-claros. Alas anteriores subtriangulares, amplias, costa ligeramente arqueada hacia el ápice, termen redondeado; maculación pardo-oscura, franjas anchas y marcadas, mitad distal

del ala más clara; venación remarcada con puntos negruzcos. Venación alar (Figura 3b). Dos celdas accesorias; Sc libre, R₁ libre surge desde la segunda celda accesorio, R₃ y R₄ pedunculadas, R₂ y R₃₊₄ pedunculadas, R₅ pedunculada con R₂₊₃₊₄ en la base, cerca del final de la segunda celda accesorio, termina en el termen; M₁ nace desde la segunda celda accesorio, M₂ nace más cerca de M₁ que de M₃, M₃ fuertemente arqueada; CuA₁ se origina 1/15 antes del final de la celda, CuA₂ surge 1/3 antes del final de la celda; *E. flavaria* con un lóbulo en el margen anal. Alas posteriores pardo-cenicientas, con la mitad proximal más oscura. Sc+R₁ anastomosada con el tronco radial por $\frac{3}{4}$ de la celda discal, Rs y M₁ pedunculadas, M₂ nace más cerca de M₁ que de M₃, CuA₁ surge 1/8 antes del fin de la celda, CuA₂ surge 1/3 antes del fin de la celda; el macho de *E. pellicata* con una pequeña proyección en el ápice al final de M₁. Genitalia del macho (Figura 7) con uncus alargado, subigual al largo de las valvas; gnathos no desarrollado; valvas subovaladas con pincel de androconia en el tercio basal de la costa, cucullus dilatado, estriado, costa esclerosada (*E. flavaria* y *E. blanchardi*) o no esclerosado (*E. pellicata*), con un lóbulo densamente setoso apical y una espina apical y otra subapical (*E. flavaria*), una sola espina subapical (*E. pellicata*) o una gran espina apical (*E. blanchardi*); juxta escutiforme, fuertemente conectada a la transtilla; transtilla proyectada con un proceso digitiforme distal; saccus extendido anteriormente. Genitalia de la hembra (Figura 7) con corpus bursae membranoso, subpiriforme; signum lanceolado (*E. flavaria*)

o como una espina con extremo posterior denticulado (*E. pellicata* y *E. blanchardi*); antrum alargado, de forma infundibular.

Distribución: Se distribuye en sectores de las Provincias biogeográficas Coquimbana, Santiaguina (Subregión Chilena Central), Maule, Bosque Valdiviano y Bosque Magallánico (Subregión Subantártica) de la Región Andina, en Chile y Argentina.

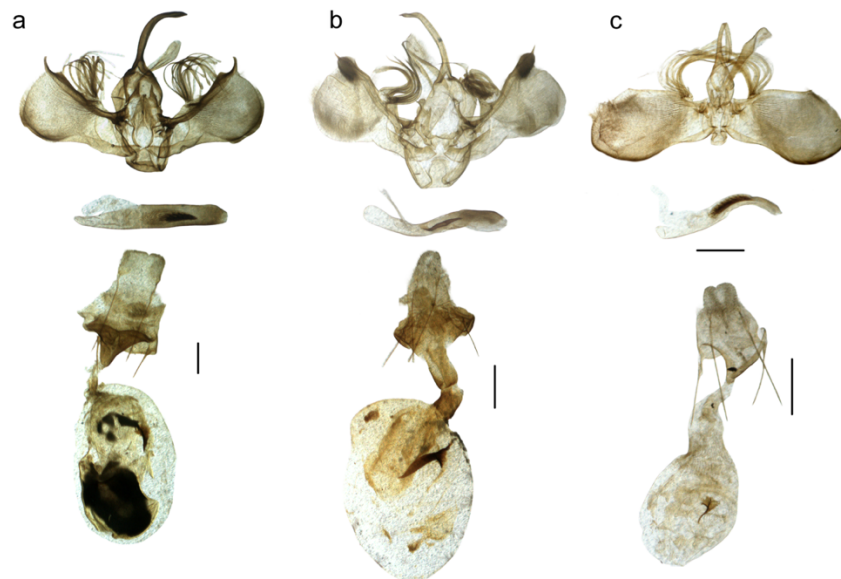


Figura 7.- Armaduras genitales de *Ennada* Blanchard (a) Superior: Genitalia de macho de *E. blanchardi* en vista ventral con aedeago removido en vista lateral. Inferior: Genitalia de la hembra en vista ventral; (b) Superior: Genitalia de macho de *E. flavaria* en vista ventral con aedeago removido en vista lateral. Inferior:

Genitalia de la hembra en vista ventral; (c) Superior: Genitalia de macho de *E. pellicata* en vista ventral con aedeago removido en vista lateral. Inferior: Genitalia de la hembra en vista ventral;. Barras de escala = 1 mm.

***Ennada blanchardi* Parra & Alvear, 2009**

Ennada blanchardi Parra & Alvear, 2009: 52

Material Tipo: *Ennada blanchardi*. Holotipo: macho, Chile, Valdivia, Isla Teja, 07-X-1986, leg. Jackson (MZUC-UCCC). Paratipos: 1 hembra, Hualpén, 28-IX-2001, leg. Parra (MZUC-UCCC); 1 macho, Isla Mocha, 17-XI-1955, leg. n.n. (MZUC-UCCC); 1 hembra, Valdivia, 22-X-1981, leg. Jackson (MZUC-UCCC) (examinados).

Material examinado: CHILE: Prov. Concepción: 1 hembra, Parque Botánico Hualpén, 07-X-1998, leg. P. Bocaz (MZUC-UCCC); 1 macho y 2 hembras, Parque Botánico Hualpén, 16-IX-2008, leg. Hernández y Zamora (MZUC-UCCC); 1 macho y 2 hembras, Concepción, Universidad de Concepción, 24-IX-2008, leg. L.E. Parra (MZUC-UCCC); 1 hembra, Concepción, Fundo El Guindo, 03-X-2008, leg. Hernández y Zamora (MZUC-UCCC); 1 macho y 2 hembras, Concepción, Fundo El Guindo, 05-X-2008, leg. Hernández y Zamora (MZUC-UCCC); 1 hembra, Concepción, Fundo El Guindo, 29-X-2008, leg. Hernández y Zamora (MZUC-UCCC); 1 hembra, Concepción, Fundo El Guindo, 19-X-2022, leg. Ramos (MZUC-UCCC). **Prov. Biobío:** 1 hembra, Antuco, P.N.

Laguna del Laja, 01-XII-2006, leg. Zamora (MZUC-UCCC); 3 hembras, Alto Biobío, Comunidad Pitril, 08-X-2006, leg. Zamora (MZUC-UCCC).

Registros adicionales: CHILE: Prov. Itata: Coelemu, Estero Guarilhue, -36.5674, -72.6891, 10-IX-2021, observado por Claudio Maureira y subido a iNaturalist en: <https://www.inaturalist.org/observations/100908474>. **Prov. Biobío:** Santa Bárbara, Los Junquillos, -37.6879, -71.8844, 29-XII-2024, observado por Cristóbal Costoya y subido a iNaturalist en: <https://www.inaturalist.org/observations/256701709>. **Prov. Cautín:** Pucón, Laguna Lancafilo, -39.3632, -71.7204, 25-IX-2022, observado por Nicolás Reyes y subido a iNaturalist en: <https://www.inaturalist.org/observations/140991535>; 2 registros de Villarrica, Ñancul, -39.2783, -72.2710, 26-IX-2024 y 03-X-2024 observados por Aart Broekema y subidos a iNaturalist en: <https://www.inaturalist.org/observations/244248679> y <https://www.inaturalist.org/observations/245516110>. **Prov. Chiloé:** Chonchi, Huillinco, -42.6788, -73.9002, 15-X-2024, observado por Madeleine Gipoulou y subido a iNaturalist en: <https://www.inaturalist.org/observations/247557627>.

Diagnosis y descripción: Disponibles en Parra & Alvear (2009).

Distribución: Desde la Provincia de Itata hasta la Provincia de Chiloé. Se distribuye en sectores de las Provincias biogeográficas de Maule y Bosque Valdiviano (Subregión Subantártica) de la Región Andina.

Periodo de vuelo: Los adultos se han registrado entre septiembre y diciembre.

***Ennada flavaria* Blanchard, 1852**

Ennada flavaria Blanchard, 1852: 87, n. 1, pl. 7, figs. 3, 3a; Scoble 1999: 269; Pitkin 2002: 289; Parra & Alvear 2009: 48, figs: 1-2, 9-11, 18.

Phyllia triangularia Blanchard, 1852: 89, n. 1, pl. 7, fig. 5; Butler 1882: 421; Bartlett-Calvert 1886: 334; Butler 1893: 462; Angulo & Casanueva 1981: 23; Scoble 1999: 752.

Eubolia liburnaria Guenée, 1858: 486.

Phyllia cinerescens Butler, 1882: 421; Bartlett-Calvert 1886: 334; Angulo & Casanueva 1981: 22.

Acrosemia flavaria (Blanchard). Butler, 1882: 342; Bartlett-Calvert 1886: 330; Angulo & Casanueva 1981: 10.

Material Tipo: *Ennada flavaria*. Sintipo: hembra, Chile, Coquimbo (MNHNP). *Phyllia triangularia*. Sintipo: macho, Chile (MNHNP); *Phyllia*

cinerescens. Sintipo: macho, Chile (BMNH) (examinados). *Eubolia liburnaria*, Sintipo: 2 hembras, Chile (no examinados)

Material examinado: CHILE: Prov. Marga Marga: 1 hembra, Olmué, 22-XI-2000, leg. Gielis & Gielis (BC ZSM Lep 07401) (ZSM). **Prov. Santiago:** 1 macho, Santiago, 20-XII-1949, leg. n.n. (MZUC-UCCC); 1 hembra, Santiago, 26-X-1950, leg. n.n. (MZUC-UCCC); 1 hembra, Santiago, 26-XII-1979, leg. n.n. (MZUC-UCCC); 1 macho, Tobalaba, 09-X-1948, leg. n.n. (MZUC-UCCC); 1 macho, Tobalaba, 02-XI-1948, leg. n.n. (MZUC-UCCC); 1 hembra, Tobalaba, 04-XI-1949, leg. n.n. (MZUC-UCCC); 1 hembra, Tobalaba, 03-I-1947, leg. S. Barros (MZUC-UCCC); 1 hembra, Tobalaba, 27-XII-1946, leg. S. Barros (MZUC-UCCC); 1 hembra, Tobalaba, 18-XII-1946, leg. S. Barros (MZUC-UCCC); 1 macho, La Cisterna, 04-XII-1948, leg. n.n. (MZUC-UCCC). **Prov. Cordillera:** 1 macho, San José de Maipo, Guayacán, III-1957, leg. n.n. (MZUC-UCCC); 1 hembra, San José de Maipo, Guayacán, XII-1957, leg. n.n. (MZUC-UCCC); 1 hembra, San José de Maipo, La Obra, 08-IX-1953, leg. n.n. (MNNC). **Prov. Maipo:** 2 machos, Buín, XII-1941, leg. S. Barros (MZUC-UCCC). **Prov. Cachapoal:** Machalí, Sewell, 02-XII-1949, leg. n.n. (MZUC-UCCC). **Prov. Cardenal Caro:** 1 hembra, Pichilemu, Laguna El Ancho, 15-II-2015, leg. M. Ramos (MZUC-UCCC). **Prov. Talca:** 1 hembra, San Clemente, Paso Pehuenche, 03-I-1997, leg. R. Badilla (MZUC-UCCC). **Prov. Linares:** 1 macho, Linares, 14-I-1948, leg. n.n. (MZUC-UCCC); 1 hembra, Linares, XII-1949, leg. n.n. (MZUC-UCCC). **Prov. Cauquenes:** Curanipe, 15-I-2001, voucher "BC ZSM Lep 07400", leg. Gielis & Wolf (ZSM).

Prov. Punilla: 1 macho, San Fabián de Alico, 07-III-2011, leg. G. Moreno (MZUC-UCCC). **Prov. Diguillín:** 1 macho, Chillán, 22-XI-1959, leg. n.n. (MZUC-UCCC); 1 hembra, Chillán, 03-X-1959, leg. n.n. (MZUC-UCCC); 1 hembra, Pinto, Las Trancas, 20-I-2012, leg. G. Moreno (MZUC-UCCC); 1 hembra, Pinto, Las Trancas, 10-X-2010, leg. G. Moreno (MZUC-UCCC); 2 hembras, Pinto, Recinto, 15-IX-2019, leg. L.E. Parra (MZUC-UCCC). **Prov. Concepción:** 1 macho y 2 hembras, Tomé, Dichato, I-1951, leg. n.n. (MZUC-UCCC); 1 macho, Concepción, 22-IV-1960, leg. Trampas (MZUC-UCCC); 1 macho, Concepción, 03-VI-1959, leg. P. Flammer; 1 hembra, Concepción, 18-X-1958, leg. Trampas (MZUC-UCCC); 1 hembra, Concepción, 28-III-1972, leg. J. Artigas; 1 hembra, Concepción, 30-XII-1958, leg. trampas (MZUC-UCCC); 1 hembra, Concepción, 18-VI-1976, leg. A. Angulo; 1 macho, Concepción, Fundo Andalién, 12-IV-1961, leg. n.n. (MZUC-UCCC); 1 macho, Hualpén, 12-II-2001, leg. n.n. (MZUC-UCCC); 1 hembra, Concepción, Fundo El Guindo, 08-X-2014, leg. M. Ramos, C. Rose, E. Sepúlveda (MZUC-UCCC); 1 hembra, Hualpén, 19-I-1943, leg. C. Pohl (MZUC-UCCC); 2 hembras, Hualpén, 24-I-2001, leg. n.n. (MZUC-UCCC); 1 hembra, Hualpén, 19-I-2001, leg. C. Pohl (MZUC-UCCC); 1 hembra, Hualpén, 15-XI-2022, leg. M. Ramos, C. Zamora y L. Yáñez (MZUC-UCCC); 1 macho, Chiguayante, 30-VI-1961, leg. Hulot (MZUC-UCCC); 1 hembra, Hualpén, 07-XI-1961, leg. Hulot (MZUC-UCCC); 1 macho, Concepción, Humedal Paicaví, 30-X-2010, leg. E. Sepúlveda (MZUC-UCCC). **Prov. Arauco:** 1 macho y 1 hembra, Arauco, Humedal Tubul-Raqui, 09-XI-2015, leg. E. Sepúlveda (MZUC-UCCC); 1 macho,

Isla Mocha: 1 macho, 16-XII-1998, leg. E. Mundaca (MZUC-UCCC); 1 hembra, Isla Mocha, 13-XII-1998, leg. E. Mundaca (MZUC-UCCC); 1 hembra, Isla Mocha, 06-X-1998, leg. E. Mundaca (MZUC-UCCC); 1 hembra, Curanilahue, 31-I-2016, leg. F. Venegas (MZUC-UCCC). **Prov. Biobío:** 1 hembra, Antuco, P.N. Laguna del Laja, 01-XII-2006, leg. C. Zamora (MZUC-UCCC); 1 macho, Antuco, 06-XII-2008, leg. P. Moreno (MZUC-UCCC). **Prov. Malleco:** 2 hembras, Angol, 04-X-1926, vouchers "USNM ENT 01344244" y "USNM ENT 01344245", leg. D.S. Bullock (USNM); 1 macho, Collipulli, Fundo Jauja, VII-1991, leg. Carrasco (MZUC-UCCC); 1 hembra, Collipulli, Fundo Jauja, 30-VIII-1990, leg. Carrasco (MZUC-UCCC); 1 macho y 1 hembra, Curacautín, Malalcahuello (Corralco), 09-XII-2014, leg. L.E. Parra (MZUC-UCCC). **Prov. Cautín:** 1 macho y 1 hembra, Villarrica, Quetroco, XII-2008, leg. R. Villagrán (MZUC-UCCC); 1 hembra, Pucón, Termas de Río Blanco, III-1951, leg. n.n. (MZUC-UCCC). **Prov. Valdivia:** 1 macho, Valdivia, Isla Teja, 17-XII-1985, leg. D. Jackson (MZUC-UCCC). **Prov. Osorno:** 3 hembras, Anticura, 21-IV-2023, leg. M. Ramos, V. Salazar, N. Franco (MZUC-UCCC). **Prov. Llanquihue:** 2 machos y 1 hembra, Cochamó, XI-2011, leg. R. Fehring (MZUC-UCCC); 1 hembra, Cochamó, II-2012, leg. R. Fehring (MZUC-UCCC); 1 macho, Maullín, 20-I-1941, leg. n.n. (MZUC-UCCC); 1 macho, Puerto Montt, Parque Katalapi, 08-XI-2011, leg. P. Taucán (MZUC-UCCC). **Prov. Chiloé:** 1 hembra, Ancud, I-1952, leg. L.E. Peña (MZUC-UCCC). **Prov. Palena:** 1 macho y 1 hembra, Hualaihué, San Ignacio del Huinay, 24-VII-2008, vouchers "BC ZSM Lep add 0070" y "BC ZSM Lep add 0072", leg. R. Fitzek (ZSM); 1

macho, Hualaihué, San Ignacio del Huinay, 5-II-2010, voucher “BC ZSM Lep 49072”, leg. R. Fitzek (ZSM); 1 hembra, Hualaihué, San Ignacio del Huinay, 29-I-2008, voucher “BC ZSM Lep 16603”, leg. T. Roy (ZSM); 2 hembras, Hualaihué, San Ignacio del Huinay, 12-II-2008, vouchers “BC ZSM Lep 16899” y “BC ZSM Lep 16902”, leg. T. Roy (ZSM). **Prov. Aysén:** 1 hembra, Aysén, Puente Las Pizarras, 22-I-2006, leg. L.E. Parra (MZUC-UCCC). **Prov. Magallanes:** 1 hembra, Punta Arenas, Humedal Tres Puentes, XII-1952, leg. Rodríguez (MZUC-UCCC).

Citas bibliográficas: **CHILE:** **Prov. Elqui:** Coquimbo (Blanchard 1852). **Prov. Valparaíso:** Valparaíso, Las Zorras (XII-I) (Butler 1882). **ARGENTINA:** **Prov. Neuquén** (Chalup 2020).

Registros adicionales: **CHILE:** **Prov. Elqui:** La Serena, -29.9211, -71.2351, 28-IX-2020, observado por Renzovr y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/61107586>; Coquimbo, Acuario/Museo UCN, -29.9657, -71.3529, 19-X-2017, observado por Diego Almendras y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/8465977>. **Prov. San Antonio:** El Tabo, -33.4507, -71.6722, 08-III-2019, observado por Diego Almendras y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/21085970>; Lolleo, -33.6198, -71.6116, 14-XII-2020, observado por Ernesto Guzman y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/69441617>. **Prov. Santiago:** La

Florida, Lo Cañas, -33.5179, -70.5258, 24-IV-2020, observado por “helenpope” y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/43071829>.

Prov. Maipo: Peñaflor, -33.6157, -70.8737, 12-XII-2020, observado por Marcela Huenumilla y subido a iNaturalist en:

<https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/66452270>; Talagante, -33.6680, -70.9252, 17-IX-2020, observado por Catalina Acevedo y subido a iNaturalist en:

<https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/64198886>. **Prov. Cachapoal:** Coinco, -34.2471, -70.9458, 21-XI-2020, observado por Lincayaren y subido a iNaturalist

en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/65377568>. **Prov. Talca:**

Constitución, -35.3332, -72.4167, 23-II-2021, observado por Fernanda Améstica y subido a iNaturalist en: <https://www.inaturalist.org/observations/70488674>.

Prov. Linares: Linares, Palmilla, -35.8218, -71.7688, 26-II-2016, observado por Claudio Maureira y subido a iNaturalist en:

<https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/41975161>. **Prov. Concepción:**

Concepción, -36.7927, -73.0523, 14-XII-2022, observado por Antonio Maureira y subido a iNaturalist en: <https://www.inaturalist.org/observations/144393255>.

Prov. Biobío: Tucapel, -37.3009, -71.9025, 08-XII-2022, observado por Flor Susana y subido a iNaturalist en:

<https://www.inaturalist.org/observations/144448593>. **Prov. Cautín:** Puerto

Saavedra, -38.7837, -73.3987, 24-I-2021, observado por Alejandra Garabito y subido a iNaturalist en: <https://www.inaturalist.org/observations/68547836>. **Prov.**

Valdivia: Panguipulli, Pucura, -39.5306, -72.0562, 05-XII-2020, observado por

Benjamín Silva y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/66167132>. **Prov. Osorno:** Osorno, Río Rahue, -40.5652, -73.1618, 26-IV-2021, observado por Ricardo Huenuanca y subido a iNaturalist en: <https://www.inaturalist.org/observations/75383704>. **Prov. Chiloé:** Ancud, Manao, -41.8892, -73.5190, 27-V-2024, observado por Leonardo Tempesta y subido a iNaturalist en: <https://www.inaturalist.org/observations/219137496>; Castro, Gamboa, -42.4840, -73.7880, 03-VI-2021, observado por Matías Gargiulo y subido a iNaturalist en: <https://www.inaturalist.org/observations/81634390>. **Prov. Aysén:** Puerto Cisnes, -44.7303, -72.6827, 11-VIII-2021, observado por Marcelo Matamala y subido a iNaturalist en: <https://www.inaturalist.org/observations/91261914>. **ARGENTINA:** **Prov. Río Negro:** Bariloche, Playa bonita, -41.1208, -71.3828, 28-XII-2023, observado por Marina Arbetman y subido a iNaturalist en: <https://www.inaturalist.org/observations/195074619>.

Diagnosis y redescrición: Disponibles en Parra & Alvear (2009).

Distribución: Desde la Provincia de Elqui hasta la Provincia de Magallanes en Chile y en Río Negro en Argentina. Se distribuye en sectores de las Provincias biogeográficas Coquimbana, Santiaguina (Subregión Chilena Central), Maule, Bosque Valdiviano y Bosque Magallánico (Subregión Subantártica) de la Región Andina.

Periodo de vuelo: Los adultos se han registrado durante todo el año.

***Ennada pellicata* (Felder y Rogenhofer, 1875)**

Sarracena pellicata Felder & Rogenhofer, 1875: pl. 131, fig. 27; Butler 1882: 422; Bartlett-Calvert 1886: 334; Angulo & Casanueva 1981: 24 (*Sarracenia* [sic]).

Sarracena declinaria Felder & Rogenhofer, 1875: pl. 131, fig. 32; Butler 1882: 422; Bartlett-Calvert 1886: 334; Angulo & Casanueva 1981: 24 (*Sarracenia* [sic])

Sarracena olivacea Butler, 1882: 421; Bartlett-Calvert 1886: 334; Angulo & Casanueva 1981: 24 (*Sarracenia* [sic]).

Anchiphyllia olivacea (Butler). Butler 1893: 462.

Anchiphyllia pellicata (Felder & Rogenhofer). Warren 1895: 102; Scoble 1999: 42.

Ennada pellicata (Felder & Rogenhofer). Parra & Alvear 2009: 51.

Material Tipo: *Sarracena pellicata*. Sintipo: macho, Chile, Valparaíso (NHMUK); *Sarracena declinaria*. Alotipo: hembra, Chile, Valparaíso (NHMUK); *Sarracena olivacea*. Sintipo: macho, Chile, Valdivia (NHMUK) (examinados).

Material examinado: CHILE: Prov. Santiago: 1 hembra, Santiago, 08-VI-1982, leg. C. Bravo (MNNC). **Prov. Cordillera:** 1 macho, San José de Maipo, El Canelo, 13-XII-1953 (MNNC). **Prov. Cauquenes:** 1 hembra, 15 km al S de Curanipe (sector Quintachile), 15-I-2001, voucher “BC ZSM Lep 07402”, leg. Gielis y Wolf (ZSM). **Prov. Diguillín:** 2 hembras, Pinto, Recinto, 15-IX-2019, leg. L.E. Parra (MZUC-UCCC). **Prov. Concepción:** 1 macho emergido, Hualpén, 23-X-2000, leg. P. Bocaz (MZUC-UCCC). **Prov. Arauco:** 2 hembras, Contulmo, Palo Botado, 12-II-1953, leg. L.E. Peña (MZUC-UCCC); 4 machos, Contulmo, Palo Botado, 12-II-1953, leg. L.E. Peña (MZUC-UCCC); 1 hembra, Tirúa, Loncotripay (Cord. Nahuelbuta), 27-I-1952, leg. J. Monsalve (MZUC-UCCC). **Prov. Malleco:** 1 macho, Angol, P.N. Nahuelbuta (Los Gringos), 05-II-1979, voucher “USNM ENT 01343054”, leg. D. Davis, M. Davis y B. Akerbergs (USNM); 1 hembra, Angol, P.N. Nahuelbuta (Cerro Pichinahuel), 05-II-1979, voucher “USNM ENT 01343055”, leg. D. Davis, M. Davis y B. Akerbergs (USNM); 1 macho y 1 hembra, Río Blanco, 28-II-1995, vouchers “BC ZSM Lep 07603” y “BC ZSM Lep 07767”, leg. H. Thoeny (ZSM); 1 macho, Río Blanco, 25-II-1995, voucher “BC ZSM Lep 07677”, leg. H. Thoeny (ZSM). **Prov. Cautín:** 5 machos y 4 hembras, Pucón, Termas de Río Blanco, III-1951, leg. n.n. (MZUC-UCCC); 1 macho, Pucón, Termas de Río Blanco, II-1951, leg. n.n. (MZUC-UCCC). **Prov. Valdivia:** 1 macho, Valdivia I-1978, leg. D. Jackson (MZUC-UCCC). **Prov. Osorno:** 1 macho, Puyehue, P.N. Puyehue, 22-II-1979, voucher “USNM ENT 01343053”, leg. D. Davis, M. Davis y B. Akerbergs (USNM). **Prov. Llanquihue:** 3 machos y 14

hembras, Cochamó, II-2012, leg. R. Fehring (MZUC-UCCC); 2 machos y 3 hembras, Cochamó, XI-2011, leg. R. Fehring (MZUC-UCCC). **Prov. Chiloé:** 2 machos, Castro, Casa Pilque (Nercón), 22-XII-2008, vouchers “BC ZSM Lep 26706” y “BC ZSM Lep 26714”, leg. R. Fitzek (ZSM); 1 hembra, Castro, Casa Pilque (Nercón), 27-XII-2008, voucher BC ZSM Lep 26710, leg. R. Fitzek (ZSM). **Prov. Palena:** 1 hembra, Chaitén, 15-II-1986, leg. T. Cekalovic (MZUC-UCCC); 1 macho, Hualaihué, San Ignacio del Huinay, 04-I-2008, leg. L.E. Parra (MZUC-UCCC); 1 hembra, Hualaihué, San Ignacio del Huinay, 04-I-2008, voucher “BC ZSM Lep 11663”, leg. A. Hausmann (ZSM); 1 macho, Hualaihué, San Ignacio del Huinay, 04-I-2008, voucher “BC ZSM Lep 11247”, leg. A. Hausmann, T. Greifenstein y L. Parra (ZSM); 1 hembra, Hualaihué, San Ignacio del Huinay, 07-I-2008, voucher “BC ZSM Lep 11335”, leg. A. Hausmann, T. Greifenstein y L. Parra (ZSM); 1 hembra, Hualaihué, San Ignacio del Huinay, 19-II-2008, voucher “BC ZSM Lep 16960”, leg. T. Roy (ZSM).

Cita bibliográfica: CHILE: Prov. Valparaíso: Valparaíso (X-XI) (Butler 1882).

Registros adicionales: CHILE: Prov. Concepción: Concepción, Parque Costanera Río Andalién, -36.7786, -73.0301, 27-XI-2022, observado por Antonio Maureira y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/143046807>; San Pedro de la Paz, -36.8451, -73.0999, 14-X-2021, observado por Francisco Ribera y subido a

iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/138959885>;
Chiguayante, -36.9285, -72.9993, 31-XII-2020, observado por Claudio Maureira
y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/67645903>;
Coronel, -36.9849, -73.1216, 07-I-2022, observado por Natalia Rebolledo y
subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/104715938>.
Prov. Biobío: Tucapel, -37.2992, -71.904, 13-I-2024, observado por Flor Susana
y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/196782521>.
Prov. Cautín: Melipeuco, -38.8522, -71.6932, 20-XII-2022, observado por Diego
Gutiérrez y subido a iNaturalist en:
<https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/146298096>; Villarrica, Correntoso, -
39.3394, -72.0921, 25-XII-2022, observado por Michael Weymann y subido a
iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/145759635>; Villarrica,
Correntoso, -39.3394, -72.0921, 31-XII-2022, observado por Michael Weymann
y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/145825061>;
Temuco, -38.7518, -72.6571, 01-I-2015, observado por Fernando Tellez y subido
a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/49038538>; Cunco,
R.N. Villarrica, -38.9920, -71.7282, 25-II-2023, observado por Matías Cortés y
subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/150577586>.
Prov. Valdivia: Panguipulli, Pucura, -39.5217, -72.0665, 18-II-2023, observado
por Benjamín Silva y subido a iNaturalist en:
<https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/149173019>. **Prov. Osorno:** Puyehue,
Lago Rupanco, -40.8786, -72.2762, 15-II-2019, observado por “ivonicolas” y

subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/20385113>;
 Osorno, Río Rahue, -40.5652, -73.1619, 09-I-2021, observado por Ricardo
 Huenuanca y subido a iNaturalist en:
<https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/67835110>. **Prov. Llanquihue:**
 Frutillar, -41.1239, -73.0298, 17-I-2022, observado por Nodora Moyano y subido
 a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/105155644>; Frutillar,
 -41.1242, -73.0301, 14-I-2022, observado por Claudia León y subido a iNaturalist
 en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/197078281>. **Prov. Chiloé:** Ancud,
 Manao, -41.8892, -73.5190, 10-I-2024, observado por Leonardo Tempesta y
 subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/196252309>;
 Ancud, Manao, -41.8892, -73.5190, 29-II-2024, observado por Leonardo
 Tempesta y subido a iNaturalist en:
<https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/200789898>. **ARGENTINA: Río**
Negro: Bariloche, Río Azul, -41.8428, -71.6514, 24-I-2024, observado por
 Joaquín Arrascaeta y subido a iNaturalist en:
<https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/197897605>.

Diagnosis y redescrición: Disponibles en Parra & Alvear (2009).

Distribución: Desde la Provincia de Valparaíso hasta la Provincia de
 Palena en Chile y en Río Negro en Argentina. Se distribuye en sectores de las
 Provincias biogeográficas Santiaguina (Subregión Chilena Central), Maule y
 Bosque Valdiviano (Subregión Subantártica) de la Región Andina.

Periodo de vuelo: Los adultos se han registrado entre junio y febrero.

***Incantia* gen. nov.**

Especie tipo: *Fidonia edmondsii* Butler, 1882

Diagnosis: *Incantia* se asemeja externamente a *Praeapodroma*, *Antuluciella* y *Spargania* en habitus; sin embargo, se distingue fácilmente por la presencia de antenas bipectinadas y por la forma redondeada y amplia de las alas. *Incantia* comparte con *Spargania* y *Praeapodroma* la presencia de procesos de la juxta proyectados desde la transtilla; sin embargo, se distingue de ambas por la ausencia de procesos en el sacculus, la forma de la juxta y la ausencia de coremata abdominal. Se diferencia de otros géneros de Ennadini por las siguientes características de la genitalia: valvas escalpeliformes sin pinceles de androconia ni procesos, juxta en forma de “U” con ápices setosos esclerosados con un par de procesos cortos y setosos proyectados hacia y desde la transtilla, signum espiniforme en forma de “T” muy alargado.

Descripción: Adultos (Figura 2g). Antenas bipectinadas en machos y filiformes en hembras. Tórax y abdomen pardo-oscuro. Alas anteriores con escamas pardo-oliváceas atravesadas por bandas sinuadas pardo-chocolate; termen redondeado, subrecto entre el ápice y M₃. Venación alar (Figura 3c): Dos celdas accesorias; Sc libre, R₁ libre surge desde la segunda celda accesoria, R₂₊₃₊₄ y R₅ connatas, R₃ y R₄ pedunculadas, R₅ termina en el termen; M₂

equidistante de M_1 y M_3 , M_1 y M_3 ligeramente arqueadas; CuA_1 se origina $1/15$ antes del final de la celda, CuA_2 surge $1/3$ antes del final de la celda. Alas posteriores anaranjadas brillantes, sin bandas. $Sc+R_1$ anastomosada con el tronco radial por $3/4$ de la celda discal, Rs y M_1 pedunculadas, M_2 nace más cerca de M_3 que de M_1 , M_3 equidistante entre M_2 y CuA_1 , CuA_1 surge $1/8$ antes del fin de la celda, CuA_2 surge $1/3$ antes del fin de la celda. Genitalia del macho (Figura 8a) con uncus en forma de gancho; gnathos no desarrollado; valvas con costa recta y sacculus redondeado; juxta en forma de “U” con ápices esclerosados y setosos, desde donde se proyectan un par de procesos espatulados, setosos, muy esclerosados, hacia la transtilla; saccus redondeado con margen posterior redondeado. Genitalia de la hembra (Figura 8b) con corpus bursae membranoso, subpiriforme; signum en forma “T”, espiniforme, alargada, de $1/3$ del largo del corpus bursae, con su porción posterior aserrada, localizada en la pared lateroventral del corpus bursae.

Distribución: *Incantia* se distribuye en sectores boscosos de las Provincias biogeográficas Santiaguina (Subregión Chilena Central), Maule y Bosque Valdiviano (Subregión Subantártica) de la Región Andina en Chile y Argentina.

Etimología: El nombre genérico está formado a partir del latín “*incandescens*” (significando incandescente o que brilla por el calor) y “*incantatio*” (significando encantamiento o hechizo) con el sufijo femenino *-ia*. El nombre

alude al intenso brillo anaranjado de las alas posteriores y la apariencia encantadora de la especie; su género es femenino.

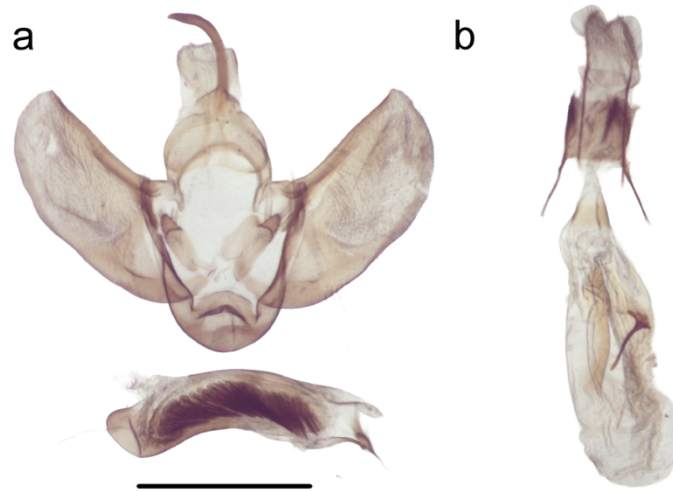


Figura 8.- Armaduras genitales de *Incantia* **gen. nov.**, *I. edmondsii* (Butler) **comb. nov.** (a) genitalia de macho en vista ventral con aedeago removido en vista lateral; (b) genitalia de la hembra en vista ventral. Barras de escala = 1 mm.

***Incantia edmondsii* (Butler, 1882) comb. nov.**

Fidonia edmondsii Butler, 1882: 385; Angulo & Casanueva 1981: 20

Larentia edmondsii (Butler). Scoble 1999: 534

Fidonia incandescens Thierry-Mieg, 1892: 236 **syn. nov.**

Material tipo: *Fidonia edmondsii*. Lectotipo (Fig 12b, aquí designado).

Macho, Chile, Valparaíso, etiquetas "TYPE", "Chili 82.102", "SYNTYPE Verified

by J.E. Chainey, 2014”, y “BMNH(E) 1378648” (NHMUK) (examinado); Alolectotipo (Fig 12c, aquí designado). Hembra, Chile, Valparaíso, etiquetas “ALLOTYPE”, “SYNTYPE Verified by J.E. Chainey, 2014”, y “BMNH(E) 1378768” (NHMUK) (examinado); Paralectotipo (Fig. 12d, aquí designado). 1 macho, Chile, Valparaíso, etiquetas “of original types, Strecker Colln. 45383 Field Museum of Natural History”, “FMNH-INS 95122” y “Photographed Alle Stone 2012 KE EMu catalog” (FMNH). *Fidonia incandescens*. Holotipo. Macho, Chile, 01-X-1892, etiquetas “Dognin Collection” y “Type No 30882 U.S.N.M” (USNM).

Material examinado: CHILE: Prov. Cordillera: 1 macho, El Canelo, 29-IX-1935, leg. E. Ureta (MZUC-UCCC); 1 hembra, El Canelo III-1951, leg. L.E. Peña (MZUC-UCCC); 1 hembra, El Canelo X-1951, leg. L.E. Peña (MZUC-UCCC). **Prov. Linares:** 1 macho, Linares, 19-IX-1946, leg. n.n. (MZUC-UCCC); 1 macho, Linares, 17-IX-1966, leg. n.n. (MZUC-UCCC). **Prov. Concepción:** 1 hembra, Concepción 03-X-1955, leg. n.n. (MZUC-UCCC). **Prov. Diguillín:** 1 macho, Chillán, 15-XII-1955, leg. T.A.C. (MZUC-UCCC). **Prov. Valdivia:** 1 hembra, Panguipulli, Llancahue, 01-I-1952, leg. A. Wagenknecht (MZUC-UCCC). **Prov. Llanquihue:** 1 macho, Maullín, XI-1942, leg. Barros (MZUC-UCCC). **Prov. Chiloé:** 1 hembra, Ancud, Pauldeo, 15-IX-1997, voucher “LEPJ94”, leg. Numhauser (MZUC-UCCC). **Prov. Palena:** 1 hembra, Fiordo Comau, San Ignacio del Huinay, -42.381, -72.415, 16-XI-2008, voucher “BC ZSM Lep 26730”, leg. R. Fitzek (ZSM).

Registros adicionales: CHILE: Prov. Concepción: 1 hembra, Penco, -36.745, -72.982, 21-X-2021, observado por Orlando Montes y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/99115105>. **Prov. Valdivia:** 1 hembra, Corral, -39.863, -73.433, 25-X-2021, observado por sklr4tt y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/99428413>. **Prov. Osorno:** 1 hembra, Laguna Trinidad, -40.3285, -73.4462, 31-X-2024, observado por Carlos E. Valdivia y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/249948073>; 1 hembra, Puyehue, Aguas Calientes, -40.7517, -72.3132, 02-XII-2024, observado por Avocat y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/256340687>. **Prov. Llanquihue:** 1 hembra, Puerto Varas, -41.324, -72.991, 12-X-2021, observado por Gabicontrerasb y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/98011472>. **Prov. Chiloé:** 1 macho, Ancud, Manao, -41.8891, -73.5191, 04-X-2023, observado por Leonardo Tempesta y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/186176138>; 1 hembra, Chonchi, Rauco, -42.5422, -73.8045, 15-X-2018, observado por Chloe y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/31297569>; 1 hembra, Castro, -42.4935, -73.85061, 03-XI-2024, observado por Matias Gargiulo y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/250430569>; 1 macho, Castro, -42.4812, -73.7818, 11-X-2020, observado por Martinoli y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/62362949>. 1 hembra,

Curaco de Vélez, -42.4281, -73.5303, 18-XI-2022, observado por Paola López y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/142492317>.

Prov. Palena: 1 hembra, Chaitén, -42.908, -72.6988, 01-XI-2021, observado por Macarena y subido a iNaturalist en:

<https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/105233151>. **Prov. Aysén:** Puerto

Aysén, -45.4309, -72.7041, 23-IX-2023, observado por Ernesto Guzmán y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/184750901>; Puerto

Aysén, -45.4316, -72.6936, 16-X-2024, observado por Ernesto Guzmán y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/248009137>; 1

hembra, El Pangal, -45.3724, -72.7053, 27-X-2024, observado por Ernesto Guzmán y subido a iNaturalist en:

<https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/249714381>. **ARGENTINA: Prov.**

Neuquén: 1 hembra, San Martín de Los Andes, -40.1277, -71.32, 01-XI-2020, observado por Antonella Risso y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/63972469>.

Diagnosis: Igual que para el género.

Redescripción: Adultos (Figura 2g). Cabeza con antenas pardo-oscuros, bipectinadas en machos y filiformes en hembras; palpi pardo-oscuros, cortos, 1/3 más largos que el diámetro de los ojos. Tórax con patagia y tégulas pardo-oscuro; patas pardo claras; fórmula tibial 0-2-4. Abdomen pardo-oscuro salpicado de escamas pardo-claras. Alas anteriores sub-triangulares, pardo-oliváceo pálido,

con tres fascias transversales pardo-rojizas más oscuras, costa ligeramente sinuada, con escamas amarillo-pálido entre las bandas antemedial-medial y medial-terminal, termen redondeado y ligeramente oblicuo; banda basal pardo-chocolate, ligeramente sinuada; banda antemedial pardo-chocolate, difusa, con viso de escamas gris-purpúreo en ejemplares frescos o vivos; banda medial pardo-chocolate, más ancha hacia la costa, ligeramente sinuosa; banda terminal pardo-chocolate, más ancha hacia el ápice, con viso oblicuo de escamas gris-purpúreo en ejemplares frescos o vivos; mancha discal no visible. Alas posteriores subredondeadas, anaranjado brillante, con escamas pardo-oscuras abigarradas hacia la base, mancha discal no visible. Genitalia del macho (Figura 8a) uncus con forma de gancho; gnathos no desarrollado; valvas escalpeliformes, costa ligeramente esclerosada; saccus subovalado, dilatado, fuertemente esclerosado, margen posterior subredondeado; juxta en forma de “U” con ápices esclerosados y setosos, con un par de prolongaciones espatuladas posteriores que se proyectan hacia la transtilla. Aedeagus tubular, ligeramente curvo; vesica armada por una serie de cornutus densos, escalonados. Genitalia de la hembra (Figura 8b): Corpus bursae membranoso y subpiriforme, signum como una espina en forma de “T”; ductus bursae esclerosado, 1/3 del largo del corpus bursae; apófisis anteriores la mitad del largo de los apófisis posteriores.

Distribución: Igual que para el género.

Periodo de vuelo: Los adultos se han registrado entre septiembre y marzo.

Biología: Estados inmaduros desconocidos, un registro en iNaturalist (obs. 249714381) muestra una hembra oviponiendo sobre una gramínea sin identificar en Aysén. Los adultos se han observado posados sobre *Aristotelia chilensis* (Molina) Stuntz y *Fuchsia magellanica* y visitando durante el día flores de *Ribes magellanicum* Poiret.

Kuyenusia **gen. nov.**

Especie tipo: *Cidaria ceres* Butler, 1882

Diagnosis: *Kuyenusia* recuerda externamente a *Ennada*, *Praeapodroma* e *Incantia* en forma de las alas; sin embargo, se distingue por la presencia de antenas filiformes en ambos sexos. Comparte con *Antuluciella* y *Spargania* la presencia de antenas filiformes en ambos sexos, pero difieren notablemente en estructuras genitales. En genitalia, *Spargania* y *Kuyenusia* comparten la forma de las valvas y transtilla, pero esta última se distingue por la ausencia de procesos y espinas en las valvas, la forma de la juxta, la fuerte reducción del uncus y la forma del signum en la genitalia de la hembra. Comparte con *Ennada* la proyección semicircular de la transtilla; sin embargo difiere notablemente en la forma de las valvas y uncus. Comparte con *Antuluciella* la forma ligeramente torcida del corpus bursae en la genitalia de la hembra, pero es posible distinguirla

por la ausencia de pinces de androconia en la genitalia del macho, la ausencia de esclerosamiento proximal del corpus bursae y la forma del signum. Se diferencia de otros géneros de Ennadini por las siguientes características de la genitalia: juxta amplia basalmente y estrecha gradualmente hacia el ápice, uncus fuertemente reducido, subscaphium alargado con microespinas y corpus bursae ligeramente torcido y completamente membranoso.

Descripción: Adultos (Figura 2h-i). Antenas filiformes en ambos sexos. Tórax y abdomen pardo-amarillentos (*K. ceres*) y pardo-grisáceos (*K. tenten* **sp. nov.**). Alas anteriores subtriangulares, costa ligeramente arqueada hacia el ápice, termen redondeado; banda medial y subterminal marcadas. Venación alar (Figura 3d): Dos celdas accesorias; Sc libre, R₁ libre surge desde la segunda celda accesorio, R₃ y R₄ pedunculadas, R₂ y R₃₊₄ pedunculadas, R₅ libre surge desde la segunda celda accesorio, termina en el termen; M₂ nace más cerca de M₁ que de M₃, M₃ fuertemente arqueada; CuA₁ se origina 1/15 antes del final de la celda, CuA₂ surge 1/3 antes del final de la celda. Alas posteriores pardo-amarillentas, sericeas con la mitad proximal más oscura. Sc+R₁ anastomosada con el tronco radial por $\frac{3}{4}$ de la celda discal, Rs y M₁ pedunculadas, M₂ nace más cerca de M₃ que de M₁, M₃ equidistante entre M₂ y CuA₁, CuA₁ surge 1/8 antes del fin de la celda, CuA₂ surge 1/3 antes del fin de la celda. Genitalia del macho (Figura 9) con uncus fuertemente reducido; subscaphium con largo subigual al de las valvas; gnathos no desarrollado; valvas espatuliformes con androconia subapical, cucullus dilatado; juxta amplia basalmente y estrecha gradualmente

hacia el ápice; transtilla proyectada con un pequeño proceso distal; saccus extendido anteriormente, margen posterior fuertemente dilatado y plegado (*K. ceres*) o dilatación posterior ausente (*K. tenten* Ramos-González & Parra **sp. nov.**). Genitalia de la hembra (Figura 9) con corpus bursae membranoso, subpiriforme, ligeramente torcido en su mitad proximal; signum como un par de parches espinosos (*K. ceres*) o ausente (*K. tenten* Ramos-González & Parra **sp. nov.**)

Distribución: *Kuyenusia* se distribuye en sectores boscosos de las Provincias biogeográficas Santiaguina (Subregión Chilena Central), Maule y Bosque Valdiviano (Subregión Subantártica) de la Región Andina, en Chile.

Etimología: El nombre del género deriva del mapudungún *Küyen* (luna), y del griego *Ousía* (οὐσία) (esencia). En referencia al hábito nocturno de las especies en contraste con sus géneros hermanos *Antuluciella* e *Incantia*; su género es femenino.



Figura 9.- Armaduras genitales de *Kuyenusia* **gen. nov.** (a) Superior: Genitalia de macho (subscaphium removido) de *K. ceres* (Butler) **comb. nov.** en vista ventral con aedeago removido en vista lateral (fotografía cortesía de A. Hausmann). Inferior: Genitalia de la hembra en vista ventral; (b) Superior: Genitalia de macho de *K. tenten* Ramos-González & Parra **sp. nov.** en vista ventral con aedeago removido en vista lateral. Inferior: Genitalia de la hembra en vista ventral. Barras de escala = 1 mm.

***Kuyenusia ceres* (Butler, 1882) comb. nov.**

Cidaria ceres Butler, 1882: 417; Bartlett-Calvert 1886: 340; Butler 1893: 464; Angulo & Casanueva 1981: 26

Nebula ceres (Butler). Scoble 1999: 624; Brehm *et al.* 2019: 467.

Material tipo: *Cidaria ceres*. Lectotipo (Fig 12e, aquí designado). Hembra, Chile, Corral, etiquetas “TYPE”, “Chili 82-107”, y “BMNH(E) 1325517” (NHMUK) (examinado).

Material examinado: **CHILE: Prov. Colchagua:** 1 hembra, Chimbarongo, Quebrada El Sauce, 19-XI-2011, leg. F. Urra (MZUC-UCCC). **Prov. Concepción:** 1 macho, Estación Biológica Hualpén, 15-XI-2022, leg. M. Ramos, C. Zamora y L. Yañez (MZUC-UCCC); 1 hembra con exuvia pupal, Concepción, 21-XI-1991, etiqueta “criado sobre *F. magellanica*”, voucher “HIV-0044”, leg. H. Ibarra-Vidal (MHNC); 1 hembra, Concepción, Barrio Universitario, XI-2014, voucher “LEPJ50”, leg. M. Ramos y C. Rose (MZUC-UCCC); 1 macho, Concepción, Fundo El Guindo, XI-2014, leg. M. Ramos y C. Rose (MZUC-UCCC). **Prov. Cautín:** 1 hembra, Temuco, Cerro Ñielol, 25-XII-1968, leg. Fetis (MZUC-UCCC). **Prov. Llanquihue:** 1 hembra, Cochamó, 16-XI-2011, leg. Fehring (MZUC-UCCC); 1 macho, Cochamó, 26-XI-2011, leg. Fehring (MZUC-UCCC); 1 hembra, Cochamó, 27-XI-2011, leg. Fehring (MZUC-UCCC). **Prov. Chiloé:** 1 hembra, Ancud, Pauldeo, 25-I-2000, leg. Numhauser (MZUC-UCCC); 1 hembra, Ancud,

Pauldeo, 21-XI-1998, leg. Numhauser (MZUC-UCCC); 1 macho, Ancud, Pauldeo, 19-I-2003, leg. Numhauser (MZUC-UCCC). **Prov. Palena:** 2 hembras, San Ignacio del Huinay 04-I-2008 leg. L.E. Parra (MZUC-UCCC); 3 hembras, San Ignacio del Huinay 07-I-2008, leg. L.E. Parra (MZUC-UCCC); 2 hembras, Estación Huinay, 04-I-2008, vouchers “BC ZSM Lep 11168” y “BC ZSM Lep 11258”, leg. A. Hausmann, T. Greifenstein, L. Parra (ZSM); 1 hembra, Estación Huinay, 06-I-2008, voucher “BC ZSM Lep 11288”, leg. A. Hausmann, T. Greifenstein, L. Parra (ZSM); 1 hembra, Estación Huinay, 07-I-2008, voucher “BC ZSM Lep 11320”, leg. A. Hausmann, T. Greifenstein, L. Para (ZSM).

Registros adicionales: CHILE: Prov. Ñuble: Guarilhue, La Palma, -36.5673, -72.689, 02-XII-2021, observado por Claudio Maureira y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/107744432>. **Prov. Concepción:** Nonguén, -36.8273, -72.9805, 02-XII-2022, observado por Antonio Maureira y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/143590976>. **Prov. Cautín:** Puerto Saavedra, -38.7837, -73.3987, 07-I-2021, observado por Alejandra Consuelo Garabito y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/67725869>; Ñancul, -39.2799, -72.3214, 23-XII-2024, observado por Aart Broekema y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/260448522>; Lago Villarrica, -39.3394, -72.092, 31-XII-2023, observado por Michael Weymann y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/196039389>. **Prov. Osorno:** Osorno, -

40.5652, -73.162, 02-I-2021, observado por Ricardo Huenuanca y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/67491077>. **Prov. Llanquihue:** Calbuco, Caicaén, -41.8, -73.1611, 27-XII-2022, observado por Fpizarro y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/145288626>. **Prov. Chiloé:** Ancud, Manao, -41.8892, -73.519, 21-XII-2024, observado por Leonardo Tempesta y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/255742126>.

Diagnosis: Se distingue externamente de *K. tenten* **sp. nov.** por las bandas atenuadas de las alas anteriores y la coloración general verdosa. En cuanto a genitalia, se diferencia de *K. tenten* **sp. nov.** por la presencia de margen posterior del saccus plegado y dilatado, vesica inerte y signa como parches espinosos.

Redescripción: Adultos (Figura 2h). Cabeza con antenas pardo-claras, filiformes en ambos sexos; frente y vertex cubiertas por escamas aplanadas pardo-pálido con escamas verdes abigarradas; palpi pardo-oscuros, porrectos, 1/3 más largos que el diámetro de los ojos. Tórax con patagia y tégulas con escamas verde pálidas; patas blanco-grisáceas; fórmula tibial 0-2-4. Abdomen ocre-lustroso. Alas anteriores triangulares, verde pálidas o rojizas en algunos ejemplares, costa ligeramente truncada subapicalmente, termen redondeado; banda basal ferrugínea, difusa, levemente arqueada; banda medial del color de fondo, demarcada por un par de franjas ferrugíneas levemente sinuadas; banda

subterminal ferrugíneo-negrusco, ahumada, fuertemente aserrada; mancha discal visible como un punto pardo-oscuro. Alas posteriores subovaladas, ocre-lustroso, termen redondeado; banda medial negruzca, ligeramente sinuada, más marcada hacia el margen anal; banda subterminal negruzca marcada solo hacia el ángulo anal; mancha discal no visible. Genitalia del macho (Figura 9a): uncus fuertemente reducido, subtriangular, ápice romo; gnathos no desarrollado; subscaphium alargado y espinoso, subigual en largo a las valvas; valvas espatuliformes, truncadas, cucullus ensanchado, androconia subapical; transtilla proyectada con un pequeño proceso espatulado distal; juxta amplia basalmente y estrechándose gradualmente hacia el ápice; saccus fuertemente esclerosado, dilatado posteriormente y plegado anteriormente. Aedeagus tubular, recto; vesica inerme. Genitalia de la hembra (Figura 9a): Corpus bursae membranoso y globoso en la mitad distal, mitad proximal levemente torcida; signum formando un par de parches espinosos; ductus bursae $\frac{1}{4}$ de la longitud del corpus bursae; collicullum presente; lamella postvaginalis fuertemente ensanchada con forma de semicírculo; antrum ensanchado, en forma de embudo; apófisis anteriores de largo subigual a los apófisis posteriores.

Distribución: Desde la Provincia de Colchagua hasta la Provincia de Palena. Se distribuye en sectores boscosos de las Provincias biogeográficas Santiaguina (Subregión Chilena Central), Maule y Bosque Valdiviano (Subregión Subantártica) de la Región Andina, en Chile.

Periodo de vuelo: Los adultos se han registrado entre noviembre y enero.

Biología: Estados inmaduros desconocidos. Un ejemplar perteneciente a la colección entomológica del MHNC se encuentra depositado junto a su exuvia pupal y registra su planta hospedera como “chilco” (*F. magellanica*; Onagraceae).

***Kuyenusia tenten* Ramos-González & Parra sp. nov.**

“*Nebula*” sp. 1 Hausmann & Parra, 2009: 33

Material tipo: Holotipo. macho, Chile, Los Lagos, Estación Huinay, -42.383, -72.415, 06-I-2008, voucher “BC ZSM Lep 11295”, leg. Hausmann, Greifenstein & Parra (ZSM). Alotipo. hembra, Los Lagos, San Ignacio del Huinay, 07-I-2008, voucher “LEPJ146”, leg. Parra (MZUC-UCCC). Paratipos. 1 macho, Chile, Los Lagos, Estación Huinay, -42.3811, -72.4147, 06-XII-2008, voucher “BC ZSM Lep 26815”, leg. Fitzek (ZSM); 1 macho, Chile, Los Lagos, Estación Huinay, -42.376, -72.410, 05-I-2008, voucher “BC ZSM Lep 11694”, leg. Hausmann (ZSM); 1 macho con los mismos datos que el Holotipo pero con voucher “BC ZSM Lep 11697”, leg. Hausmann (ZSM); 3 machos, Chile, Los Lagos, Chiloé, Casa Pilque, -42.501, -73.800, 22-XII-2008, vouchers “BC ZSM Lep 26705”, “BC ZSM Lep 26712” y “BC ZSM Lep 26713”, leg. Fitzek (ZSM).

Diagnosis: Esta especie puede distinguirse de *K. ceres* por presentar la venación alar remarcada con escamas alternadas claras y oscuras, una banda

medial oscura bien definida y una banda subterminal con puntos blancos entre las venas. Además, se diferencia de *K. ceres* por la ausencia del margen posterior dilatado y plegado del saccus en el macho y la carencia de signum en la hembra.

Descripción: Adultos (Figura 2i). Cabeza con frente y vertex cubiertas por escamas aplanadas pardo-amarillentas; antenas filiformes pardo oscuras; palpos porrectos, con escamas pardo-oscuras, de la mitad del tamaño del ojo. Tórax con patagia y tégulas con escamas pardo-oscuras abigarradas con escamas rojizas; patas pardo-grisáceas; fórmula tibial 0-2-4. Abdomen pardo-amarillento, sericeo. Alas anteriores triangulares, costa ligeramente arqueada hacia el ápice, color de fondo rojizo, salpicado de escamas marrón hacia la base; banda medial pardo-oscura, levemente arqueada entre la costa y R₅, con puntos blancos en los márgenes distal y proximal, a la altura de las venas; banda postmedial marcada solo entre la costa y R₅; banda subterminal pardo-oscura, levemente aserrada, con puntos blancos entre las venas, el punto entre M₃ y CuA₁ ensanchado; venación demarcada por una delgada franja pardo-oscura con pequeñas manchas blanquecinas; mancha discal visible, negra. Alas posteriores subovaladas, termen levemente sinuado, color de fondo pardo-amarillento seríceo, banda medial marcada solo por una franja sinuada de escamas más pálidas, el resto del ala con escamas ligeramente más oscuras, mancha discal visible. Genitalia del macho (Figura 9b): uncus fuertemente reducido, subtriangular, ápice romo; gnathos no desarrollado; subscaphium alargado y espinoso, subigual en largo a las valvas; valvas espatuliformes, truncadas,

cucullus ensanchado, androconia subapical; transtilla proyectada con un pequeño proceso espatulado distal; juxta amplia basalmente y estrechándose gradualmente hacia el ápice; saccus fuertemente esclerosado, extendido anteriormente. Aedeagus tubular, recto; vesica armada con dos grupos de cornuti. Genitalia de la hembra (Figura 9b): Corpus bursae membranoso y globoso en la mitad distal, mitad proximal levemente torcida; signum ausente; ductus bursae $\frac{1}{4}$ de la longitud del corpus bursae; collicullum presente; lamella postvaginalis fuertemente ensanchada con forma de semicírculo; antrum ensanchado, en forma de embudo; apófisis anteriores de largo subigual a los apófisis posteriores.

Distribución: Desde la Provincia de Chiloé hasta la Provincia de Palena. Se distribuye en sectores boscosos de la Provincia biogeográfica del Bosque Valdiviano (Subregión Subantártica) de la Región Andina, en Chile.

Periodo de vuelo: Los adultos se han registrado entre diciembre y enero.

Etimología: El epíteto específico *tenten* es un sustantivo en aposición derivado de Tenten Vilu (mapudungun: *Trengtrengfilu*), deidad serpiente terrestre de la cosmovisión mapuche/chilota. Según la leyenda, Tenten Vilu representa el espíritu protector de la tierra y fertilidad, enfrentado a Caicai Vilu, espíritu serpiente de las aguas, en un relato que explica el origen del paisaje insular y los movimientos tectónicos. El nombre alude a la distribución de la especie en los

bosques en regiones insulares y de fiordos en el sur de Chile, donde esta mitología está profundamente arraigada. Su género es neutro.

***Praeapodroma* Heimlich, 1958**

Especie tipo: *Praeapodroma obscura* Heimlich, 1958

Diagnosis: Externamente, *Praeapodroma* es similar a *Antuluciella* **gen. nov.** e *Incantia* **gen. nov.** en la coloración general anaranjada y el hábito diurno. Sin embargo, es posible distinguirla de *Antuluciella* por la presencia de antenas bipectinadas en el macho y de *Incantia* por el número de artejos en las antenas, 33 y 29 artejos respectivamente. También, recuerda externamente a *Spargania* (e.g. *S. luctuata*) en el patrón de maculación; sin embargo, difiere por la presencia de antenas bipectinadas. En cuanto a genitalia, *Praeapodroma* comparte con *Spargania*, *Ennada* y *Antuluciella* la presencia de estructuras espinosas subapicales en la costa, pero puede distinguirse fácilmente de estos géneros relacionados por la ausencia de pinces de androconia en la base de la costa y la forma de la juxta bilobulada con dos extensiones digitiformes posteriores. Se diferencia de otros géneros de Ennadini por las siguientes características de la genitalia: saccus dilatado con margen posterior subtriangular, juxta bilobulada con ápice posterior digitiforme y valvas ensiformes.

Redescripción: Adultos (Figura 2j-l). Antenas bipectinadas en machos y filiformes en hembras. Tórax y abdomen pardo-negruzco. Alas anteriores

subtriangulares, termen redondeado y ligeramente oblicuo; maculación pardo-oscuro en las alas anteriores, banda medial notable o difusa, levemente sinuosa. Venación alar (Figura 3e): Dos celdas accesorias; Sc libre, R₁ libre surge desde la segunda celda accesorial, R₃ y R₄ pedunculadas, R₂ y R₃₊₄ pedunculadas, R₅ pedunculada con R₂₊₃₊₄ en la base, cerca del final de la segunda celda accesorial, termina en el termen; M₁ nace desde la segunda celda accesorial, M₂ equidistante entre M₁ y M₃, M₃ ligeramente arqueada; CuA₁ se origina 1/15 antes del final de la celda, CuA₂ surge 1/3 antes del final de la celda. Alas posteriores cenicientas (*P. obscura*) o anaranjado-rojizas (*P. macerata* y *P. scarata*), con bandas negruzcas. Sc+R₁ anastomosada con el tronco radial por $\frac{3}{4}$ de la celda discal, Rs y M₁ pedunculadas, M₂ nace más cerca de M₃ que de M₁, CuA₁ surge 1/8 antes del fin de la celda, CuA₂ surge 1/3 antes del fin de la celda. Genitalia del macho (Figura 10) con gnathos no desarrollado, uncus en forma de gancho (*P. macerata* y *P. scarata*) o recto (*P. obscura*), valvas ensiformes, costa esclerosada con una espina subapical (*P. macerata*), apical (*P. obscura*) o un proceso denticulado subapical (*P. scarata*), juxta bilobulada, con un par de prolongaciones digitiformes aguzadas; saccus dilatado, fuertemente esclerosado. Genitalia de la hembra (Figura 10) con ductus bursae esclerosado, corpus bursae membranoso, subpiriforme; signum como una espina (*P. obscura*) o como una barra esclerosada de posición posterior (*P. macerata* y *P. scarata*)

Distribución: Se distribuye en sectores boscosos y principalmente altoandinos de las Provincias biogeográficas de Maule, Bosque Valdiviano y

Bosque Magallánico (Subregión Subantártica) de la Región Andina, en Chile y Argentina.

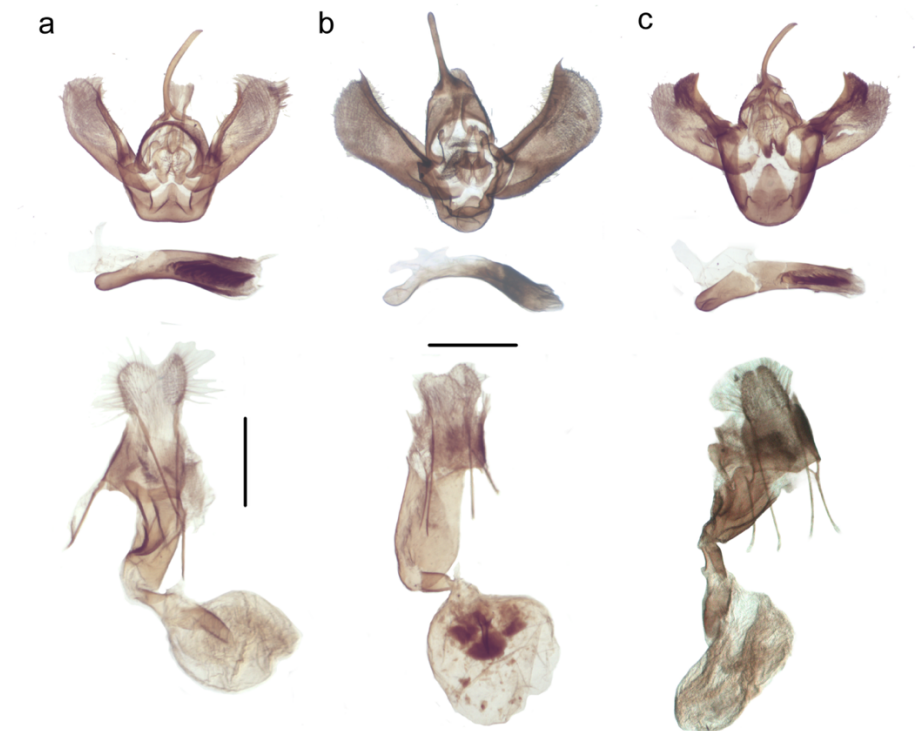


Figura 10.- Armaduras genitales de *Praeapodroma* Heimlich (a) Superior: Genitalia de macho de *P. macerata* (Felder & Rogenhofer) **comb. nov.** en vista ventral con aedeago removido en vista lateral. Inferior: Genitalia de la hembra en vista ventral; (b) Superior: Genitalia de macho de *P. obscura* en vista ventral con aedeago removido en vista lateral. Inferior: Genitalia de la hembra en vista ventral; (c) Superior: Genitalia de macho de *P. scarata* (Felder & Rogenhofer)

comb. nov. en vista ventral con aedeago removido en vista lateral. Inferior:
Genitalia de la hembra en vista ventral;. Barras de escala = 1 mm.

***Praeapodroma macerata* (Felder & Rogenhofer, 1875) comb. nov.**

Heterusia macerata Felder & Rogenhofer, 1875: pl. 130, fig. 7; Angulo &
Casanueva 1981: 21

Larentia macerata (Felder & Rogenhofer). Scoble 1999: 534.

Material tipo: *Heterusia macerata*. Lectotipo (Fig. 12f, aquí designado).
Macho, Chile, etiquetas "TYPE", "Novara CXXX *Heterusia macerata* Chile",
"Genitalia slide Geom.1951-175", y "BMNH(E) 1378772" (NHMUK) (examinado).

Material examinado: **CHILE:** **Prov. Linares:** 2 hembras, Yepo, 12-X-
1951 leg. O. Barros (MZUC-UCCC). **Prov. Diguillín:** 1 macho, Las Trancas 26-
XI-2000, voucher "BC LP 0091", leg. M. Beeche (MZUC-UCCC). **Prov. Malleco:**
1 hembra, Angol 17-IX-1951 leg. nn. (MZUC-UCCC); 1 macho, Malalcahuello,
Corralco, 08-XII-2014, leg. L.E. Parra & C. Rose (MZUC-UCCC); 2 machos y 1
hembra, Malalcahuello, Corralco, 05-XII-2017, voucher "LEPJ33", leg. L.E. Parra
(MZUC-UCCC). **Prov. Osorno:** 1 macho, Puyehue, Aguas Calientes, 21-XI-
1999, voucher "BC LP 0094", leg. M. Beéche (MZUC-UCCC).

Diagnosis: *P. macerata* comparte muchas características anatómicas externas con *P. scarata*, lo que puede dificultar su identificación; sin embargo, la presencia de una banda postmedial difusa, con zonas ocre pálido entre M_1 y M_3 y entre CuA_2 y $1A+2A$ permitiría distinguirla de esta última especie. En cuanto a genitalia destaca por la presencia de una única espina subapical en la costa y la presencia de saccus subcuadrado.

Redescripción: Adultos (Figura 2j). Cabeza con antenas pardo-oscuras, bipectinadas en machos y filiformes en hembras; palpi pardo-oscuro, cortos, exceden $1/3$ el diámetro de los ojos. Tórax con patagia y tégulas pardo-negruzco; patas pardo claras; fórmula tibial 0-2-4. Abdomen pardo-oscuro. Alas anteriores sub-triangulares, pardo-cobrizo, más claro en la mitad distal, termen redondeado y ligeramente oblicuo; banda medial pardo-oscuro, ligeramente sinuosa; banda postmedial difusa, marcada por escamas ocre-pálido entre M_1 y M_3 y entre CuA_2 y $1A+2A$, levemente oblicua hacia la región adterminal; banda subterminal blanquecina en la costa y pardo-oscuro en el resto del ala, zigzagueante; mancha discal presente, pardo oscuro, difuso, ligeramente alargado. Alas posteriores subredondeadas, ligeramente alargadas, anaranjado-rojizas con escamas pardo-oscuro abigarradas; banda medial negruzca, ondulada; banda subterminal ahumada, difusa; banda terminal negruzca; mancha discal presente. Genitalia del macho (Figura 10a): uncus con forma de gancho; gnathos no desarrollado; valvas ensiformes, costa esclerosada con una espina subapical; saccus subcuadrado,

fuertemente esclerosado, margen posterior subtriangular; juxta bilobulada, con un par de prolongaciones digitiformes posteriores aguzadas; transtilla proyectada con un proceso en forma de arco, setoso. Aedeagus tubular, ligeramente curvo; vesica armada con una densa serie de cornutus. Genitalia de la hembra (Figura 10a): Corpus bursae membranoso y subpiriforme, signum como una barra esclerosada en posición posterior; ductus bursae esclerosado, subigual al largo del corpus bursae; antrum alargado, en forma de embudo; apófisis anteriores la mitad del largo de los apófisis posteriores.

Distribución: Desde la Provincia de Linares hasta la Provincia de Osorno. Se distribuye en sectores boscosos de las Provincias biogeográficas de Maule y Bosque Valdiviano (Subregión Subantártica) de la Región Andina.

Periodo de vuelo: Los adultos se han registrado entre septiembre y diciembre.

***Praeapodroma obscura* Heimlich, 1958**

Praeapodroma obscura Heimlich, 1958: 42, figs 1, 2; Scoble 1999: 772.

Material Tipo: *Praeapodroma obscura*. Holotipo: macho, Chile, Curacautín (ZSM). Alotipo: hembra, Chile, Chillán (2100m), 05-I-1955, leg. Heimlich (ZSM) (examinados).

Material examinado: CHILE: Prov. Diguillín: 1 macho y 1 hembra, Cordillera de Chillán, I-1894, leg. Paulsen (MZUC-UCCC); 1 macho, Termas de Chillán, XII-1951, leg. Peña (MZUC-UCCC). **Prov. Malleco:** 1 hembra, Collipulli, Pemehue, sin más datos (MZUC-UCCC). **Prov. Cautín:** 2 machos, Volcán Llaima, 12-XII-1950, voucher “LEPJ137”, leg. Peña (MZUC-UCCC). **Prov. Valdivia:** 1 hembra, Huilo-Huilo, Volcán Mocho-Choshuencho, 15-XI-2010, voucher “LEPJ146”, leg. Roa y Vergara (MZUC-UCCC). **Prov. Osorno:** 3 hembras, Puyehue, Antillanca, 17-XI-1999, leg. M. Beéche (MZUC-UCCC).

Diagnosis: *P. obscura* se diferencia externamente del resto de congéneres por la ausencia de escamas anaranjado-rojizas en las alas posteriores. Con respecto a genitalia destaca por la presencia de una espina apical en las valvas, transtilla proyectada con un proceso espatulado, vesica armada por un cornutus, signum en forma de espina.

Redescripción: Adultos (Figura 2k). Cabeza con antenas pardo-oscuros, bipectinadas en machos y filiformes en hembras; palpi pardo-oscuro, cortos, 1/3 más largos que el diámetro de los ojos. Tórax con patagia y tégulas pardo-negruzco, con escamas pardo claras abigarradas; patas pardo claras; fórmula tibial 0-2-4. Abdomen pardo-oscuro. Alas anteriores sub-triangulares, pardo oscuro, termen redondeado y ligeramente oblicuo; banda basal y antemedial difusas, ligeramente zigzagueantes, pardo oscuras orilladas de pardo claro; banda medial pardo-oscuro, ligeramente aserrada; banda postmedial sinuosa,

marcada por una delgada línea de escamas pardo-oscuros, orillada por escamas pardo-claras; mancha discal presente; banda subterminal zigzagueante, pardo oscura; banda adterminal zigzagueante, marcada por una delgada línea de escamas pardo-claras entre la costa y M_3 ; mancha discal presente. Alas posteriores subtrapezoidales, pardo-grisáceas; mancha discal presente. Genitalia del macho (Figura 10b): uncus recto; gnathos no desarrollado; valvas ensiformes, costa esclerosada con una espina apical; saccus subovalado, dilatado, fuertemente esclerosado, margen posterior subtriangular; juxta bilobulada, con un par de prolongaciones digitiformes posteriores aguzadas; transtilla proyectada con un proceso espatulado, setoso. Aedeagus tubular, ligeramente curvo; vesica armada por un cornutus. Genitalia de la hembra (Figura 10b): corpus bursae membranoso y subpiriforme, signum como una espina; ductus bursae esclerosado, subigual al largo del corpus bursae; antrum alargado, en forma de embudo; apófisis anteriores la mitad del largo de los apófisis posteriores.

Distribución: Desde la Provincia de Diguillín hasta la Provincia de Osorno. Se distribuye en sectores cordilleranos de las Provincias biogeográficas de Maule y Bosque Valdiviano (Subregión Subantártica) de la Región Andina.

Periodo de vuelo: Los adultos se han registrado entre noviembre y enero.

***Praeapodroma scarata* (Felder & Rogenhofer, 1875) comb. nov.**

Fidonia scarata Felder & Rogenhofer, 1875: pl. 129, fig. 7; Angulo & Casanueva 1981: 20

Larentia scarata (Felder & Rogenhofer). Scoble 1999: 534.

Larentia macerata (Felder & Rogenhofer). Brehm *et al.* 2019: 469 (error de identificación).

Material tipo: *Fidonia scarata*. Lectotipo (Fig. 12g, aquí designado). Macho, Chile, etiquetas “TYPE”, “Novara CXXIX *Fidonia scarata* Chile”, “HOLOTYPE verified by J.E. Chainey, 2014”, “Genitalia slide Geom.1951-174”, “*Notoreas scarata*”, y “BMNH(E) 1378771” (NHMUK) (examinado).

Material examinado: **CHILE:** **Prov. Diguillín:** 1 macho y 3 hembras, Pinto, Termas de Chillán, 19-XI-2022, leg. M. Ramos & L.E. Parra (MZUC-UCCC); 1 hembra, Termas de Chillán, 12-XII-1987, leg. H. Ibarra-Vidal (MHNC). **Prov. Ñuble:** 2 machos y 3 hembras, Yungay, BNP Ranchillo Alto, 12-XII-2023, leg. M. Ramos (MZUC-UCCC). **Prov. Malleco:** 2 machos, Malalcahuello, Corralco, 08-XII-2014, voucher “LEPJ95”, leg. L.E. Parra & C. Rose (MZUC-UCCC); 1 macho y 1 hembra, Malalcahuello, Corralco, 05-XII-2017, voucher “LEPJ34”, leg. L.E. Parra (MZUC-UCCC). **Prov. Chiloé:** 1 macho, Ancud, Estación Biológica Senda Darwin, 19-01-2003, leg. Red (MZUC-UCCC). **ARGENTINA: Río Negro:** 1 macho, Bariloche, 30-XI-2007, voucher “BC ZSM Lep 11404”, leg. O. Schmidt (ZSM).

Registros adicionales: CHILE: Prov. Talca: 1 macho, San Clemente, R.N. Altos de Lircay, -35.5932, -71.0073, 01-XI-2022, observado por Vleguzmansalazar y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/141486975>; 1 macho, R.N. Altos de Lircay, -35.6, -71.0489, 28-IX-2023, observado por Mauricio Gutiérrez y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/185363132>. **Prov. Biobío:** 1 hembra, Tucapel, Polcura, -37.256, -71.6518, 14-XII-2024, observado por Flor Susana y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/255318573>. **ARGENTINA: Prov. Río Negro:** San Carlos de Bariloche, Lago Gutiérrez, -41.1939, -71.4206, 03-XII-2023, observado por Gustavo Fernando Durán y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/193921362>. **Prov. Santa Cruz:** El Chaitén, -49.3113, -72.9133, 18-XI-2021, observado por Iarsonnek y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/101500516>.

Diagnosis: *P. scarata* presenta un patrón de maculación similar al de *P. macerata*, sin embargo, es posible distinguirla porque la banda postmedial está fuertemente remarcada con escamas blanquecinas entre la costa y M₂ formando una línea oblicua. En cuanto a genitalia destaca por la presencia de un proceso subapical fuertemente esclerosado y denticulado en la costa, la presencia de saccus subovalado en el macho.

Redescripción: Adultos (Figura 2l). Cabeza con antenas pardo-oscuras, bipectinadas en machos y filiformes en hembras; palpi pardo-oscuro, cortos, 1/3 más largos que el diámetro de los ojos. Tórax con patagia y tégulas pardo-negruzco; patas pardo claras; fórmula tibial 0-2-4. Abdomen pardo-oscuro. Alas anteriores sub-trianguulares, pardo-cobrizo, más claro en la mitad distal, termen redondeado y ligeramente oblicuo; banda antemedial difusa, formada por una línea de escamas pardo-oscuras; banda medial pardo-oscuro, ligeramente sinuosa; banda postmedial oblicua, marcada por escamas blanquecinas entre la costa y M₂; banda subterminal blanquecina en la costa y pardo-oscuro en el resto del ala, zigzagueante; mancha discal presente. Alas posteriores subredondeadas, anaranjado-rojizo con escamas pardo-oscuras abigarradas; banda medial negruzca, ondulada; banda subterminal ahumada, difusa; banda terminal negruzca; mancha discal presente. Genitalia del macho (Figura 10c): uncus con forma de gancho; gnathos no desarrollado; valvas ensiformes, costa esclerosada con un proceso denticulado subapical; saccus subovalado, dilatado, fuertemente esclerosado, margen posterior subtriangular; juxta bilobulada, con un par de prolongaciones digitiformes posteriores aguzadas; transtilla proyectada con un proceso en forma de arco, setoso. Aedeagus tubular, ligeramente curvo; vesica armada por una densa serie de cornuti escalonados. Genitalia de la hembra (Figura 10c): Corpus bursae membranoso y subpiriforme, signum como una barra esclerosada en posición posterior; ductus bursae esclerosado, subigual

al largo del corpus bursae; antrum alargado, en forma de embudo; apófisis anteriores 2/3 del largo de los apófisis posteriores.

Distribución: Desde la Provincia de Talca hasta la Provincia de Chiloé en Chile y entre Río Negro y Santa Cruz en Argentina. Se distribuye en sectores boscosos y preferentemente altoandinos de las Provincias biogeográficas de Maule, Bosque Valdiviano y Bosque Magallánico (Subregión Subantártica) de la Región Andina.

Periodo de vuelo: Los adultos se han registrado entre septiembre y enero.

***Spargania* Guenée, 1858**

Especie tipo: *Spargania magnoliata* Guenée, 1858

Diagnosis: *Spargania* se asemeja externamente a *Praeapodroma* por la maculación; sin embargo, difieren fuertemente en hábitos de vuelo, coloración y morfología de las antenas. En cuanto a genitalia, comparte con *Praeapodroma* y *Ennada* la presencia de procesos subapicales en la costa; sin embargo, se distingue por la forma de la transtilla, el sacculus esclerosado y cucullus extendido. *Spargania* comparte con *Antuluciella* el esclerosamiento proximal del corpus bursae, sin embargo es posible distinguir a *Spargania* por la ausencia de torción. Se diferencia de otros géneros de Ennadini por las siguientes

características de la genitalia: sacculus fuertemente esclerosado, valvas con cucullus membranoso extendido, juxta subcónica.

Redescripción: Adultos (Figura 2m-o). Antenas filiformes en ambos sexos. Alas anteriores subtriangulares; hábitos de vuelo diurno, catemeral o nocturno, coloración y bandeo muy heterogéneos pero la mayoría de representantes tropicales con alas anteriores verdosas y posteriores anaranjadas. Venación alar (Figura 3f): Dos celdas accesorias; Sc libre, R₁ libre surge desde la segunda celda accesoria, R₃ y R₄ pedunculadas, R₂ y R₃₊₄ pedunculadas, R₅ libre surge desde la segunda celda accesoria, termina en el termen; M₂ nace equidistante de M₁ y M₃, M₃ fuertemente arqueada; CuA₁ se origina 1/15 antes del final de la celda, CuA₂ surge 1/3 antes del final de la celda. Alas posteriores. Sc+R₁ anastomosada con el tronco radial por $\frac{3}{4}$ de la celda discal, Rs y M₁ pedunculadas, M₂ nace más cerca de M₃ que de M₁, M₃ equidistante entre M₂ y CuA₁, CuA₁ surge 1/8 antes del fin de la celda, CuA₂ surge 1/3 antes del fin de la celda. Genitalia del macho (Figura 11) con uncus en forma de barra (*S. magnoliata* y *S. luctuata*) o gancho (*S. pastoralis* (Butler) **comb. rev.**), cucullus membranoso y extendido, subredondeado (*S. magnoliata* y *S. luctuata*) o subtriangular (*S. pastoralis* (Butler) **comb. rev.**) sacculus fuertemente esclerosado. Genitalia de la hembra (Figura 11) con corpus bursae subpiriforme, esclerosado en su extremo posterior.

Distribución: *Spargania* se distribuye en el Paleártico, Neártico, Neotrópico y Región Andina.

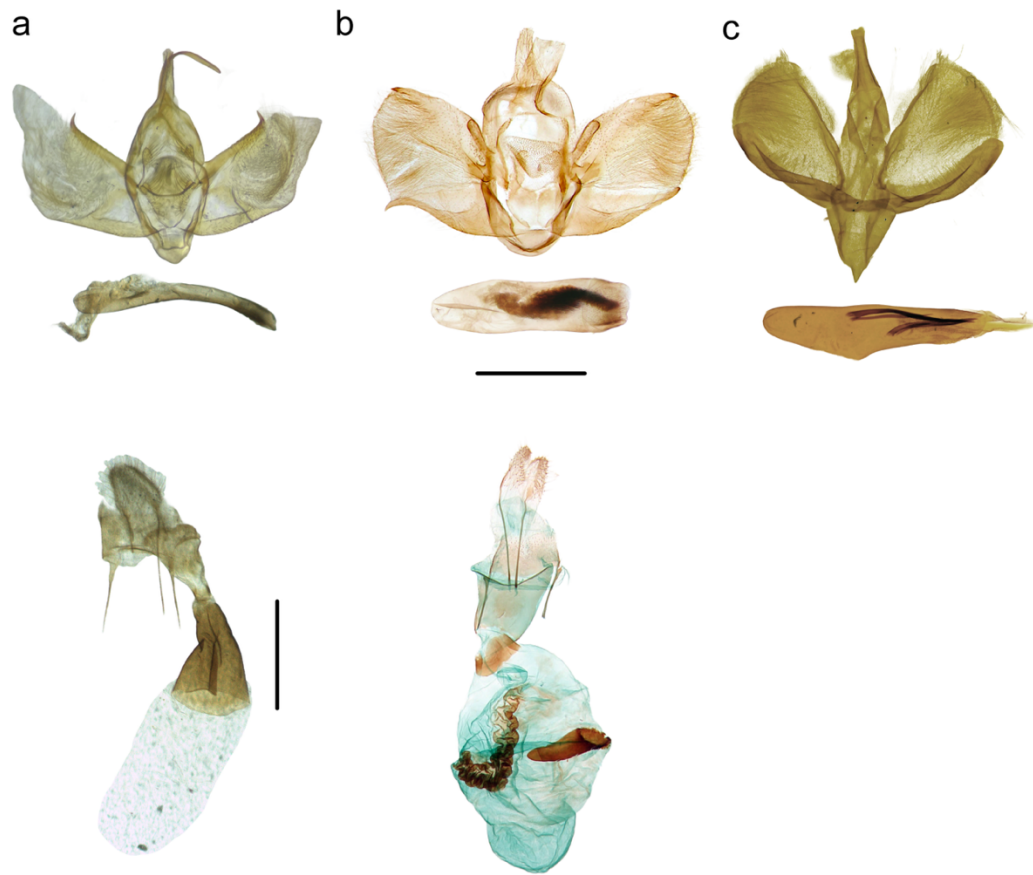


Figura 11.- Armaduras genitales de *Spargania* Guenée (a) Superior: Genitalia de macho de *S. pastoralis* **comb. rev.** en vista ventral con aedeago removido en vista lateral. Inferior: Genitalia de la hembra en vista ventral; (b) Superior: Genitalia de macho de *S. luctuata* en vista ventral con aedeago removido en vista lateral. Inferior: Genitalia de la hembra en vista ventral (fotografías cortesía de

Chris Lewis, British Lepidoptera); (c) Genitalia de macho de *S. magnoliata* en vista ventral con aedeago removido en vista lateral (fotografías cortesía de Cornell University). Barras de escala = 1 mm.

***Spargania pastoralis* (Butler, 1882) comb. rev.**

Ypsipetes pastoralis Butler, 1882: 408; Bartlett-Calvert 1886: 339; Angulo & Casanueva 1981: 32.

Spargania pastoralis (Butler). Butler 1893: 466.

Perizoma pastoralis (Butler). Scoble 1999: 724; Hausmann & Parra 2009: 32.

Material tipo: *Ypsipetes pastoralis*. Lectotipo (Fig. 12h, aquí designado). Hembra, Chile, Chiloé, etiquetas “TYPE” y “Chili 82-107” (NHMUK) (examinado).

Material examinado: CHILE: Prov. Diguillín: 2 hembras, Pinto, Recinto, 15-IX-2019, vouchers “LEJ105” y “LEPJ106”, leg. L.E. Parra (MZUC-UCCC). **Prov. Concepción:** 1 hembra, Concepción, 20-IV-1961, leg. trampas (MZUC-UCCC); 1 hembra, Concepción, 21-III-1962, leg. trampas (MZUC-UCCC); 1 hembra, Concepción, 08-III-1955, leg. trampas (MZUC-UCCC); 1 macho, Concepción, 06-III-1960, leg. trampas (MZUC-UCCC); 1 hembra, Concepción,

27-XII-1960, leg. trampas (MZUC-UCCC); 2 machos, Estación Biológica Hualpén, 06-XII-2022, leg. M. Ramos (MZUC-UCCC); 2 hembras, Hualpén, 21-I-2020, leg. Retamal & Parra (MZUC-UCCC); 1 hembra pinned with pupal exuvia, Lota, Colcura, 11-XI-2012, label “reared on chilco”, leg. Lazo (MZUC-UCCC).

Prov. Arauco: 1 macho, Contulmo, Palo Botado, 02-II-1953, leg. L. Peña (MZUC-UCCC). Biobío Prov.: 1 macho, P.N. Laguna del Laja, 01-XII-2006, voucher “BC LP 0021”, leg. C. Zamora (MZUC-UCCC). **Prov. Malleco:** 1 macho y 1 hembra, Curacautín, Malalcahuello, 05-XII-2017, vouchers “LEPJ66” y “LEPJ67”, leg. L.E. Parra (MZUC-UCCC); 4 machos y 2 hembras, Curacautín, Malalcahuello, 20-I-2017, leg. C. Zamora (MZUC-UCCC); 1 hembra, Curacautín, Río Blanco, 28-II-1995, voucher “BC ZSM Lep 07778”, leg. H. Thoeny (ZSM). **Prov. Cautín:** 3 machos y 3 hembras, Termas de Río Blanco, III-1951, leg. L. Peña (MZUC-UCCC); 1 macho, Termas de Huife, 01-II-2017, leg. L.E. Parra (MZUC-UCCC).

Prov. Valdivia: Panguipulli, Huilo-Huilo, I-1979, leg. Valenzuela (MZUC-UCCC).

Prov. Osorno: 2 machos, Puerto Octay, 19-X-1955, leg. E. Oehrens (MZUC-UCCC); 1 hembra, Anticura, 21-XI-1992, leg. L. Cerda (MZUC-UCCC). **Prov. Llanquihue:** 1 hembra, Maullín, III-1943, leg. n.n. (MZUC-UCCC); 3 hembras, Cochamó, XI-2011, leg. R. Ferhing (MZUC-UCCC); 1 macho, Cochamó, II-2012, leg. R. Ferhing (MZUC-UCCC); 1 hembra, Puerto Montt, Parque Katalapi, 19-X-2018, leg. C. Zamora (MZUC-UCCC). **Prov. Chiloé:** 1 macho, Ancud, Pauldeo, 18-X-1997, leg. Numhauser (MZUC-UCCC); 1 macho, Ancud, Pauldeo, 16-I-1999, leg. Numhauser (MZUC-UCCC); 1 macho, Ancud, Pauldeo, 26-IX-2002,

leg. Numhauser (MZUC-UCCC); 1 macho, Ancud, Pauldeo, 03-X-1997, leg. Numhauser (MZUC-UCCC); 1 hembra, Ancud, Pauldeo, 22-I-1999, leg. Numhauser (MZUC-UCCC); 1 hembra, Ancud, Pauldeo, 15-IX-1998, leg. Numhauser (MZUC-UCCC); 1 macho, Ancud, Pauldeo, 12-X-1998, leg. Numhauser (MZUC-UCCC); 1 hembra, Ancud, Pauldeo, 06-X-1997, leg. Numhauser (MZUC-UCCC). **Prov. Palena:** 3 machos y 3 hembras, Chaitén, 07-II-1982, leg. trampas (MZUC-UCCC); 1 hembra, Chaitén, 15-II-1989, leg. T. Cekalovic (MZUC-UCCC); 1 macho, Estación Huinay, 04-I-2008, voucher “BC ZSM Lep 11657”, leg. A. Hausmann (ZSM); 1 hembra, Estación Huinay, 04-I-2008, voucher “BC ZSM Lep 11255”, leg. A. Hausmann, T. Greifenstein & L. Parra (ZSM); 2 machos y 1 hembra, Estación Huinay, 06-I-2008, vouchers “BC ZSM Lep 11185”, “BC ZSM Lep 11297” y “BC ZSM Lep 11296”, leg. A. Hausmann, T. Greifenstein & L. Parra (ZSM); 2 machos, Estación Huinay, 05-IV-2006, vouchers “BC ZSM Lep 11392” y “BC ZSM Lep 11393”, leg. R. Meyer (ZSM); 1 hembra, Estación Huinay, 20-IV-2006, voucher “BC ZSM Lep 11124”, leg. R. Meyer (ZSM); 1 macho, Estación Huinay, 16-XI-2008, voucher “BC ZSM Lep 26675”, leg. R. Fitzek (ZSM). **Prov. Aysén:** 1 macho, Puerto Cisnes, 22-II-2015, leg. E. Sepúlveda (MZUC-UCCC); 1 hembra, Valle Río Claro, 23-I-2006, leg. L.E. Parra (MZUC-UCCC); 1 macho y 2 hembras, Puerto Raúl Marín Balmaceda, 11-III-2007, vouchers “BC ZSM Lep 11414”, “BC ZSM Lep 11419” y “BC ZSM Lep 11415”, leg. R. Meyer (ZSM).

Citas bibliográficas: Prov. Arauco: Isla Mocha (Mundaca & Parra 2004).

Registros adicionales: CHILE: Prov. Concepción: Hualpén, Los Burros, -36.775, -73.1905, 08-I-2025, observado por Antonio Maureira y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/258063774>. **Prov. Malleco:** P.N. Nahuelbuta, -37.8096, -72.9426, 25-I-2017, observado por Jorge Pérez Schultheiss y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/46851298>. **Prov. Cautín:** Villarrica, Ñancul, -39.2783, -72.271, 29-II-2024, observado por Aart Broekema y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/205753657>. **Prov. Llanquihue:** Ensenada, -41.2194, -72.5448, 04-II-2025, observado por Mssrbox y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/262314932>; Puerto Montt, -41.5118, -73.0711, 26-IX-2021, observado por Fer Cerda Zurita y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/96232403>; Puerto Montt, Piedra Azul, -41.512, -72.778, 17-X-2018, observado por Carlos Zamora y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/34480835>; Calbuco, Caicaen, -41.8003, -73.1611, 10-IV-2023, observado por Fpizarro y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/154583896>; Calbuco, Isla Huar, -41.6676, -72.9618, 07-II-2024, observado por Gloria Oyarzo y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/198622826>. **Prov. Chiloé:** Ancud, -41.8702, -73.8144, 01-II-2025, observado por Vanessa Durán y subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/261668643>; Ancud, Manao, -41.9003, -73.5415, 27-X-2016, observado por Leonardo Tempesta y

subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/22919147>;
 Chonchi, Nalhuitad, -42.528, -73.7998, 10-I-2021, observado por Francisco K y
 subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/67891163>;
 Quellón, -43.1297, -73.6373, 09-II-2020, observado por Carito Yakich y subido a
 iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/70316914>. **Prov.**
Palena: Hornopirén, -41.9578, -72.4641, 15-II-2020, observado por zefidu y
 subido a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/104236035>;
 Chaitén, -42.8935, -72.7428, 16-III-2024, observado por Guillaume Thomas
 Doerig y subido a iNaturalist en:
<https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/204055387>. **Prov. Aysén:** Puerto
 Cisnes, -44.7268, -72.684, 31-X-2020, observado por Marcelo Matamala y subido
 a iNaturalist en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/64970647>.
ARGENTINA: Prov. Tierra del Fuego: Ushuaia, -54.7234, -68.17335, 07-XII-
 2022, observado por Gustavo Fernando Durán y subido a iNaturalist en:
<https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/146010801>; Ushuaia, -54.8144, -
 68.4797, 09-XII-2020, observado por María Regina Silva y subido a iNaturalist
 en: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/66381158>.

Diagnosis: *S. pastoralis* se distingue externamente de las otras especies sudamericanas de *Spargania* por la coloración grisácea de las alas posteriores, siendo afín a las especies de regiones templadas. En cuanto a genitalia, se distingue de *S. magnoliata* y *S. luctuata* por la notable prolongación del cucullus

apicalmente, la gran extensión de la región posterior esclerosada del corpus bursae y ausencia de signum.

Redescripción: Adultos (Figura 2m). Cabeza con antenas pardo-claras, filiformes en ambos sexos; frente y vertex cubiertas por escamas aplanadas verde musgo; palpi verdosos, porrectos. Tórax con patagia y tégulas con escamas verde musgo; patas blanco-grisáceas; fórmula tibial 0-2-4. Abdomen grisáceo. Alas anteriores triangulares, verde musgo con escamas amarillentas abigarradas, termen redondeado con flecos amarillentos; banda basal negruzca, difusa, levemente arqueada; banda antemedial formada por dos líneas negruzcas ligeramente onduladas; banda medial formada por dos franjas oscuras, anchas, con márgenes irregulares, demarcada por una delgada línea de escamas blanquecinas entre la costa y M_3 ; banda subterminal negruzca, aserrada, ancha, notoria solo entre la costa y M_2 ; banda adterminal, negruzca ligeramente sinuada, inconstante; mancha discal visible. Alas posteriores subovaladas, ocre-ceniciento, termen redondeado; banda postmedial gris oscura, difusa, ahumada; mancha discal visible. Genitalia del macho (Figura 11a): uncus en forma de gancho, ligeramente dilatado hacia su mitad distal; gnathos no desarrollado; valvas trapezoidales, cucullus membranoso, proyectado apicalmente, costa esclerosada, con espina subapical, sacculus fuertemente esclerosado; transtilla proyectada con un proceso espatulado distal, setoso; juxta subcónica, con un par de procesos anterolaterales setosos; saccus fuertemente esclerosado,

ligeramente dilatado posteriormente, margen anterior recto. Aedeagus tubular, subrecto; vesica inermis. Genitalia de la hembra (Figura 11a): corpus bursae membranoso y ovalado en la mitad distal, mitad proximal fuertemente esclerosada; ductus bursae 1/3 de la longitud del corpus bursae; antrum alargado, en forma de embudo; apófisis anteriores de largo subigual a los apófisis posteriores.

Distribución: Desde la Provincia de Concepción hasta la Provincia de Tierra del Fuego. Se distribuye en sectores boscosos de las Provincias biogeográficas Maule, Bosque Valdiviano y Bosque Magallánico (Subregión Subantártica) de la Región Andina, en Chile y Argentina.

Periodo de vuelo: Los adultos se han registrado entre septiembre y abril.

Biología: Estados inmaduros desconocidos. Un ejemplar perteneciente a la colección entomológica del MZUC-UCCC se encuentra depositado junto a su exuvia pupal y una etiqueta registra su planta hospedera como “chilco” (*F. magellanica*; Onagraceae).

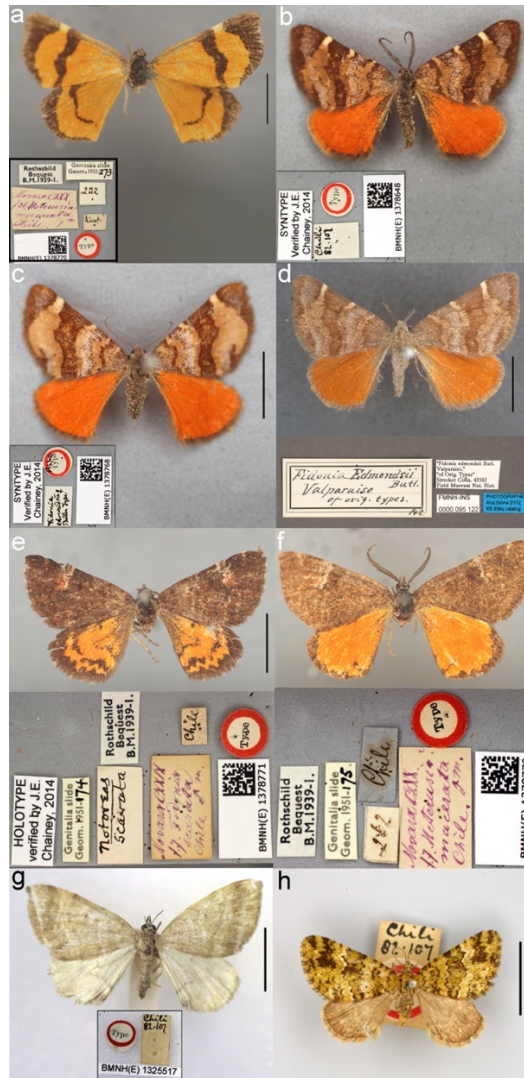


Figura 12.- Ejemplares tipo y etiquetas de Ennadini designados en este estudio.

(a) Lectotipo de *Heterusia mesenata* Felder & Rogenhofer; (b) Lectotipo de *Fidonia edmondsii* Butler; (c) Alolectotipo de *F. edmondsii* Butler; (d) Paralectotipo de *F. edmondsii* Butler; (e) Lectotipo de *Cidaria ceres* Butler; (f) Lectotipo de *H. macerata* Felder & Rogenhofer; (g) Lectotipo de *F. scarata* Felder & Rogenhofer; (h) Lectotipo de *Ypsipetes pastoralis* Butler. Barra de escala = 5 mm.

Discusión

La tribu Ennadini, originalmente erigida por Brehm *et al.* (2019) para incluir taxones principalmente del “Nuevo Mundo”, es corroborada en este estudio como un grupo monofilético fuertemente respaldado (PP= 0,99), tanto por la topología de la filogenia como por una evaluación morfológica comparativa detallada. Este resultado es congruente con estudios filogenéticos previos donde se estimaron las relaciones evolutivas de taxones superiores (subfamilias y tribus) en Geometridae (Brehm *et al.* 2019; Ghanavi *et al.* 2025). Además, aquí se propone por primera vez una diagnosis formal de la tribu basada en rasgos anatómicos diferenciales como venación alar, desarrollo del saccus, juxta, transtilla y la forma del corpus bursae y signa, los cuales permiten distinguir a Ennadini de otras tribus relacionadas del complejo Larentiini s.l.

Los resultados entregados en este estudio permiten, adicionalmente, una revisión taxonómica profunda de los linajes australes tradicionalmente asignados a géneros como *Larentia* o *Nebula*, proponiendo tres nuevos géneros para especies andino-patagónicas cuya taxonomía había sido hasta ahora problemática.

A pesar de los avances taxonómicos y de la sólida reconstrucción filogenética obtenida, este estudio presenta ciertas limitaciones que deben ser consideradas. En primer lugar, la cobertura de muestreo molecular fue incompleta en algunos marcadores nucleares, lo que puede haber afectado la

resolución de ciertos nodos internos. Asimismo, el género *Spargania* incluye en este análisis varias OTUs sin identificación específica o basadas únicamente en secuencias públicas, lo que impide una revisión morfológica exhaustiva y un tratamiento taxonómico más sólido. Además, la escasez de información sobre estados inmaduros, historia de vida y ecología en muchas especies restringe la posibilidad de identificar sinapomorfías larvales o explorar correlaciones entre especialización trófica y evolución morfológica, aspectos que podrían reforzar la delimitación tribal y genérica aquí propuesta.

Desde una perspectiva macroevolutiva, Ennadini exhibe una estructuración filogenética y temporal entre linajes australes y tropicales. Las principales divergencias de los linajes australes, representados por los géneros *Ennada*, *Praeapodroma*, *Antuluciella* **gen. nov.**, *Incantia* **gen. nov.** y *Kuyenusia* **gen. nov.**, habrían ocurrido entre 26 y 12 Ma, mientras que las divergencias de los linajes principalmente tropicales de *Spargania* se estiman entre 21 y 6 Ma. Este patrón sugiere una diferenciación más temprana de los linajes del Cono Sur dentro de la historia evolutiva de la tribu. Los complejos procesos geológicos y climáticos que afectaron Sudamérica durante el Oligoceno y Mioceno, incluyendo la elevación progresiva de los Andes de sur a norte y de este a oeste, la formación de la diagonal árida sudamericana, el cambio de dirección del flujo amazónico y la transición desde biomas subtropicales a bosques templados modelaron la evolución de numerosos taxones (Ortiz-Jaureguizar & Cladera 2006; Antonelli *et al.* 2009; Garzione *et al.* 2008; Quintero & Jetz 2018) incluyendo Lepidoptera

(Chazot *et al.* 2016; Espeland *et al.* 2018). La concentración de géneros endémicos en el cono sur, varios de ellos monoespecíficos, podría reflejar tanto una historia de aislamiento prolongado como una retención de rasgos ancestrales debido a la acción de barreras históricas.

La divergencia estimada para el grupo corona de Ennadini fue de 29,8 Ma (27,6-31,5 Ma, HPD 95%), durante el Oligoceno. Esta estimación es aproximadamente 9 Ma más antigua que la propuesta por Ghanavi *et al.* (2025), quienes reportaron una edad promedio de 21 Ma para el mismo nodo. Esta discrepancia puede atribuirse al uso de un fósil calibrador en el presente estudio (*H. potrita*), en contraste con modelos basados solo en tasas de sustitución. Diversos estudios han demostrado que las estimaciones sin fósiles tienden a subestimar los tiempos de divergencia, particularmente en clados con alta extinción o diversificación temprana, mientras que los fósiles usados como límites mínimos tienden a expandir los intervalos de HPD y producir estimaciones más antiguas (Donoghue & Benton 2007; Ho & Phillips 2009; Forest 2009; Parham *et al.* 2012; Sauquet *et al.* 2012).

En conjunto, los resultados aquí presentados permiten no solo reformular la clasificación interna de Ennadini, sino también identificar potencialmente patrones macroevolutivos de asincronía y estructuración entre regiones templadas y tropicales. A pesar de las limitaciones, esta filogenia calibrada sienta las bases para abordar, en el capítulo siguiente, la evolución biogeográfica del

grupo y comprender el origen y expansión de esta tribu a través del tiempo y el espacio.

CAPÍTULO 2.- HISTORIA BIOGEOGRÁFICA DE LA TRIBU ENNADINI **(LEPIDOPTERA: GEOMETRIDAE): ANÁLISIS DE ÁREAS ANCESTRALES Y** **DINÁMICA ESPACIAL A TRAVÉS DEL TIEMPO**

Introducción

Los taxones que están ampliamente distribuidos, cosmopolitas o que ocupan áreas geográficas disjuntas a través de masas continentales, muestran un patrón de distribución actual producto de procesos históricos como son la vicarianza, dispersión a larga distancia o la combinación de ambos procesos (Sanmartín & Ronquist 2004, Thomas *et al.* 2014; Luebert *et al.* 2017; Nge *et al.* 2021; Lin *et al.* 2024; Leong *et al.* 2025). Dado que las historias evolutivas y biogeográficas de los linajes se encuentran estrechamente relacionadas entre sí (Sanmartín 2012), el uso de filogenias calibradas ha permitido la evaluación de historias biogeográficas complejas probando diferentes modelos biogeográficos y eventos (Matzke 2013a).

El “Chilean Winter Rainfall-Valdivian Forest” constituye un punto caliente de biodiversidad en el cono sur de Sudamérica (Myers *et al.* 2000), caracterizado por un alto nivel de endemismo y linajes relictuales que reflejan una compleja historia de aislamiento geográfico, cambios climáticos y procesos de diversificación local (Arroyo *et al.* 2004; Hinojosa & Villagrán 1997; Villagrán &

Armesto 2005; Moreira-Muñoz 2011). El debate sobre cómo se genera la biodiversidad en los puntos calientes ha dado lugar a diversas hipótesis macroevolutivas, entre las que destacan aquellas que definen estas áreas como “centros de origen” (mayores tasas de especiación), “centros de supervivencia” (menores tasas de extinción) o “centros de acumulación” (mayores tasas de inmigración) (Croizat *et al.* 1974; Pandolfi 1992; Briggs 2003; Mora *et al.* 2003; Goldberg *et al.* 2005; Roy & Goldberg 2007; Bellwood & Meyer 2009; Bowen *et al.* 2013; Wang *et al.* 2025). Se ha propuesto que esta última hipótesis explicaría el mayor endemismo en las zonas templadas en contraste con las zonas tropicales (Igea & Tanentzap 2019; Wang *et al.* 2025). En este contexto, el cono sur de Sudamérica ofrece un escenario interesante para entender el papel histórico de las regiones templadas en la conformación de la biodiversidad continental, ya que se han identificado linajes profundamente divergentes respecto a sus contrapartes tropicales, lo que sugiere que la historia evolutiva de muchos grupos podría incluir un rol más activo del dominio extratropical de lo que tradicionalmente se ha asumido (Antonelli *et al.* 2009; Scherson *et al.* 2017; Hernández-Mazariegos *et al.* 2023).

Los geométridos son un megadiverso grupo de lepidópteros extendidos alrededor de todo el planeta, con excepción de los polos, cuya historia se remonta al límite Cretácico-Paleógeno (Yamamoto & Sota 2007; Wahlberg *et al.* 2010; Kawahara *et al.* 2019; Ghanavi *et al.* 2025). Exhiben su mayor diversidad en el Neotrópico (Gaston *et al.* 1995), misma región biogeográfica que se ha sugerido

como el área ancestral de su ancestro común más reciente (MRCA) (Ghanavi *et al.* 2025). Si bien, los estudios biogeográficos en Geometridae son aún incipientes en Sudamérica debido a la falta de esclarecimiento del estatus sistemático de un gran porcentaje de taxones (Brehm *et al.* 2019; Ramos-González *et al.* 2024), los estudios que se han llevado a cabo en esta región han aplicado un concepto amplio de “Neotrópico” para distinguir a la fauna sudamericana sin diferenciar a la Región Andina como una unidad biogeográfica distinta (Morrone 2014, 2015; Brehm *et al.* 2019; Murillo-Ramos *et al.* 2021) enfocándose principalmente en analizar taxones de niveles jerárquicos superiores (familia, subfamilia) a escala global.

Entre la fauna de geométridos americanos la tribu Ennadini destaca como una unidad taxonómica particularmente adecuada para evaluar escenarios biogeográficos entre dominios tropicales y extratropicales. Este grupo se compone principalmente de linajes americanos, con una diversidad que se distribuye desde Canadá hasta Tierra del Fuego, incluyendo una especie holártica (Scoble 1999; Brehm *et al.* 2019; Rajaei *et al.* 2022; Ramos-González *et al.* 2026). Brehm *et al.* (2019) sugieren un origen “Neotropical” para el grupo basándose en su alta diversidad tropical. Sin embargo, resulta relevante el hecho de que la diversidad de Ennadini se distribuye de forma desigual: mientras en las regiones tropicales se concentra el mayor número de especies, estas se agrupan casi exclusivamente en el género *Spargania* Guenée, mientras que en el Neártico y particularmente en el cono sur de Sudamérica, si bien la riqueza de especies

es menor, se observa una mayor diferenciación a nivel de géneros, incluyendo linajes morfológica y genéticamente divergentes, muchos de ellos endémicos y monoespecíficos (Brehm *et al.* 2019; Ramos-González *et al.* 2026). Esta disparidad plantea interrogantes sobre la historia evolutiva del grupo y el posible papel protagónico de esta región templada en la diversificación del grupo. Por tanto, no está claro si los linajes del cono sur representan una diversificación reciente producto de colonizaciones tropicales, o si por el contrario constituyen remanentes de una historia más antigua, con eventos recurrentes de dispersión, extinción local y retención diferencial de linajes.

Este estudio busca responder si la mayor concentración de especies de Ennadini en regiones tropicales refleja un origen estrictamente neotropical, o bien una historia biogeográfica más compleja, marcada por contribuciones significativas desde las regiones extratropicales, particularmente del cono sur de Sudamérica. Por tanto, aquí se analiza la historia biogeográfica de la tribu Ennadini mediante la reconstrucción de áreas ancestrales, cuantificación de eventos biogeográficos y estimación de la dinámica de dispersión del grupo a lo largo de su evolución. Se presta especial atención a la direccionalidad de los eventos entre regiones tropicales y extratropicales, la contribución relativa de cada dominio al ensamblaje actual de la fauna, y el tipo de eventos cladogenéticos predominantes en su diversificación para proporcionar un marco empírico robusto que permita reevaluar el origen y expansión histórica de la tribu, así como su relación con los patrones de diversidad observados actualmente.

Hipótesis: La distribución actual de Ennadini refleja una historia biogeográfica originada en los Andes australes y posteriormente moldeada por una dinámica de dispersión asimétrica hacia regiones tropicales, las cuales actuaron como centros de acumulación de linajes.

Objetivos: A) Inferir el área ancestral de la tribu Ennadini utilizando modelos probabilísticos de biogeografía histórica. B) Evaluar la direccionalidad de los eventos de dispersión tanto entre dominios tropicales y extratropicales como entre áreas geográficas específicas. C) Caracterizar la acumulación temporal de linajes en regiones tropicales y extratropicales mediante la identificación y cuantificación de eventos biogeográficos anagenéticos y cladogenéticos, con el fin de comprender los procesos que han configurado su distribución actual.

Materiales y métodos

Reconstrucción de áreas ancestrales:

Para inferir la evolución biogeográfica de la tribu Ennadini se utilizó la filogenia calibrada más completa del grupo hasta la fecha (ver Capítulo 1, Ramos-González *et al.* 2026), obtenida a partir de un análisis molecular multilocus y calibrada en BEAST2 bajo un enfoque de reloj relajado lognormal. Las relaciones filogenéticas y los tiempos de divergencia estimados en este árbol MCC sirvieron como marco para todos los análisis posteriores.

Se definieron seis regiones geográficas discretas, basadas en unidades ecogeográficas amplias con historia evolutiva independiente y relevancia biogeográfica documentada para la biota terrestre (Morrone 2014, 2015). Las áreas corresponden a: (1) Andes australes (A), (2) Andes tropicales (B), (3) Amazonía (C), (4) Mesoamérica (D), (5) Neártico (E) y (6) Paleártico (F). Esta delimitación permite distinguir entre dominios tropicales (B, C y D) y extratropicales (A, E y F), e incorpora tanto zonas de alta diversidad actual como regiones que han actuado históricamente como corredores o barreras biogeográficas.

La distribución geográfica de cada taxón fue codificada en una matriz de presencia-ausencia, considerando exclusivamente registros confiables provenientes de literatura especializada, material examinado y observaciones validadas en plataformas de ciencia ciudadana (e.g., GBIF). Se permitió un

tamaño máximo de rango de tres áreas por especie, en concordancia con la distribución observada en los taxones analizados. Adicionalmente, se definió una matriz de áreas permitidas, restringiendo las combinaciones de rangos a aquellas geográficamente plausibles según criterios de adyacencia y coherencia biogeográfica.

La reconstrucción de áreas ancestrales se llevó a cabo en el paquete BioGeoBEARS v.1.1.3 (Matzke 2013b, 2014) en R, evaluando distintos modelos biogeográficos que representan alternativas en la evolución de los rangos geográficos. Se compararon los modelos DEC (Dispersal-Extinction-Cladogenesis), DIVALIKE (basado en dispersión y vicariancia) y BAYAREALIKE (basado en modelos de dispersión sin vicariancia explícita), incluyendo en cada caso sus variantes con incorporación de salto fundador (+J). La comparación entre modelos se realizó mediante el criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc), seleccionando como modelo óptimo aquel con menor valor de AICc.

Adicionalmente, se evaluaron dos esquemas biogeográficos: (1) un modelo estratificado en el tiempo, que incorpora cambios en conectividad entre áreas mediante matrices de multiplicadores de dispersión definidas para cada intervalo temporal, y (2) un modelo no estratificado, que asume tasas constantes de dispersión a lo largo del tiempo. En el esquema estratificado, los multiplicadores de dispersión se asignaron en función de la plausibilidad

paleogeográfica y ecológica (1.0 = dispersión sin restricción; 0.7-0.5 = conectividad moderada; 0.1 = dispersión difícil; 0.01 = dispersión casi imposible). Este esquema fue definido a partir de tres intervalos temporales del Cenozoico (30-15 Ma, 15-5 Ma y 5-0 Ma), seleccionados en función de eventos geológicos y climáticos relevantes en América, incluyendo el levantamiento andino, la formación de corredores montanos en Centroamérica y el cierre del Istmo de Panamá. La comparación entre ambos enfoques se realizó mediante AICc, seleccionando el esquema con mejor ajuste global a los datos, en función del modelo de evolución de rangos geográficos con menor AICc en cada caso.

Mapeo Estocástico Biogeográfico (BSM)

Sobre la base del modelo seleccionado, se implementó un análisis de Mapeo Estocástico Biogeográfico (Biogeographical Stochastic Mapping, BSM) (Dupin *et al.* 2017) para estimar la incertidumbre en las reconstrucciones de rangos ancestrales y cuantificar los eventos de cambio de rango a lo largo de la historia evolutiva del grupo.

El BSM simula múltiples historias posibles de cambios de rango, incluyendo tiempos y ubicaciones de eventos anagenéticos y cladogenéticos en los nodos y a lo largo de las ramas, condicionadas al modelo y a los datos observados (Dupin *et al.* 2017). Se realizaron 1000 simulaciones independientes,

fijando la semilla aleatoria en “12345” para garantizar la reproducibilidad de los resultados.

Los eventos inferidos a partir del BSM se clasificaron según tipo, nodo o rama y transición de rango. Para la construcción de redes globales de dispersión, cada evento anagenético fue representado como una transición entre un área de origen y un área de destino. El área de destino se definió como el área incorporada en el cambio de rango, mientras que el área de origen fue asignada como una de las áreas presentes en el rango previo compatible con una matriz de conectividad definida a priori.

De manera complementaria, para evaluar la direccionalidad de la dispersión entre regiones, cada evento anagenético fue descompuesto en todas las combinaciones posibles entre el área ganada y las áreas presentes en el rango previo, permitiendo capturar de forma más completa las transiciones entre áreas.

Dinámica temporal de linajes

Las áreas fueron agrupadas en dos categorías macrobiogeográficas: tropicales (B, C y D) y extratropicales (A, E y F). Cada evento fue clasificado según la categoría del área de origen y del área de destino, permitiendo distinguir entre eventos dentro de una misma categoría y entre categorías.

Dado que el árbol filogenético se encuentra calibrado en tiempo, cada evento fue asignado a intervalos geológicos amplios (Oligoceno [33,9 - 23,03 Ma], Mioceno [23,03 - 5,33 Ma], Plioceno [5,33 - 2,58 Ma] y Pleistoceno [2,58 - 0 Ma]). Esto permitió cuantificar la frecuencia relativa de eventos anagenéticos y cladogenéticos a lo largo del tiempo, así como evaluar patrones de direccionalidad de dispersión entre periodos. Adicionalmente, se estimaron tasas de eventos de dispersión normalizando el número de eventos por la duración de cada intervalo temporal.

Con el fin de explorar la dinámica temporal de la ocupación de regiones biogeográficas, se estimó el número de linajes presentes en regiones tropicales y extratropicales a lo largo del tiempo utilizando los resultados del mapeo estocástico. Para ello, en cada punto temporal se identificaron los estados de rango activos en las simulaciones del BSM. Así, cada una de las 1000 simulaciones fue evaluada a lo largo del eje temporal de la filogenia, identificando en cada punto temporal los estados de rango activos en las ramas presentes en dicho momento. Cada linaje fue clasificado según su afinidad tropical o extratropical en función de las áreas que componen su rango, permitiendo asignar una contribución proporcional a cada categoría en función de las probabilidades de estado ancestral. De esta forma, el número de linajes fue estimado de manera ponderada, evitando una asignación discreta de estados. La variabilidad entre simulaciones fue incorporada mediante intervalos de confianza

del 95%, estimados a partir de los percentiles 2,5% y 97,5% de las simulaciones. Todos los análisis biogeográficos se realizaron en R v.4.5.1 (R Core Team 2025).

Resultados

Selección de modelos biogeográficos

La comparación entre modelos biogeográficos indicó que el modelo DEC no estratificado presentó el mejor ajuste a los datos ($AICc = 115,538$; Tabla 3). El modelo DEC estratificado mostró un ajuste ligeramente inferior con un $\Delta AICc = 0,57$ respecto al modelo no estratificado, lo que indica que ambos modelos presentan un soporte comparable, aunque el modelo no estratificado fue preferido por su mayor parsimonia. Las variantes con parámetro +J no mostraron mejoras sustanciales en el ajuste, presentando valores de $AICc$ mayores que sus equivalentes sin este parámetro. En conjunto, estos resultados indican que el modelo DEC sin incorporación de salto fundador y sin estratificación temporal representa la mejor explicación de los datos.

El modelo DEC no estratificado presentó tasas de dispersión y extinción estimadas de $d = 0,0198$ y $e = 0,2719$, respectivamente. En comparación, el modelo DEC estratificado mostró valores mayores para ambos parámetros ($d = 0,0408$; $e = 0,36$), lo que sugiere que la incorporación de estratificación temporal

incrementa las tasas estimadas de cambio de rango sin traducirse en una mejora sustancial del ajuste del modelo.

Tabla 3.- Comparación de modelos biogeográficos implementados en BioGeoBEARS.

Modelo	LnL	k	AIC	AICc	ΔAIC	$\Delta AICc$	wAIC	wAICc
DEC	-55,607	2	115,214	115,538	0,000	0,000	0,216	0,231
DEC estratificado	-55,892	2	115,784	116,108	0,570	0,570	0,162	0,174
BAYAREALIKE estratificado	-56,108	2	116,216	116,540	1,002	1,002	0,131	0,140
BAYAREALIKE+J estratificado	-55,367	3	116,734	117,401	1,520	1,862	0,101	0,091
DIVALIKE+J	-55,410	3	116,820	117,487	1,606	1,948	0,097	0,087
DEC+J	-55,564	3	117,128	117,795	1,914	2,256	0,083	0,075
BAYAREALIKE	-56,792	2	117,584	117,908	2,370	2,370	0,066	0,071
BAYAREALIKE+J	-55,655	3	117,310	117,977	2,096	2,438	0,076	0,068
DEC+J estratificado	-55,891	3	117,782	118,449	2,568	2,910	0,060	0,054
DIVALIKE+J estratificado	-57,736	3	121,472	122,139	6,258	6,600	0,009	0,009
DIVALIKE	-74,510	2	153,020	153,344	37,806	37,806	0,000	0,000
DIVALIKE estratificado	-75,887	2	155,774	156,098	40,560	40,560	0,000	0,000

Reconstrucción de áreas ancestrales

La reconstrucción de áreas ancestrales bajo el modelo DEC no estratificado revela una estructura espacial coherente a lo largo de la filogenia (Fig. 13). En los nodos más profundos del árbol se infiere un rango ancestral compuesto que incluye los Andes australes y los Andes tropicales (AB), lo que sugiere una distribución ancestral amplia a lo largo del gradiente andino. Este rango es posteriormente subdividido en linajes asociados a cada una de estas regiones, consistente con un proceso de fragmentación geográfica del rango ancestral y una estructuración espacial temprana dentro del grupo.

En nodos posteriores, la presencia de rangos compuestos como BD indica la expansión de linajes hacia Mesoamérica desde regiones andinas. De manera similar, se observan expansiones hacia Amazonía (C), desde donde se originan conexiones adicionales con otras regiones del continente. Estas dinámicas sugieren un patrón consistente con una expansión progresiva desde regiones del sur de Sudamérica hacia latitudes más septentrionales, evidenciado por la secuencia de rangos ancestrales inferidos desde los Andes australes y tropicales hacia Mesoamérica y posteriormente hacia el Neártico (E) y el Paleártico (F).

A lo largo del árbol se observa una fuerte estructuración geográfica, con clados que mantienen afinidades regionales relativamente conservadas,

especialmente en los Andes australes y regiones tropicales, junto con eventos puntuales de expansión hacia otras áreas.

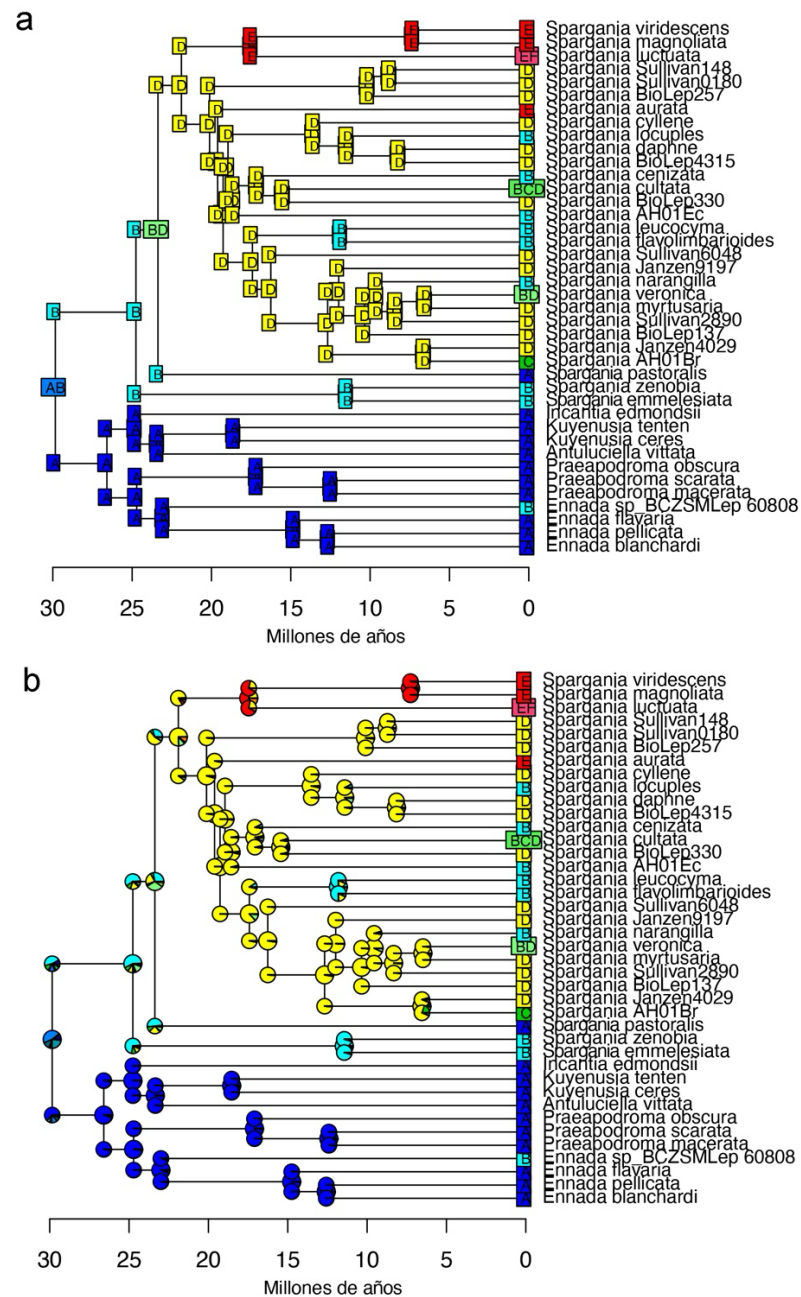


Figura 13.- Reconstrucción de áreas ancestrales en la tribu Ennadini bajo el modelo DEC no estratificado. A) Estados ancestrales más probables en cada nodo, representados mediante letras de colores correspondientes a las

combinaciones de áreas geográficas inferidas. (B) Probabilidades marginales de los estados ancestrales en cada nodo, representadas mediante gráficos de torta. Las áreas geográficas consideradas corresponden a: Andes australes (A), Andes tropicales (B), Amazonía (C), Mesoamérica (D), Neártico (E) y Paleártico (F). El eje horizontal indica el tiempo en millones de años.

Mapeo estocástico biogeográfico

El análisis de mapeo estocástico biogeográfico (BSM) permitió evaluar la consistencia entre las reconstrucciones de áreas ancestrales obtenidas bajo el modelo DEC no estratificado y las historias geográficas simuladas. El modelo DEC incorpora parámetros que representan procesos anagenéticos, asociados a las tasas de dispersión (d) y extinción local (e), así como parámetros cladogenéticos que describen distintos modos de especiación, incluyendo vicarianza (v), especiación simpátrica (y) y eventos de tipo subset (s) (Matzke 2013b).

La comparación entre las probabilidades marginales de estados ancestrales inferidas mediante DEC y los promedios obtenidos a partir de 1000 simulaciones de BSM mostró una alta concordancia entre ambos enfoques (Fig.14). Estos resultados indican que las historias geográficas simuladas mediante BSM son altamente consistentes con las reconstrucciones de áreas

ancestrales obtenidas bajo el modelo, lo que respalda la robustez de las inferencias realizadas.

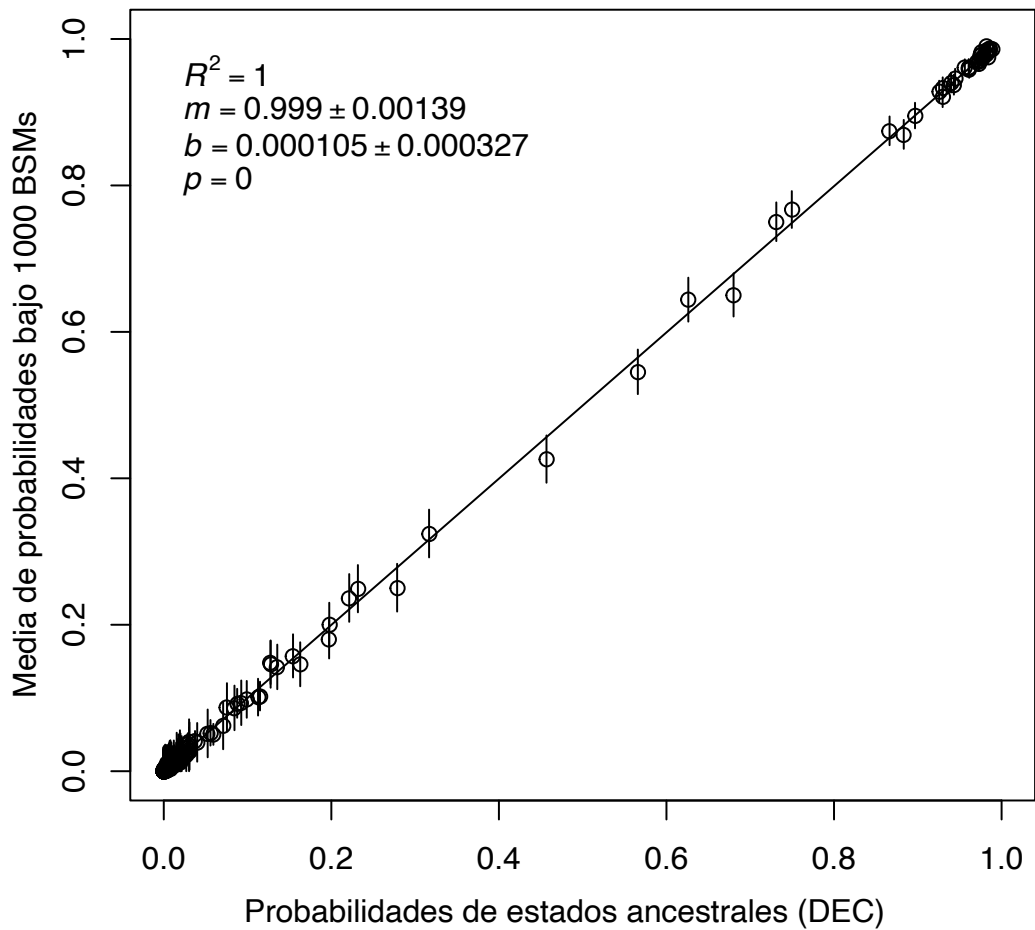


Figura 14.- Correlación entre las probabilidades de estados ancestrales estimadas por máxima verosimilitud bajo el modelo DEC y las probabilidades promedio obtenidas a partir de 1000 mapeos estocásticos (BSM).

Los histogramas derivados de los 1000 mapeos estocásticos biogeográficos (BSM) muestran una distribución consistente en la frecuencia de los distintos tipos de eventos inferidos a lo largo de las simulaciones con curvas unimodales (Fig. 15). La dispersión anagenética constituye el tipo de evento más frecuente, con valores cercanos a 30 eventos por simulación, lo que indica una contribución dominante de la expansión de rango a lo largo de las ramas en la historia del grupo.

En cuanto a los eventos cladogenéticos, la simpatría estrecha (narrow sympatry) presenta una distribución concentrada en valores relativamente altos (aproximadamente 36 eventos por simulación), lo que indica que ambos linajes descendientes heredan una misma área del rango ancestral. En contraste, los eventos de simpatría de subconjunto (subset sympatry), en los cuales uno de los linajes hereda el rango ancestral y el otro hereda solo un área, muestran frecuencias considerablemente más bajas, inferiores a 7 eventos por simulación.

Por otra parte, los eventos de vicarianza presentan bajas frecuencias, concentradas en valores cercanos a 2-4 eventos por simulación, lo que sugiere que la fragmentación del rango ancestral en unidades geográficas disyuntas ha sido poco frecuente a lo largo de la historia evolutiva del grupo.

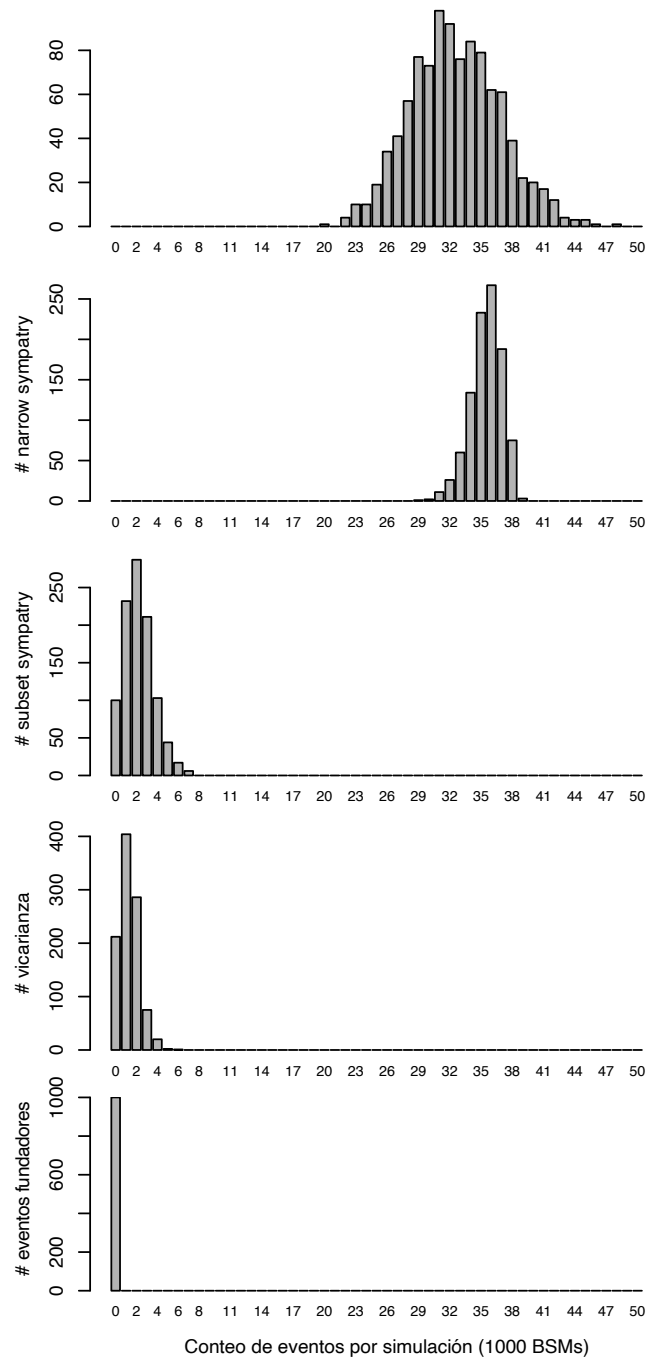


Figura 15.- Distribución de la frecuencia de eventos anagenéticos y cladogenéticos en 1000 simulaciones de mapeo estocástico biogeográfico (BSM) bajo el modelo DEC.

Este patrón es consistente con la distribución de los eventos cladogenéticos más probables a lo largo de la filogenia (Fig. 16), donde la mayoría de los nodos están dominados por eventos de simpatría estrecha, con proporciones superiores a 0,95. Sin embargo, un evento de vicarianza profundo constituye el evento más probable (0,477).

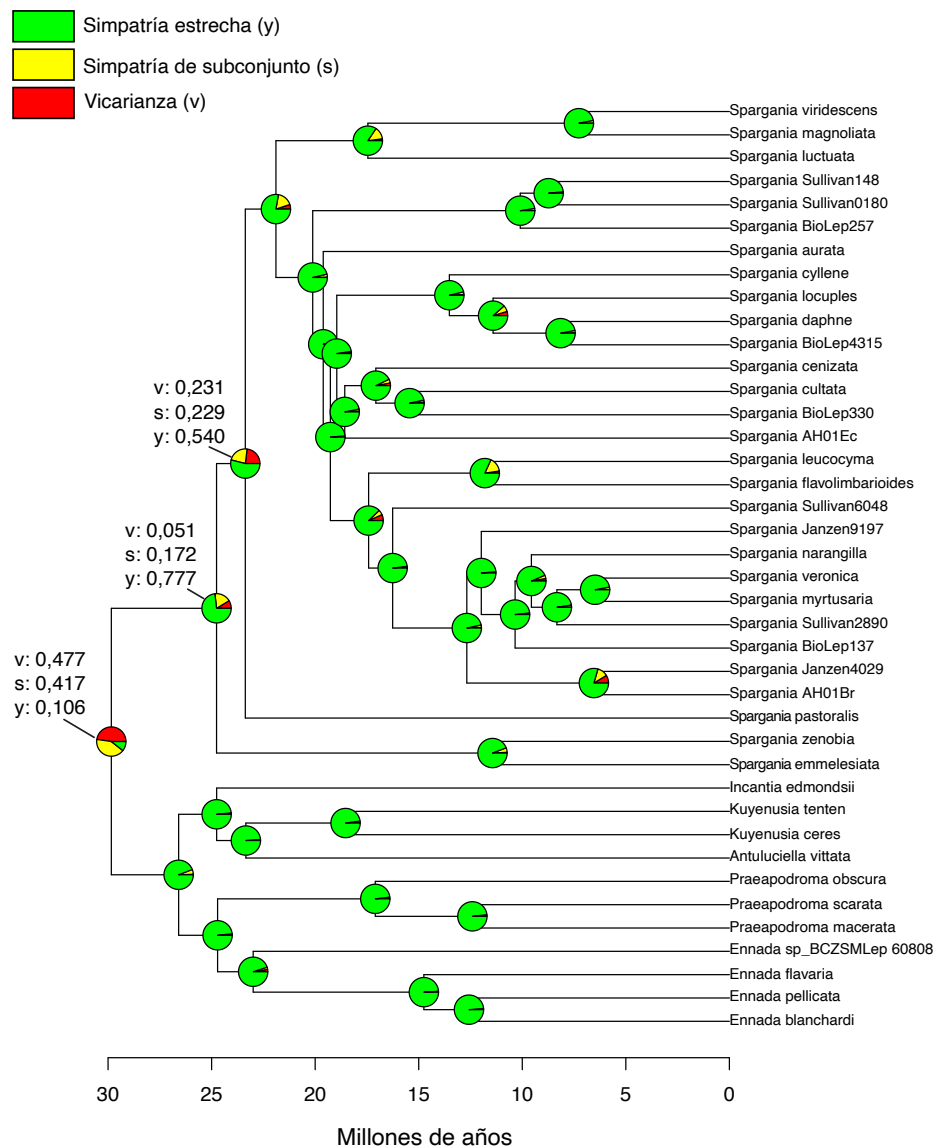


Figura 16.- Eventos cladogenéticos más probables por nodo en Ennadini bajo el modelo DEC no estratificado. Los gráficos de torta representan la frecuencia relativa de eventos a partir de 1000 mapeos estocásticos biogeográficos (BSM). Los valores de frecuencia se muestran para los nodos con mayor incerteza.

Las estimaciones de la frecuencia de dispersión anagenética entre pares de regiones, obtenidas a partir del análisis de mapeo estocástico biogeográfico (BSM) (Fig. 17), muestran que los flujos de dispersión más intensos se concentran en un núcleo tropical conformado por los Andes tropicales (B), Amazonía (C) y Mesoamérica (D), evidenciando una alta conectividad entre estas áreas.

Dentro de este núcleo, Mesoamérica (D) destaca como la principal región exportadora, presentando las mayores frecuencias relativas de dispersión hacia otras áreas como los Andes tropicales (B) (0,259), así como flujos importantes hacia el Neártico (E) (0,13) y la Amazonía (C) (0,119). Las transiciones entre los Andes australes (A), los Andes tropicales (B) y la Amazonía (C) presentan frecuencias moderadas a bajas (con valores que varían desde 0,097 para A hacia B hasta 0,02 para C hacia A), reflejando una conectividad limitada entre estas regiones. De manera similar ocurre con las áreas extratropicales del hemisferio norte, donde el Neártico (E) y el Paleártico (F), participan en un menor número de eventos y con frecuencias más bajas.

A nivel de pares de áreas, la red de dispersión sugiere una dinámica espacial asimétrica entre las transiciones. Destaca la mayor frecuencia de dispersión desde los Andes australes (A) hacia los Andes tropicales ($A \rightarrow B$; 0,097) y Amazonía ($A \rightarrow C$; 0,07) en comparación con el sentido inverso ($B \rightarrow A$; 0,059 y $C \rightarrow A$; 0,02). De igual forma, la conexión entre Mesoamérica (D) y los

Andes tropicales (B) presenta una marcada direccionalidad, con una mayor frecuencia desde D hacia B ($D \rightarrow B$; 0,259) que en sentido inverso ($B \rightarrow D$; 0,065). Estas diferencias indican que algunas regiones actúan preferentemente como fuentes o receptores de dispersión dentro de la red.

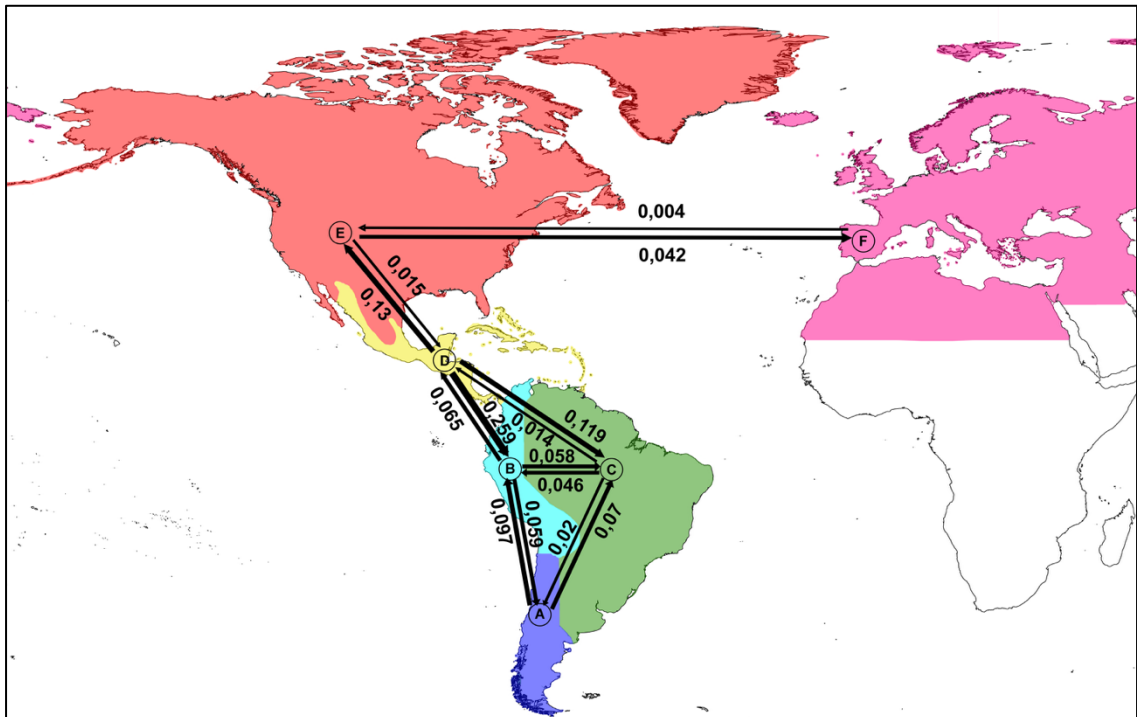


Figura 17.- Red de dispersión entre áreas inferidas a partir de 1000 BSMs bajo el modelo DEC no estratificado. Los valores indican frecuencias relativas de los eventos mientras que las flechas denotan direccionalidad.

El análisis de la direccionalidad de los eventos en función de la tropicalidad revela una marcada asimetría en los flujos entre regiones (Fig. 18). La proporción dominante de las transiciones registradas ocurre entre regiones tropicales (Tropical → Tropical). En segundo lugar, se observan flujos desde regiones tropicales hacia regiones extratropicales (Tropical → Extratropical), mientras que la dispersión en sentido inverso (Extratropical → Tropical) presenta una frecuencia ligeramente menor. Finalmente, los eventos entre regiones extratropicales (Extratropical → Extratropical) representan la menor proporción de los flujos.

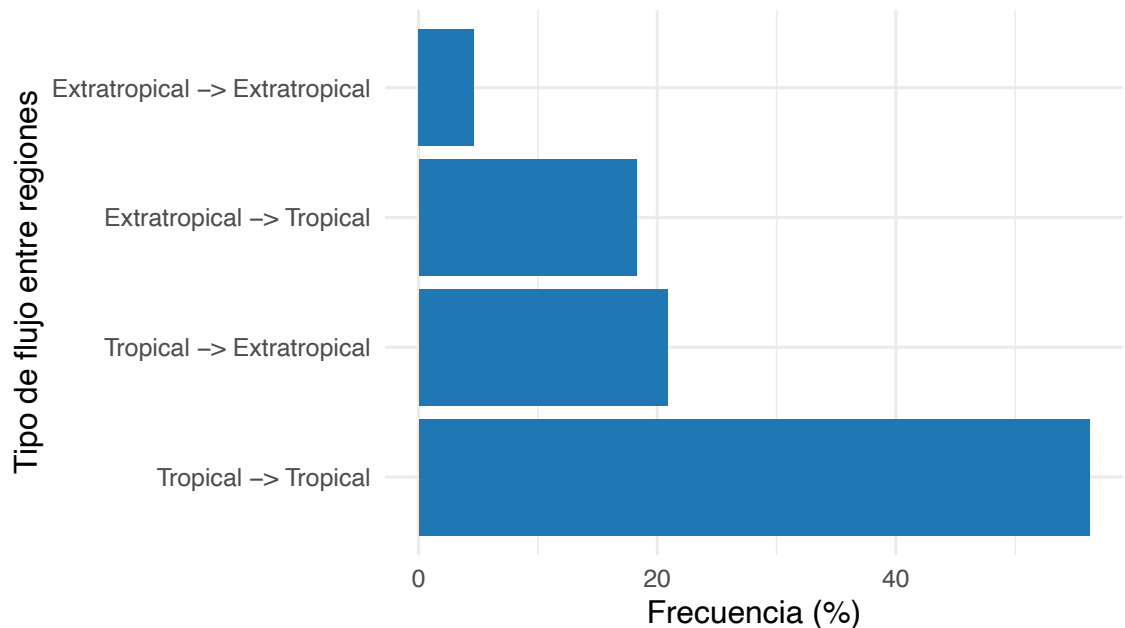


Figura 18.- Frecuencia relativa de eventos de dispersión entre regiones tropicales y extratropicales, inferida a partir de 1000 BSMs bajo el modelo DEC no estratificado.

Además de los patrones espaciales, el análisis temporal de los eventos de dispersión inferidos a través del BSM sugiere un cambio progresivo en la direccionalidad de los flujos a lo largo de la historia evolutiva del grupo (Fig. 19). Durante el Oligoceno, los eventos de dispersión están dominados por transiciones desde regiones extratropicales hacia regiones tropicales (Extratropical → Tropical), mientras que los eventos desde el dominio tropical y dentro de este fueron escasos o ausentes.

A partir del Mioceno, este patrón cambia progresivamente, con un aumento en la proporción de eventos dentro del dominio tropical (Tropical → Tropical), los cuales pasan a representar el tipo de transición más frecuente. Este predominio se mantiene durante el Plioceno y el Pleistoceno, donde las transiciones dentro del dominio tropical continúan siendo dominantes. En paralelo, los eventos desde regiones tropicales hacia regiones extratropicales (Tropical → Extratropical) alcanzan proporciones similares durante el Mioceno y aumentan desde el Plioceno. En conjunto, estos resultados muestran una inversión progresiva en la direccionalidad de la dispersión, pasando desde un predominio de eventos desde regiones extratropicales hacia regiones tropicales en los intervalos más antiguos, hacia una dominancia de transiciones dentro del dominio tropical en intervalos más recientes.

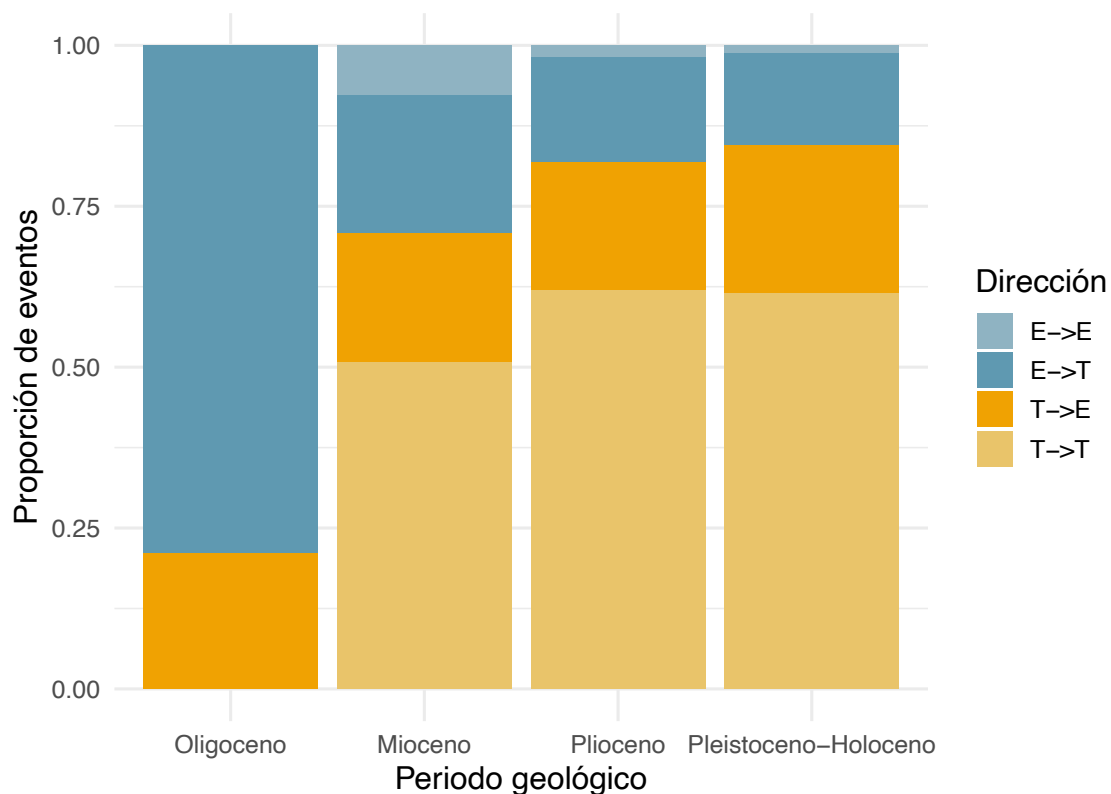


Figura 19.- Proporción de eventos de dispersión entre regiones tropicales y extratropicales a través del tiempo.

La frecuencia de eventos de dispersión por millón de años muestra un incremento marcado hacia intervalos más recientes, alcanzando sus valores máximos durante el Pleistoceno (Fig. 20). En contraste, los intervalos más antiguos presentan tasas considerablemente más bajas de eventos de dispersión, indicando una intensificación progresiva de la dinámica espacial del grupo hacia el presente.

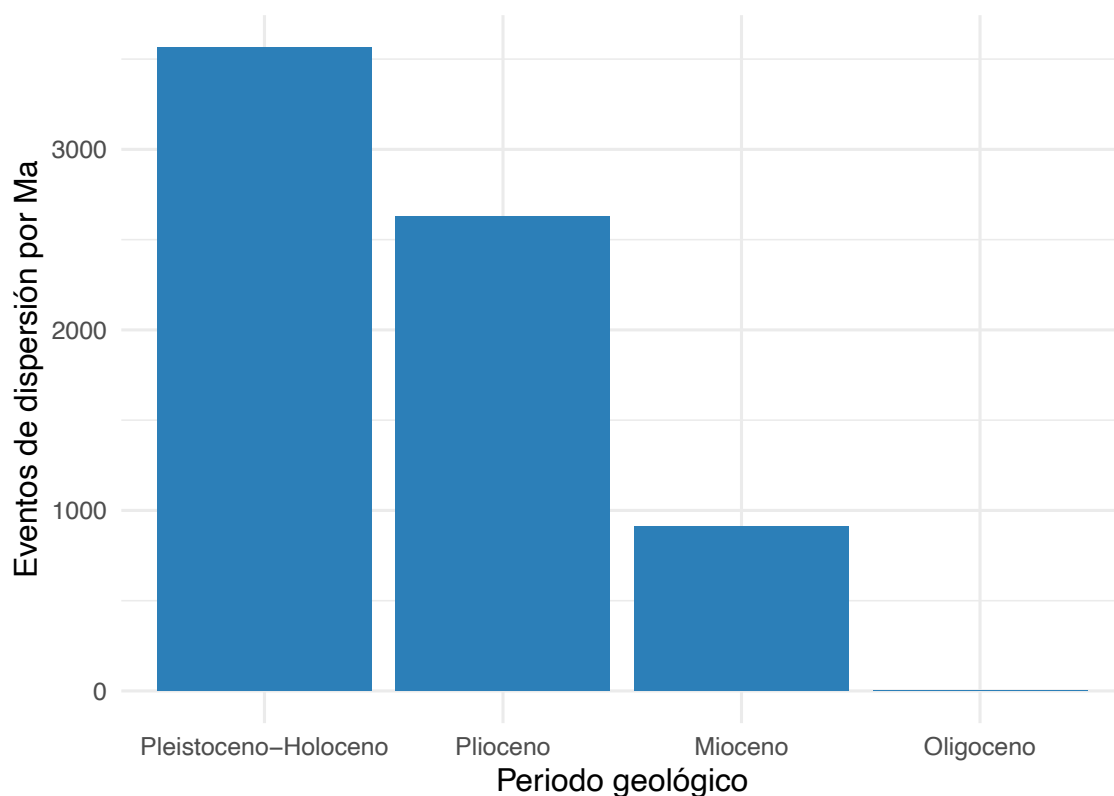


Figura 20.- Eventos de dispersión por millón de años (Ma) inferidos a partir de 1000 mapeos estocásticos biogeográficos (BSM) bajo el modelo DEC no estratificado.

Finalmente, la proporción de linajes tropicales y extratropicales a lo largo del tiempo muestra un cambio progresivo en la estructura del clado (Fig. 21a). En los intervalos más antiguos, la proporción de linajes extratropicales es mayor, para luego alcanzar proporciones similares entre ambas categorías, aunque con una alta incertidumbre asociada a los nodos más profundos del árbol. Sin embargo, a partir del Mioceno medio, se observa un aumento sostenido en la

proporción de linajes tropicales. Este patrón es consistente con la dinámica temporal del número de linajes diferenciados por afinidad biogeográfica (Fig. 21b), donde se observa un incremento más pronunciado en los linajes tropicales en comparación con los extratropicales, especialmente durante los intervalos más recientes. En contraste, los linajes extratropicales muestran una acumulación más gradual y de menor magnitud.

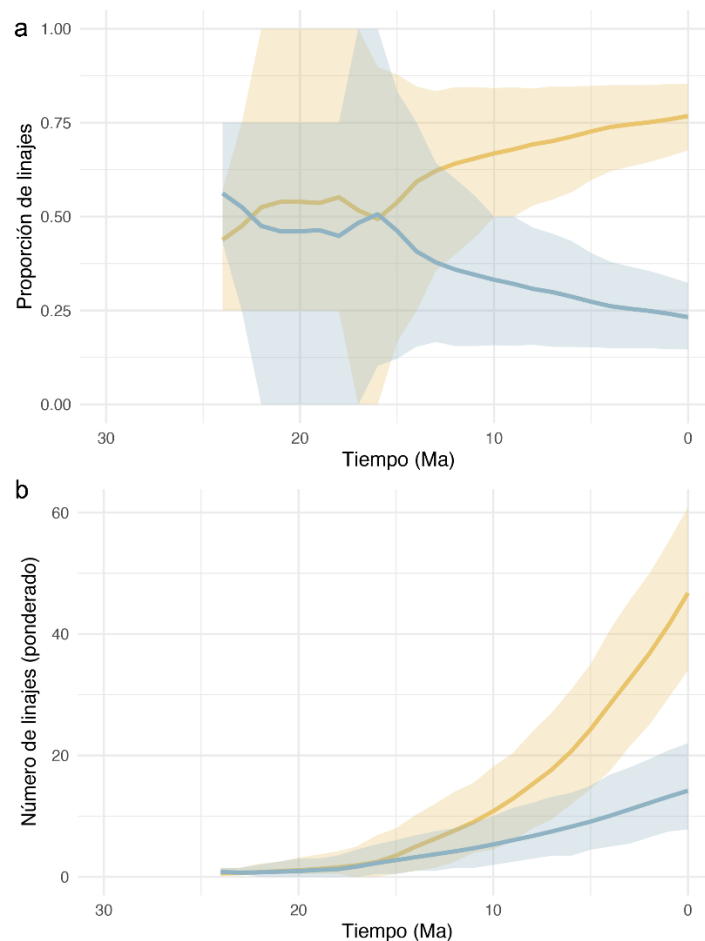


Figura 21.- Dinámica temporal de linajes en regiones tropicales y extratropicales.

(a) Proporción de linajes a lo largo del tiempo. (b) Número de linajes ponderado

según afinidad biogeográfica. Las bandas representan intervalos de confianza del 95% derivados de 1000 mapeos estocásticos biogeográficos (BSM) bajo el modelo DEC no estratificado. Anaranjado = tropical; azul = extratropical.

Discusión

Los resultados obtenidos permiten reevaluar críticamente la hipótesis de un origen estrictamente neotropical para Ennadini, previamente planteada sobre la base de su alta riqueza actual en regiones tropicales (Brehm *et al.* 2019). En contraste con esta expectativa, las reconstrucciones de áreas ancestrales sugieren que el ancestro del grupo estaba distribuido en un rango andino amplio (AB), que incluye tanto los Andes australes (A) como tropicales (B) (Figura 13), y que posteriormente su distribución se fragmentó en dos áreas como consecuencia de un evento vicariante ocurrido hace 29,8 Ma, en etapas tempranas de la historia evolutiva de la tribu (Figura 16). En consecuencia, los resultados tampoco apoyan completamente la hipótesis de un origen exclusivamente austral-andino, ya que el área ancestral más probable no se restringe a los Andes australes. Sin embargo, dicha hipótesis recibe apoyo parcial, al recuperar una contribución temprana del dominio extratropical hacia regiones tropicales y una posterior acumulación diferencial de linajes en el dominio tropical.

La vicarianza ha constituido un proceso fundamental en la estructuración de numerosos clados sudamericanos y andinos, estando estrechamente asociada a eventos geológicos y climáticos de gran escala, tales como el desmembramiento de Gondwana, el establecimiento del portal occidental de los Andes, la formación del sistema Pebas, el levantamiento progresivo de la Cordillera de los Andes y la consolidación de la Diagonal Árida, así como a las oscilaciones climáticas del Neógeno y Cuaternario (Hazzi *et al.* 2018; Antonelli *et al.* 2009; Nogueira *et al.* 2011; Villagrán 2018; Pontes-Nogueira *et al.* 2021; Villagrán & Hinojosa 2025). Estos procesos han generado barreras geográficas y gradientes ambientales que han promovido la fragmentación de distribuciones previamente continuas, favoreciendo la divergencia de linajes en distintos dominios biogeográficos (Morrone 2014, 2015).

Durante el Oligoceno (~34-23 Ma), el sur de Sudamérica experimentó un enfriamiento progresivo acompañado por un aumento en la estacionalidad climática, lo que condujo al reemplazo de bosques megatermales por comunidades meso- y microtermales más frías y, en algunos sectores, más abiertas (Villagrán & Hinojosa 2025). A su vez, el levantamiento andino, iniciado en el Eoceno tardío pero intensificado durante el Oligoceno-Mioceno, generó cambios topográficos y climáticos significativos, estableciendo gradientes altitudinales y condiciones de sombra orográfica que contribuyeron a la aridificación progresiva del margen occidental de Sudamérica (Dunai *et al.* 2005). Este proceso habría favorecido el desarrollo de formaciones vegetacionales

semiáridas hacia ~30 Ma, antes de la consolidación de las condiciones áridas e hiperáridas en los Andes centrales (Dunai *et al.* 2005; Hoorn *et al.* 2010).

En conjunto, estos procesos habrían modificado sustancialmente la conectividad entre los Andes tropicales y australes, promoviendo la fragmentación de rangos previamente continuos. En este contexto, la transición desde ambientes megatermales hacia condiciones más frías y estacionales pudo haber reducido la disponibilidad y continuidad de plantas hospederas, generando discontinuidades capaces de actuar como barreras ecológicas y potenciales restricciones al flujo génico. En Geometridae se han reportado procesos de divergencia morfológica rápida en respuesta a cambios de hospederos (Benítez *et al.* 2015).

Las familias reportadas como hospederas (Geraniaceae, Rubiaceae, Nothofagaceae, Onagraceae y Myrtaceae) presentan historias evolutivas profundas y contrastantes en Sudamérica, abarcando desde linajes de afinidad gondwánica asociados a bosques templados australes (Nothofagaceae y Myrtaceae en parte, Heads 2006; Retamales 2017), hasta radiaciones extensas en ambientes tropicales y montanos (Rubiaceae y Myrtaceae, Antonelli *et al.* 2009; Santos *et al.* 2017), así como grupos ampliamente distribuidos a lo largo de gradientes altitudinales (Geraniaceae y Onagraceae, Berry *et al.* 2004; Fiz *et al.* 2008; Xie *et al.* 2009). Esta diversidad sugiere que Ennadini no estuvo restringido a un único tipo de bioma, sino que habría ocupado un espectro

ambiental amplio a lo largo del eje andino. En este sentido, la historia del grupo podría reflejar, al menos en parte, un proceso de seguimiento de nicho (conservadurismo de hospedero), en el cual la distribución de los linajes estuvo condicionada por la dinámica espacial y temporal de sus especies hospederas (Ehrlich & Raven 1964; Wiens & Graham 2005; Wiens *et al.* 2010; Mullen *et al.* 2011; Forister *et al.* 2015; Jahner *et al.* 2017). Sin embargo, esta hipótesis no fue evaluada en este estudio y requiere ser abordada mediante análisis integrativos futuros, en la medida que la taxonomía y ecología de geométridos sudamericanos sea mejor conocida (Ramos-González *et al.* 2024).

Las especies descendientes del ancestro restringido a los Andes australes (A) comparten una historia de aislamiento sostenido desde el Oligoceno. Este patrón es congruente con numerosos estudios que caracterizan el cono sur de Sudamérica como una “isla biogeográfica”, cuyo alto endemismo habría sido consecuencia del aislamiento relativo respecto del resto del continente durante el límite Oligoceno-Mioceno (~23 Ma) (Villagrán & Hinojosa 1997; Smith-Ramírez 2004). Así, la persistencia y el aislamiento podrían explicar el alto endemismo de estos taxones andinos (Särkinen *et al.* 2011). Sin embargo, casos como *Ennada* sp. y *Spargania pastoralis*, cuyas divergencias se estiman en torno a 23 Ma y que actualmente se distribuyen en los Andes tropicales (B) y Andes australes (A), sugieren que este aislamiento no fue absoluto. La pertenencia de estas especies a clados con afinidades ancestrales opuestas indica que, a pesar del aislamiento

prolongado del cono sur, ocurrieron eventos de dispersión intermitentes entre dominios tropicales y extratropicales.

De forma similar, la dispersión desde los Andes tropicales (B) hacia Mesoamérica (D) representó un paso clave en la historia evolutiva de la tribu. La evidencia biogeográfica sugiere que la conectividad biótica entre los Andes noroccidentales y Mesoamérica se estableció de manera progresiva desde el Oligoceno y durante gran parte del Mioceno, facilitando la dispersión a través de la disponibilidad de tierras emergidas y sistemas insulares (Bacon *et al.* 2015; O'Dea *et al.* 2016; Matos-Maraví *et al.* 2021; Montes *et al.* 2015). En Lepidoptera, se ha propuesto que esta conectividad habría permitido tanto la expansión de linajes sudamericanos hacia Mesoamérica como la posterior redistribución hacia otras áreas del Neotrópico (Matos-Maraví *et al.* 2021), destacando el rol de Centroamérica como una región clave en la redistribución de la diversidad a escala continental.

En este contexto, los Andes tropicales habrían actuado como una vía de dispersión hacia Mesoamérica. Aunque algunos estudios han sugerido que Centroamérica pudo haber funcionado como una “cuna de diversidad” para algunas mariposas Anaeini (Nymphalidae) (Toussaint *et al.* 2019) y Brassolini (Nymphalidae) (Matos-Maraví *et al.* 2021), así como polillas del género *Xylophanes* (Sphingidae) (Li *et al.* 2022), en el caso de Ennadini los resultados sugieren su importancia como zona de transición y conectividad entre regiones

(Figura 17), más que como un centro primario de origen. Por otro lado, la colonización del Neártico (E) y el Paleártico (F) representan etapas posteriores en la expansión geográfica del grupo. Estos patrones pueden interpretarse en el contexto de la conectividad entre América del Norte y Eurasia a través de Beringia, la cual ha funcionado de manera intermitente como puente terrestre desde el Paleógeno, facilitando el intercambio biótico entre ambos continentes (Wen *et al.* 2016). Sin embargo, estos eventos parecen haber sido menos frecuentes en comparación con los intercambios dentro del dominio tropical, lo que sugiere que la expansión hacia regiones holárticas constituyó un proceso secundario en la historia evolutiva del clado.

La alta frecuencia de eventos de simpatría estrecha (y) sugiere que gran parte de la diversificación de Ennadini ocurrió con herencia completa de los rangos ancestrales (Figuras 15 y 16) (Ree & Smith 2008; Matzke 2014). En sistemas montañosos como los Andes, la heterogeneidad ambiental y los marcados gradientes altitudinales generan una elevada diversidad de nichos en escalas espaciales reducidas, lo que puede favorecer procesos de divergencia ecológica (Kolář *et al.* 2016). En este contexto, la diversificación de Ennadini podría haber estado influida por la diferenciación en microhábitats o en el uso de recursos (e.g., plantas hospederas), más que por aislamiento geográfico a gran escala, al menos en etapas posteriores a la divergencia inicial que separó a los linajes asociados a los Andes australes (A) y los Andes tropicales (B).

Las simulaciones de mapeo estocástico biogeográfico (BSM) sugieren que, durante el Oligoceno, los flujos de dispersión estuvieron dominados por eventos desde regiones extratropicales hacia regiones tropicales (Figura 19), aunque el número de eventos simulados es significativamente menor que el de periodos posteriores (Figura 20). Este patrón contrasta con modelos clásicos que consideran a los trópicos como centros primarios de origen y exportación de diversidad (Gaston & Blackburn 1996; Jablonski *et al.* 2006; Arita & Vázquez-Domínguez 2008), y sugiere que los ambientes templados del Cono Sur no actuaron solo como áreas de acumulación, sino que también habrían contribuido activamente a la expansión temprana del grupo hacia latitudes más bajas. La dispersión extratropical → tropical, aunque menos documentada que el patrón inverso, es consistente con evidencia reciente, donde distintas regiones pueden actuar alternativamente como fuentes o receptores de diversidad a lo largo del tiempo (Raja & Kiessling 2021; Matos-Maraví *et al.* 2021). En este sentido, los Andes australes habrían desempeñado un rol activo en las primeras etapas de la historia evolutiva de Ennadini, participando tanto en la estructuración inicial del clado como en la generación de flujos de dispersión hacia el trópico.

El análisis temporal de los eventos de dispersión sugiere un cambio progresivo en la estructura espacial del grupo. Mientras que en los intervalos más antiguos se observa una mayor proporción de linajes extratropicales y de eventos de dispersión hacia regiones tropicales, durante el Mioceno y periodos posteriores aumenta la conectividad dentro del dominio tropical, así como la

proporción y número de linajes en estas áreas (Figura 21). El aumento sostenido en la proporción y número ponderado de linajes tropicales sugiere una acumulación diferencial de diversidad en el dominio tropical hacia el presente; sin embargo, el patrón no permite distinguir si dicha acumulación se explica por mayores tasas de diversificación en regiones tropicales, menores tasas de extinción en estas áreas, mayores tasas de extinción en regiones extratropicales, o una combinación de estos procesos. Aunque las tasas de diversificación no fueron estimadas en este estudio, análisis recientes han identificado un aumento en las tasas de diversificación del complejo Larentiini (dentro del cual se encuentra Ennadini). Este aumento ocurrió durante el intervalo Eoceno-Oligoceno, asociado a enfriamiento global y reorganización de biomas y comunidades vegetales, así como un segundo periodo de reorganización de las tasas de diversificación desde el Mioceno Medio asociado a la expansión de ambientes subtropicales y a la reestructuración de los ecosistemas tras el Óptimo Climático del Mioceno Medio (Ghanavi *et al.* 2025). En este contexto, la divergencia temprana inferida para Ennadini (~29,8 Ma) y su diversificación y cambio en la dinámica de dispersión se sitúan temporalmente dentro de estos periodos de reestructuración ambiental, lo que sugiere una posible correspondencia entre los procesos biogeográficos identificados y los cambios macroevolutivos descritos. Sin embargo, es importante considerar que los cambios en las tasas de diversificación identificados por Ghanavi *et al.* (2025) fueron estimados a nivel de clados y no distinguen explícitamente entre linajes

tropicales y extratropicales, por lo que su relación con los patrones latitudinales observados en Ennadini debe interpretarse con precaución. Este escenario es consistente con la reorganización climática del Cenozoico. Durante el Eoceno, condiciones globalmente cálidas permitieron la expansión de biotas mesotermas en latitudes altas, mientras que el enfriamiento progresivo hacia el Oligoceno habría favorecido la contracción de estos biomas y el desplazamiento de linajes hacia latitudes más bajas (Zachos *et al.* 2001). Posteriormente, el Óptimo Climático del Mioceno Medio (~17-14 Ma) habría permitido la expansión de ambientes subtropicales y montanos continuos, facilitando la conectividad entre regiones y promoviendo la diversificación en áreas tropicales y andinas (Villagrán & Hinojosa 2025).

De esta manera, la historia de Ennadini podría interpretarse como un proceso en dos fases: una fase temprana de expansión hacia el dominio tropical asociada al enfriamiento global, seguida por una fase de diversificación y redistribución dentro de este dominio bajo condiciones climáticas más cálidas. Este patrón es parcialmente consistente con la hipótesis “hacia los trópicos” propuesta para la flora del sur de Sudamérica (Hinojosa *et al.* 2016; Villagrán & Hinojosa 2025), la cual plantea que linajes de afinidad templada habrían expandido su distribución hacia latitudes bajas siguiendo condiciones ambientales favorables. En Ennadini, la fase temprana de dispersión extratropical → tropical es coherente con este marco conceptual; sin embargo, la reconstrucción ancestral no sugiere un origen exclusivamente templado, sino un

origen andino amplio. Asimismo, el patrón es parcialmente coherente con la hipótesis “dentro del museo tropical” (Rivadeneira *et al.* 2015), donde la mayor diversidad de linajes tropicales no requiere que los taxones se hayan originado en el trópico ni tampoco presenten una mayor tasa de especiación en esta zona, sino que puede explicarse por una mayor dispersión hacia los trópicos (desde las zonas templadas) y una menor tasa de extinción en regiones tropicales (trópico como “museo” de biodiversidad).

Es importante considerar que estas inferencias se enmarcan en un contexto de incertidumbre entre modelos. Aunque el modelo DEC no estratificado fue seleccionado como el mejor escenario según AICc, el modelo DEC estratificado presentó un ajuste comparativamente cercano ($\Delta AICc = 0,570$; ver Tabla 3) y recuperó patrones generales concordantes en la reconstrucción de áreas ancestrales y en la distribución temporal de los flujos tropicales y extratropicales de dispersión. Sin embargo, las diferencias más relevantes entre ambos escenarios se relacionan con un mayor grado de incertidumbre en la asignación de eventos cladogenéticos en nodos profundos y con una menor contribución relativa del Cono Sur de Sudamérica a los flujos de dispersión bajo el modelo estratificado (ver Anexos 3 a 9). Esta congruencia general sugiere que las interpretaciones principales aquí expresadas, tales como el origen andino amplio, la vicarianza temprana entre los Andes australes y tropicales, y el cambio temporal en la dinámica de los flujos de dispersión entre regiones tropicales y extratropicales, no dependen exclusivamente de una única parametrización del

modelo, sino que representan patrones biogeográficos congruentes bajo escenarios alternativos de conectividad temporal. Las diferencias observadas pueden explicarse por la modificación temporal del parámetro d mediante matrices de dispersión, inherente a la aproximación estratificada.

En conjunto, este escenario posiciona al Cono Sur de Sudamérica no solo como un área acumulación de linajes por inmigración, sino como una región activa y biogeográficamente influyente, particularmente durante las etapas iniciales de la evolución de Ennadini. Además, los resultados sugieren que la diversidad actual de la tribu no puede explicarse mediante un modelo simple de origen tropical o extratropical, sino que responde a una dinámica espaciotemporal compleja. Esta incluye una fase temprana con fuerte influencia extratropical, una expansión hacia regiones tropicales asociada a cambios climáticos globales, y una posterior acumulación y redistribución de linajes dentro del dominio tropical, posiblemente facilitada por la conectividad ecológica y la disponibilidad de nichos. Este escenario permite reconciliar la alta riqueza tropical actual con la presencia de linajes profundamente divergentes en regiones templadas. Así, al integrar los resultados obtenidos en Ennadini con el contexto macroevolutivo propuesto por Ghanavi *et al.* (2025), el gradiente latitudinal de diversidad observado en la tribu podría haber emergido de la interacción entre dispersión asimétrica, persistencia regional de linajes, estabilidad ecológica en determinadas áreas y una historia más amplia de diversificación de Larentiinae.

DISCUSIÓN GENERAL

Este trabajo establece una base sistemática y evolutiva para la tribu Ennadini, integrando evidencia morfológica y molecular en un marco filogenético explícito. La recuperación de la tribu como un grupo monofilético es congruente con estudios multilocus previos (Brehm *et al.* 2019; Ghanavi *et al.* 2025). Junto con la evidencia morfológica, principalmente disponible para los linajes del Cono Sur, estos resultados permiten redefinir los límites genéricos y específicos de la tribu. Esto contribuye a resolver inconsistencias taxonómicas previas y proporciona un punto de partida para interpretar su historia evolutiva y biogeográfica (Ramos-González *et al.* 2026).

La redefinición taxonómica desarrollada constituye la base para la interpretación biogeográfica posterior. Los análisis biogeográficos realizados permiten reevaluar la hipótesis previa de un origen tropical para Ennadini, basada en su mayor riqueza actual en regiones tropicales, así como el rol de las regiones extratropicales en la dinámica espacial del linaje. Los resultados obtenidos no respaldan un escenario simple de origen estrictamente tropical, sino que sugieren una historia compleja, con una distribución ancestral andina amplia en la que procesos de vicarianza, dispersión y posibles cambios ambientales habrían interactuado a lo largo del tiempo. En este sentido, los resultados son congruentes con la idea de que los centros actuales de mayor riqueza no

necesariamente representan centros de origen evolutivo, sino que pueden reflejar procesos históricos de acumulación y persistencia diferencial de linajes (Sanmartín & Ronquist 2004; Wiens & Donoghue 2004; Crisp *et al.* 2009).

En relación con la hipótesis general planteada en este trabajo, los resultados entregan un apoyo parcial. La primera predicción, que anticipaba una señal ancestral predominantemente extratropical dentro de la Región Andina, no fue respaldada completamente. Si bien las reconstrucciones de áreas ancestrales recuperan una distribución andina para el nodo basal de Ennadini e incluyen a los Andes australes como componente relevante, el área ancestral no se restringe a regiones extratropicales ni muestra una señal predominantemente austral. En cambio, el nodo basal fue reconstruido como un rango andino amplio que involucra tanto Andes australes como Andes tropicales. Por lo tanto, los resultados no respaldan un origen estrictamente tropical, pero tampoco permiten reemplazarlo por una hipótesis simple de origen extratropical. Este resultado es relevante porque indica que la historia temprana de Ennadini no puede explicarse mediante un escenario biogeográfico único, sino por una configuración andina amplia que involucró simultáneamente componentes actualmente tropicales y extratropicales.

Metodológicamente, la combinación de reconstrucción de áreas ancestrales y mapeo estocástico biogeográfico (BSM) permitió no solo inferir distribuciones pasadas probables, sino también explorar la frecuencia,

direccionalidad, distribución temporal e importancia relativa de los distintos eventos biogeográficos inferidos a lo largo de ramas y nodos (Dupin *et al.* 2017). Este enfoque permitió pasar desde una interpretación centrada únicamente en áreas ancestrales hacia una evaluación dinámica de los procesos espaciales que configuraron la distribución actual de la tribu.

Dado que los lepidópteros mantienen estrechas relaciones ecológicas con sus plantas hospederas, la evolución de Ennadini debe interpretarse también en el contexto de la historia de la vegetación sudamericana. Aunque las categorías “tropical” y “extratropical” se definieron en este estudio a partir de regiones actuales, su interpretación histórica debe ser matizada. Hacia el Oligoceno temprano ya existían en el sur de Sudamérica floras meso- y microtermales de afinidad austral, dominadas por elementos como *Nothofagus* y coníferas, derivadas del reemplazo progresivo de comunidades megatermales durante el enfriamiento global del Eoceno-Oligoceno. Por lo tanto, la fase temprana de dispersión desde áreas actualmente extratropicales hacia regiones tropicales no corresponde a transiciones simples entre biomas modernos, sino que representan señales de expansión desde ambientes australes en proceso de diferenciación climática hacia regiones andinas septentrionales (Villagrán 2018; Villagrán & Hinojosa 2025). En este contexto, la cordillera de Los Andes no habría actuado únicamente como una barrera geográfica, sino que también habría sido un corredor dinámico de dispersión a lo largo del tiempo para estos organismos.

La segunda predicción, referida a una mayor frecuencia de eventos de dispersión desde regiones extratropicales hacia regiones tropicales, recibió apoyo principalmente durante las etapas tempranas de la historia del grupo. Los análisis de mapeo estocástico biogeográfico (BSM) sugieren que, durante el Oligoceno, los eventos de dispersión desde regiones extratropicales hacia regiones tropicales tuvieron una mayor importancia relativa. Sin embargo, esta direccionalidad no se mantuvo durante toda la historia evolutiva, ya que a partir del Mioceno se observa una mayor conectividad dentro de regiones tropicales y una mayor contribución de estas regiones como fuente de dispersión hacia otras áreas. En consecuencia, la dinámica espacial del grupo no responde a una direccionalidad única, sino a cambios temporales en la contribución relativa de regiones tropicales y extratropicales.

Es importante destacar que los análisis implementados en este estudio permiten inferir patrones históricos de dispersión, incluyendo su direccionalidad, frecuencia relativa y distribución temporal, pero no estiman directamente tasas de especiación, extinción o diversificación dependiente de áreas. Por lo tanto, las interpretaciones sobre acumulación o persistencia diferencial de linajes representan hipótesis derivadas de los patrones recuperados, y no son evidencia directa de diferencias entre tasas de diversificación entre regiones tropicales y extratropicales. En este sentido, los resultados obtenidos proporcionan una base sobre la dinámica espacial de Ennadini, que podrá ser integrada en futuros

análisis macroevolutivos orientados a evaluar si las diferencias actuales de riqueza se explican por variación en las tasas de especiación o extinción.

Asimismo, la delimitación de áreas utilizada en los análisis representa una simplificación de un sistema geográfico y ecológico complejo. Regiones como los Andes tropicales, los Andes australes, Mesoamérica, el Neártico y el Paleártico comprenden amplios gradientes climáticos, altitudinales y vegetacionales, los cuales probablemente han influido en la distribución y diferenciación de los linajes. En consecuencia, las reconstrucciones biogeográficas obtenidas representan aproximaciones generales a la historia espacial del grupo, más que reconstrucciones detalladas de la historia de ocupación de áreas de cada linaje, por ejemplo a través de rutas de dispersión. Esta limitación se ve acentuada por los déficits linneano, darwiniano y wallaceano que afectan a diversos taxones neotropicales de *Spargania* Guenée, cuya identidad taxonómica, posición filogenética y distribución geográfica aún requieren mayor resolución. A medida que esta brecha sea progresivamente superada, futuros enfoques permitirían inferir ubicaciones ancestrales en un espacio tridimensional mediante el uso de ocurrencias georreferenciadas combinadas con filogenias calibradas, generando reconstrucciones más detalladas de los lugares de origen y rutas históricas de dispersión geográfica (e.g., GeoModel; Pagel *et al.* 2004; O'Donovan *et al.* 2018).

El muestreo taxonómico incompleto también podría influir en la interpretación de los resultados. Hasta el momento no se han confirmado

representantes de Ennadini en otras regiones gondwánicas. Sin embargo, se ha sugerido que otros Geometridae sudamericanos, como Trichopterygini australes, habrían llegado al Cono Sur de Sudamérica desde Australasia (Parra *et al.* 2009; Parra *et al.* 2017). Adicionalmente, las reconstrucciones históricas dependen exclusivamente de linajes sobrevivientes hasta la actualidad. La posible extinción de linajes intermedios durante el Neógeno y Cuaternario podría haber modificado significativamente las señales biogeográficas observadas en el presente, dificultando la reconstrucción precisa de distribuciones ancestrales y rutas históricas de dispersión. En consecuencia, las inferencias realizadas deben entenderse como hipótesis probabilísticas basadas en la evidencia actualmente disponible, más que como reconstrucciones directas y definitivas de la historia evolutiva del grupo. Sin embargo, el uso de filogenias calibradas de taxones actuales continúa siendo uno de los enfoques predominantes para inferir procesos macroevolutivos profundos y reconstruir patrones históricos de divergencia y dispersión (Morlon 2014).

En ese sentido, los análisis biogeográficos fueron realizados principalmente sobre el árbol de máxima credibilidad de clados (MCC). Si bien este enfoque es ampliamente utilizado en biogeografía histórica y macroevolución, no incorpora completamente la incertidumbre presente en la distribución posterior de árboles obtenidos mediante MCMC, especialmente en relación con longitudes de rama y nodos de menor soporte. Aunque el uso de un árbol MCC puede no capturar completamente la incertidumbre filogenética,

estudios comparativos han mostrado que la evaluación de múltiples árboles posteriores puede mantener el mismo orden relativo de selección de modelos obtenido con el MCC, sugiriendo que este enfoque puede recuperar patrones robustos cuando la señal biogeográfica es consistente (Magalhaes *et al.* 2021). Así, el marco analítico implementado en BioGeoBEARS permite comparar modelos alternativos mediante criterios estadísticos de ajuste, favoreciendo la selección del escenario que presenta el mejor soporte relativo para los datos observados y evitando imponer interpretaciones biogeográficas a priori (Matzke 2014).

Las proyecciones futuras derivadas de este trabajo definen nuevos desafíos para el estudio evolutivo de lepidópteros andinos. Resulta prioritario ampliar el muestreo taxonómico y geográfico, incorporar especies faltantes y generar mayor información sobre ecología trófica, especialmente en especies neotropicales (Ramos-González *et al.* 2024). Asimismo, la incorporación de nuevos marcadores moleculares en *Spargania* permitiría obtener un mayor soporte en algunos clados (Ramos-González *et al.* 2026). Del mismo modo, futuras investigaciones podrían incorporar análisis de rasgos funcionales, tales como tamaño corporal, capacidad de vuelo, morfología alar y diurnalismo. Integrar estos rasgos en un marco filogenético permitiría evaluar cómo las presiones selectivas asociadas a gradientes altitudinales, climáticos y latitudinales han moldeado la evolución fenotípica de Ennadini, avanzando desde reconstrucciones históricas de áreas hacia una comprensión más completa de

los mecanismos ecológicos y evolutivos que explican la diversidad actual del grupo.

Desde una perspectiva de conservación, los resultados refuerzan la relevancia del Cono Sur y de los bosques andinos australes como reservorios de historia evolutiva. La presencia de linajes antiguos y geográficamente restringidos implica que la pérdida de hábitat en estas regiones no solo compromete especies individuales, sino también ramas profundas de la historia evolutiva de Larentiinae en Sudamérica. En este sentido, la protección de bosques templados, ambientes altoandinos y zonas de transición biogeográfica adquiere importancia no solo por su riqueza actual, sino también por su valor evolutivo y filogenético (Faith 1992; Myers *et al.* 2000).

Finalmente, los resultados de este estudio refuerzan la necesidad de integrar información filogenética, biogeográfica y ecológica para comprender de mejor manera la historia evolutiva de los geométridos sudamericanos. Ennadini muestra que los patrones actuales de riqueza no reflejan necesariamente el origen histórico de un linaje, sino el resultado acumulado de eventos biogeográficos y cambios ambientales a través del tiempo. En este sentido, el apoyo parcial a las predicciones iniciales no debilita la hipótesis general, sino que permite reformularla hacia un escenario más complejo, en el que el origen andino amplio y los cambios temporales en la direccionalidad de la dispersión explican mejor la distribución actual del grupo. Así, los resultados no solo contribuyen a

clarificar la sistemática y biogeografía de un linaje particular de Larentiinae, sino que también aportan un caso de estudio para comprender cómo las biotas andinas han sido configuradas por la interacción dinámica entre regiones tropicales y extratropicales.

CONCLUSIONES GENERALES

Este trabajo representa una aproximación integral a la historia evolutiva y biogeográfica de la tribu Ennadini, combinando taxonomía, filogenia molecular y biogeografía histórica en un marco evolutivo explícito. La redefinición taxonómica del grupo permitió resolver inconsistencias sistemáticas previas y generar una base filogenética robusta para evaluar hipótesis sobre los procesos que han moldeado su distribución actual.

Los resultados obtenidos recuperan a Ennadini como un taxón monofilético y sustentan una nueva propuesta de clasificación taxonómica para la tribu. La filogenia calibrada permitió estimar los tiempos de divergencia del grupo y evidenció una diferenciación temprana de linajes en el Cono Sur sudamericano, aportando información relevante para abordar los déficits linneano y darwiniano asociados a este grupo de geométridos.

Los análisis biogeográficos no respaldan un escenario simple de origen estrictamente tropical, pese a la mayor riqueza actual de especies en regiones tropicales, ni tampoco un origen estrictamente extratropical. La primera predicción de este estudio fue respaldada solo parcialmente, ya que el área ancestral recuperada para el nodo basal de Ennadini se ubicó en la Región Andina, pero no mostró una señal predominantemente extratropical restringida a

los Andes australes. En cambio, las reconstrucciones de áreas ancestrales recuperaron una distribución andina amplia, que involucró tanto Andes australes como Andes tropicales.

Los resultados sugieren que las regiones extratropicales australes tuvieron un rol relevante durante la configuración inicial de Ennadini, aunque dicho rol no fue exclusivo ni constante a lo largo de su historia evolutiva. Esta interpretación permite reevaluar la hipótesis previa de un origen tropical de la tribu y muestra que la riqueza actual en regiones tropicales no necesariamente refleja el área ancestral del grupo.

La segunda predicción, relacionada con una mayor direccionalidad de dispersión desde regiones extratropicales hacia regiones tropicales, recibió apoyo principalmente durante etapas tempranas de la historia del grupo. Los análisis de mapeo estocástico biogeográfico sugieren que, durante el Oligoceno, los eventos de dispersión desde regiones extratropicales hacia regiones tropicales tuvieron una mayor importancia relativa. Sin embargo, esta direccionalidad no se mantuvo constante, ya que a partir del Mioceno se observa una mayor conectividad dentro de regiones tropicales y una mayor contribución de estas como fuente de dispersión hacia otras áreas.

En conjunto, los resultados indican que la historia biogeográfica de Ennadini no se ajusta a un escenario simple de origen tropical ni extratropical, sino a una dinámica andina compleja y temporalmente variable. La distribución

actual de la tribu parece ser el resultado acumulado de eventos de vicarianza, dispersión, persistencia regional y cambios ambientales ocurridos a lo largo del Cenozoico. Sin embargo, la evaluación causal de estos procesos requerirá análisis adicionales que integren información ecológica, paleoclimática y macroevolutiva.

Finalmente, este trabajo proporciona una base taxonómica, sistemática y biogeográfica para futuros estudios sobre Ennadini y otros geométridos andinos. La ampliación del muestreo taxonómico y geográfico, especialmente en linajes neotropicales de *Spargania*, junto con la incorporación de información ecológica, rasgos funcionales y análisis macroevolutivos, permitirá evaluar con mayor precisión los mecanismos que explican la diversidad actual de la tribu y su relación histórica con las regiones tropicales y extratropicales.

BIBLIOGRAFÍA GENERAL

- Angulo, A.O. & Casanueva, M.E. (1981) Catálogo de los lepidópteros geométridos de Chile (Lepidoptera: Geometridae). Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile), 51: 7-34.
- Antonelli, A., Nylander, J.A.A., Persson, C. & Sanmartín, I. (2009) Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 106(24): 9749-9754. <https://doi.org/10.1073/pnas.0811421106>
- Arita, H.T. & Vázquez-Domínguez, E. (2008) The tropics: Cradle, museum or casino? A dynamic null model for latitudinal gradients of species diversity. Ecology Letters, 11(7): 653-663.
- Armesto, J.J., Arroyo, M.T.K. & Hinojosa, L.F. (2007) The mediterranean Environment of Central Chile, pp. 184-199. En: Veblen, T.T., Young, K.R. & Orme, A.R. (Eds.) The Physical Geography of South America. Oxford University Press.
- Armijo, R., Lacassin, R., Coudurier-Curveur, A. & Carrizo, D. (2015) Coupled tectonic evolution of Andean orogeny and global climate. Earth-Science Reviews, 143: 1-35.
- Arroyo, M.T.K., Marquet, P., Marticorena, C., Simonetti, J., Cavieres, L., Squeo, F.A. & Rozzi, R. (2004) Chilean winter rainfall-Valdivian forest, pp. 99-103. En:

- Mittermeier, R.A., Robles, P., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C., Lamoreux, J. & Da Fonseca, G.A.B. (Eds.) Hotspots: Earth's Biologically Richest and most Endangered Terrestrial Ecoregions. CEMEX, Mexico. 392 pp.
- Bacon, C.D., Silvestro, D., Jaramillo, C., Smith, B.T., Chakrabarty, P. & Antonelli, A. (2015) Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112: 6110-6115.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1423853112>
- Bartlett-Calvert, W. (1886) Catálogo de los lepidópteros Rhopalóceros i Heteróceros de Chile. *Anales de la Universidad de Chile*, 69: 314-352.
- Bellwood, D.R. & Meyer, C.P. (2009) Searching for heat in a marine biodiversity hotspot. *Journal of Biogeography*, 36(4): 569-576.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02029.x>
- Benítez, H.A., Vargas, H.A. & Püschel, T.A. (2015) Left-right asymmetry and morphological consequences of a host shift in the oligophagous Neotropical moth *Macaria mirthae* (Lepidoptera: Geometridae). *Journal of Insect Conservation*, 19(3): 1-10.
- Berry, P.E., Hahn, W.J., Sytsma, K.J., Hall, J.C. & Mast, A. (2004) Phylogenetic relationships and biogeography of *Fuchsia* (Onagraceae) based on noncoding

- nuclear and chloroplast DNA data. *American Journal of Botany*, 91(4): 601-614. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.4.601>
- Blanchard, E. (1852) *Fauna Chilena, Insectos, Orden VI, Lepidópteros*, pp. 1-112. En: Gay, C. (Ed.) *Historia física y política de Chile*. Maulde et Renou, Paris.
- Bodner, F., Brehm, G., Homeier, G., Strutzenberger, J. & Fiedler, K. (2010) Caterpillars and host plant records for 59 species of Geometridae (Lepidoptera) from a montane rainforest in southern Ecuador. *Journal of Insect Science*, 10: 1-22.
- Bouckaert, R. & Drummond, A.J. (2017) bModelTest: Bayesian phylogenetic site model averaging and model comparison. *BMC Evolutionary Biology*, 17: 42. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-0890-6>
- Bouckaert, R., Vaughan, T.G., Barido-Sottani, J., Duchêne, S., Fourment, M., Gavryushkina, A., Heled, J., Jones, G., Kühnert, D., De Maio, N., Matschiner, M., Mendes, F.K., Müller, N.F., Ogilvie, H.A., du Plessis, L., Poppinga, A., Rambaut, A., Rasmussen, D., Siveroni, I., Suchard, M.A., Wu, C.H., Xie, D., Zhang, C., Stadler, T. & Drummond, A.J. (2019) BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Computational Biology*, 15(4): e1006650. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006650>
- Bowen, B.W., Rocha, L.A., Toonen, R.J., Karl, S.A. & ToBo Laboratory (2013) The origins of tropical marine biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(6): 359-366. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.01.018>

- Brehm, G. (2015) Three new species of *Hagnagora* Druce, 1885 (Lepidoptera, Geometridae, Larentiinae) from Ecuador and Costa Rica and a concise revision of the genus. ZooKeys, 537: 131-156.
<https://doi.org/10.3897/zookeys.537.6090>
- Brehm, G. & Fiedler, K. (2005) Diversity and community structure of geometrid moths of disturbed habitat in a montane area in the Ecuadorian Andes. Journal of Research on the Lepidoptera, 38: 1-14.
- Brehm, G., Murillo-Ramos, L., Sihvonen, P., Hausmann, A., Schmidt, B., Öunap, E., Moser, A., Mörtter, R., Bolt, D., Bodner, F., Lindt, A., Parra, L.E. & Wahlberg, N. (2019) New World geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae): Molecular phylogeny, biogeography, taxonomic updates and description of 11 new tribes. Arthropod Systematics & Phylogeny, 77(3): 457-486. <https://doi.org/10.26049/ASP77-3-2019-5>
- Brehm, G., Pitkin, L.M., Hilt, N. & Fiedler, K. (2005) Montane Andean rain forests are a global diversity hotspot of geometrid moths. Journal of Biogeography, 32(9): 1621-1627.
- Briggs, J.C. (2003) Marine centres of origin as evolutionary engines. Journal of Biogeography, 30(1): 1-18. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00810.x>
- Brown, J.H. & Lomolino, M.V. (1998) Biogeography. 2nd Edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.

- Butler, A.G. (1882) Heterocerous Lepidoptera collected in Chili by Thomas Edmonds, Esq. Part III - Geometrites. Transactions of the Entomological Society of London, 30: 339-427.
- Butler, A.G. (1893) On a small collection of Lepidoptera from Chili. The Annals and Magazine of Natural History, including Zoology Botany, and Geology, 12(6): 457-466.
- Cabrera, A.L. & Willink, A. (1973) Biogeografía de América Latina. Monografía 13, serie de Biología. OEA, Washington DC. 120 pp.
- Cain, S. (1944) Foundations of plant geography. Harper & Brothers, New York.
- Carrara, R. & Flores, G.E. (2015) Endemic epigean Tenebrionids (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Andean Region: exploring the patagonian-diversification hypothesis. Zootaxa, 4007(1): 47-62.
- Chalup, A. (2020) The biodiversity of the family Geometridae for Argentina, pp. 47-62. En: Juñent, S.A., Claps, L.E. & Morrone, J.J. (Eds.) Biodiversidad de artrópodos argentinos. Vol. 4. INSUE-UNT Ediciones, San Miguel de Tucumán, Argentina.
- Chazot, N., Willmott, K.R., Condamine, F.L., De-Silva, D.L., Freitas, A.V.L., Lamas, G., Morlon, H., Giraldo, C.E., Jiggins, C.D., Joron, M., Mallet, J., Uribe, S. & Elias, M. (2016) Into the Andes: multiple independent colonizations drive montane diversity in the Neotropical clearwing butterflies Godyrina. Molecular Ecology, 25: 5765-5784. <https://doi.org/10.1111/mec.13773>

- Cockerell, T.D.A. (1922) A fossil moth from Florissant, Colorado. American Museum Novitates, 34: 1-2.
- Coronato, F.R. (2020) Geographical singularities of the Patagonian climate, pp. 43-58. En: Morando, M. & Avila, L.J. (Eds.) Lizards of Patagonia. Diversity, systematics, biogeography and biology of the reptiles at the end of the world. Springer.
- Cox, C.B. & Moore, P.D. (2010) Biogeography: an ecological and evolutionary approach. 8th Edition. Wiley, Hoboken, NJ.
- Cox, C.B. (2001) The biogeographic regions reconsidered. Journal of Biogeography, 28: 511-523.
- Crisp, M.D., Arroyo, M.T.K., Cook, L.G., Gandolfo, M.A., Jordan, G.J., McGlone, M.S., Weston, P.H., Westoby, M., Wilf, P. & Linder, H.P. (2009) Phylogenetic biome conservatism on a global scale. Nature, 458(7239): 754-756.
- Croizat, L. (1964) Space, Time, Form: The biological synthesis. Published by the author, Caracas.
- Croizat, L., Nelson, G. & Rosen, D.E. (1974) Centers of origin and related concepts. Systematic Zoology, 23(2): 265-287.
- Darwin, C. (1859) On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life. John Murray, London.

- Donoghue, P.C.J. & Benton, M.J. (2007) Rocks and clocks: calibrating the Tree of Life using fossils and molecules. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(8): 424-431. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.05.005>
- Dunai, T.J., González López, G.A. & Juez-Larré, J. (2005) Oligocene–Miocene age of aridity in the Atacama Desert revealed by exposure dating of erosion-sensitive landforms. *Geology*, 33(4): 321-324. <https://doi.org/10.1130/G21184.1>
- Dupin, J., Matzke, N.J., Särkinen, T., Knapp, S., Olmstead, R.G., Bohs, L. & Smith, S.D. (2017) Bayesian estimation of the global biogeographic history of the Solanaceae. *Journal of Biogeography*, 44(4): 887-899. <https://doi.org/10.1111/jbi.12898>
- Edgar, R.C. (2004) MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32(5): 1792-1797. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>
- Ehrlich, P.R. & Raven, P.H. (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18(4): 586-608.
- Espeland, M., Breinholt, J., Willmott, K.R., Warren, A.D., Vila, R., Toussaint, E., Maunsell, S.C., Aduse-Poku, K., Talavera, G., Eastwood, R., Jarzyna, M.A., Guralnick, R., Lohman, D.J., Pierce, N.E. & Kawahara, A.Y. (2018) A Comprehensive and Dated Phylogenomic Analysis of Butterflies. *Current Biology*, 28(5): 770-778. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.01.061>

- Faith, D.P. (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61(1): 1-10. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(92\)91201-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(92)91201-3)
- Felder, C. & Rogenhofer, A.F. (1875) *Lepidoptera: Atlas*, pp. 1-140. En: Felder, C., Felder, R. & Rogenhofer, A.F. (Eds.) *Reise der Österreichischen Fregatte Novara um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859 unter den Befehlen des Commodore B. Von Wüllerstorff-Urbair: Zoologischer Theil Zweiter Band, Band 2 (Abtheilung 2)*. Aus der kaiserlich königlichen Hof-und Staatsdruckerei in Kommission bei Karl Gerold's Sohn, Wien.
- Fiz, O., Vargas, P., Alarcón, M., Aedo, C., García, J.L. & Aldasoro, J.J. (2008) Phylogeny and Historical Biogeography of Geraniaceae in Relation to Climate Changes and Pollination Ecology. *Systematic Botany*, 33(2): 326-342.
- Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R. & Vrijenhoek, R. (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3(5): 294-299.
- Forest, F. (2009) Calibrating the Tree of Life: fossils, molecules and evolutionary timescales. *Annals of Botany*, 104(5): 789-794. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp192>
- Forister, M.L., Novotny, V., Panorska, A.K., Baje, L., Basset, Y., Butterill, P.T., Cizek, L., Coley, P.D., Dem, F., Diniz, I.R., Drozd, P., Fox, M., Glassmire, A.E., Hazen, R., Hrcek, J., Jahner, J.P., Kaman, O., Kozubowski, T.J., Kursar, T.A.,

- Lewis, O.T., Lill, J., Marquis, R.J., Miller, S.E., Morais, H.C., Murakami, M., Nickel, H., Pardikes, N.A., Ricklefs, R.E., Singer, M.S., Smilanich, A.M., Stireman, J.O., Villamarín-Cortez, S., Vodka, S., Volf, M., Wagner, D.L., Walla, T., Weiblen, G.D. & Dyer, L.A. (2015) The global distribution of diet breadth in insect herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(2): 442-447.
- Garzione, C., Hoke, G., Libarkin, J., Withers, S., MacFadden, B., Eiler, J., Ghosh, P. & Mulch, A. (2008) Rise of the Andes. *Science*, 320(5881): 1304-1307.
<https://doi.org/10.1126/science.1148615>
- Gaston, K.J. & Blackburn, T.M. (1996) The tropics as a museum of biological diversity: an analysis of the New World avifauna. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 263(1366): 63-68.
<https://doi.org/10.1098/rspb.1996.0011>
- Gaston, K.J., Scoble, M.J. & Crook, A. (1995) Patterns in species description: a case study using the Geometridae (Lepidoptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 55: 225-237. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1995.tb01061.x>
- Ghanavi, H.R., Chazot, N., Sanmartín, I., Murillo-Ramos, L., Duchêne, S., Sihvonen, P., Brehm, G. & Wahlberg, N. (2025) Region-specific diversification dynamics and biogeographic history of one of the most diverse families of

- insects. Systematic Entomology, 50(1): 206-220.
<https://doi.org/10.1111/syen.12651>
- Goldberg, E.E., Roy, K., Lande, R. & Jablonski, D. (2005) Diversity, endemism, and age distributions in macroevolutionary sources and sinks. American Naturalist, 165(6): 623-633. <https://doi.org/10.1086/430012>
- Guenée, M.A. (1858) Histoire naturelle des insectes; espèces général des lépidoptères. Vol. 10. Uranides et Phalénites. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris. 584 pp.
- Hall, T.D. (1999) BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acid Symposium Series, 41: 95-98.
- Hausmann, A. & Parra, L.E. (2009) An unexpected hotspot of moth biodiversity in Chilean northern Patagonia (Lepidoptera, Geometridae). Zootaxa, 1989: 23-38.
- Hausmann, A. & Viidalepp, J. (2012) The Geometrid moths of Europe, Vol 3: Larentiinae I. Apollo Books, Stenstrup.
- Hazzi, N.A., Moreno, J.S., Ortiz-Movliav, C. & Palacio, R.D. (2018) Biogeographic regions and events of isolation and diversification of the endemic biota of the tropical Andes. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 115(31): 7985-7990.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1803908115>

- Heads, M. (2006) Panbiogeography of *Nothofagus* (Nothofagaceae): analysis of the main species massings. *Journal of Biogeography*, 33: 1066-1075.
- Heimlich, W. (1958) Eine neue Geometride aus Chile (Geom. Larentiinae). *Entomologische Zeitschrift*, 68: 41-43.
- Hernández-Mazariegos, W.C., Ibáñez, C.M. & Palma, E. (2023) An updated biogeographic evaluation of endemism and conservation of small mammals from Chile. *Journal of Mammalogy*, 104(2): 229-238.
<https://doi.org/10.1093/jmammal/gyac104>
- Hill, G.M., Kawahara, A.Y., Daniels, J.C., Bateman, C.C. & Scheffers, B.R. (2021) Climate change effects on animal ecology: butterflies and moths as a case study. *Biological Reviews*, 96(5): 2113-2126.
- Hinojosa, L.F., Gaxiola, A., Perez, M.F., Carvajal, F., Campano, M.F., Quattrocchio, M., Nishida, H., Uemura, K., Yabe, A., Bustamante, R. & Arroyo, M.T.K. (2016) Non-congruent fossil and phylogenetic evidence on the evolution of climatic niche in the Gondwana genus *Nothofagus*. *Journal of Biogeography*, 43: 555-567.
- Hinojosa, L.F. & Villagrán, C. (1997) Historia de los bosques del sur de Sudamérica, 1: Antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70: 225-239.

- Ho, S.Y.W. & Phillips, M.J. (2009) Accounting for calibration uncertainty in phylogenetic estimation of evolutionary divergence times. *Systematic Biology*, 58(3): 367-380. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syp035>
- Holloway, J.D. (1997) The Moths of Borneo, pt. 10, Geometridae: Sterrhinae, Larentiinae. *Malayan Nature Journal*, 51: 1-242.
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., Ter Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T. & Antonelli, A. (2010) Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330(6006): 927-931.
- Igea, J. & Tanentzap, A.J. (2019) Multiple macroevolutionary routes to becoming a biodiversity hotspot. *Science Advances*, 5(2): eaau8067. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau8067>
- Jablonski, D., Roy, K. & Valentine, J.W. (2006) Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science*, 314: 102-106.
- Jahner, J.P., Forister, M.L., Parchman, T.L., Smilanich, A.M., Miller, J.S., Wilson, J.S., Walla, T.R., Tepe, E.J., Richards, L.A., Quijano-Abril, M.A., Glassmire, A.E. & Dyer, L.A. (2017) Host conservatism, geography, and elevation in the evolution of a Neotropical moth radiation. *Evolution*, 71(12): 2885-2900.

- Kawahara, A.Y., Plotkin, D., Espeland, M., Meusemann, K., Toussaint, E.F.A., Donath, A., Gimnich, F., Frandsen, P.B., Zwick, A., dos Reis, M., Barber, J.R., Peters, R.S., Liu, S., Zhou, X., Mayer, C., Podsiadlowski, L., Storer, C., Yack, J.E., Misof, B. & Breinholt, J.W. (2019) Phylogenomics reveals the evolutionary timing and pattern of butterflies and moths. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(45): 22657-22663.
- King, G.E. & Parra, L.E. (2011) Contribution to an understanding of the biology and the morphology of the early stages of a Neotropical larentine: *Hagnagora vittata* Philippi, 1859 in Chile (Insecta: Lepidoptera: Geometridae). *Acta Zoologica Cracoviensia*, 54B(1-2): 5-15.
- Klots, A.B. (1970) Lepidoptera, pp. 115-130. En: Tuxen, S.L. (Ed.) *Taxonomist's glossary of genitalia in insects*. Second Enlarged Edition. Munksgaard, Copenhagen.
- Kolář, F., Dušková, E. & Sklenář, P. (2016) Niche shifts and range expansions along cordilleras drove diversification in a high-elevation endemic plant genus in the tropical Andes. *Molecular Ecology*, 25: 4593-4610.
<https://doi.org/10.1111/mec.13788>
- Kuschel, G. (1964) Problems concerning an Austral region, pp. 443-449. En: Gressitt, J.L., Lindroth, C.H., Fosberg, F.R., Fleming, C.A., Turbott, E.G.

(Eds.) Pacific basin biogeography: A symposium 1963. Bishop Museum Press, Honolulu.

Leong, J.V., Matos-Maravi, P., Nunez, R., Nunes, R., Liang, W., Braby, M.F., Doleck, T., Aduse-Poku, K., Inayoshi, Y., Hsu, Y.-F., Wahlberg, N., Pegg, D., Mohagan, A.B., Mohagan, D.P., Genaro, J.A., Perez-Asso, A.R., Kunte, K., Martins, D.J., Safian, S., Kawahara, A.Y., Pierce, N.E. & Lohman, D.J. (2025) Around the World in 26 Million Years: Diversification and Biogeography of Pantropical Grass-Yellow *Eurema* Butterflies (Pieridae: Coliadinae). Journal of Biogeography, 52(5): e15107. <https://doi.org/10.1111/jbi.15107>

Li, X., Hamilton, C.A., St Laurent, R., Ballesteros-Mejia, L., Markee, A., Haxaire, J., Rougerie, R., Kitching, I.J. & Kawahara, A.Y. (2022) A diversification relay race from Caribbean-Mesoamerica to the Andes: Historical biogeography of *Xylophanes* hawkmoths. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 289(1968): 20212435.

Lin, C.-P. & Danforth, B.N. (2004) How do insect nuclear and mitochondrial gene substitution patterns differ? Molecular Phylogenetics and Evolution, 30(3): 686-702. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(03\)00241-0](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(03)00241-0)

Lin, R.J., Lin, Y.C., Braby, M.F., Zwick, A. & Hsu, Y.F. (2024) Phylogenetic Relationships and Historical Biogeography of Silkmoths (Lepidoptera: Bombycidae) Suggest an Origin in Southern Gondwana. Molecular

Phylogenetics and Evolution, 200: 108176.

<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2024.108176>

Linnaeus, C. (1781) *Oratio de telluris habitabilis incremento*. C. Haak, Leyden.

Lomolino, M.V., Riddle, B.R., Whittaker, R.J. & Brown, J.H. (2010) *Biogeography*. 4th Edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.

Luebert, F., Couvreur, T.L.P., Gottschling, M., Hilger, H.H., Miller, J.S. & Weigend, M. (2017) Historical biogeography of Boraginales: West Gondwanan vicariance followed by long-distance dispersal? *Journal of Biogeography*, 44: 158-169.

Magalhaes, I.L.F., Santos, A.J. & Ramírez, M.J. (2021) Incorporating Topological and Age Uncertainty into Event-Based Biogeography of Sand Spiders Supports Paleo-Islands in Galapagos and Ancient Connections among Neotropical Dry Forests. *Diversity*, 13(9): 418. <https://doi.org/10.3390/d13090418>

Matos-Maraví, P., Wahlberg, N., Freitas, A.V.L., DeVries, P., Antonelli, A. & Penz, C.M. (2021) Mesoamerica is a cradle and the Atlantic Forest is a museum of Neotropical butterfly diversity: insights from the evolution and biogeography of Brassolini (Lepidoptera: Nymphalidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 133(3): 704-724. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blab034>

- Maturana-Russel, P., Brewer, B.J., Klaere, S. & Bouckaert, R. (2019) Model Selection and Parameter Inference in Phylogenetics Using Nested Sampling. *Systematic Biology*, 68(2): 219-233. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy050>
- Matzke, N.J. (2013a) Probabilistic historical biogeography: new models for founder-event speciation, imperfect detection, and fossils allow improved accuracy and model-testing. Ph.D. Thesis, University of California, Berkeley.
- Matzke, N.J. (2013b) BioGeoBEARS: BioGeography with Bayesian (and likelihood) evolutionary analysis in R scripts. CRAN, Berkeley, CA. <https://CRAN.R-project.org/package=BioGeoBEARS>
- Matzke, N.J. (2014) Model selection in historical biogeography reveals that founder-event speciation is a crucial process in island clades. *Systematic Biology*, 63(6): 951-970.
- Meléndez-Jaramillo, E., Cantú-Ayala, C.M., Treviño-Garza, E.J., Sánchez-Reyes, U.J. & Herrera-Fernández, B. (2021) Composition and diversity of butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea) along an atmospheric pollution gradient in the Monterrey Metropolitan Area, Mexico. *ZooKeys*, 1037: 73-103. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1037.66001>
- Minet, J. & Scoble, M.J. (1999) The Drepanoid/Geometroid Assemblage, pp. 301-320. En: Kristensen, N.P. (Ed.) *Lepidoptera, Moths and Butterflies. Volume 1: Evolution, Systematics, and Biogeography*. Walter De Gruyter, Germany.

- Miranda, A., Altamirano, A., Cayuela, L., Lara, A. & González, M. (2017) Native forest loss in the Chilean biodiversity hotspot: revealing the evidence. *Regional Environmental Change*, 17: 285-297.
<https://doi.org/10.1007/s10113-016-1010-7>
- Monge-Nájera, J. (2008) Ecological Biogeography: A review with emphasis on conservation and the neutral model. *Gayana*, 72(1): 102-112.
- Montes, C., Cardona, A., Jaramillo, C., Pardo, A., Silva, J.C., Valencia, V., Ayala, C., Pérez-Angel, L.C., Rodríguez-Parra, L.A., Ramirez, V. & Niño, H. (2015) Middle Miocene closure of the Central American Seaway. *Science*, 348(6231): 226-229. <https://doi.org/10.1126/science.aaa2815>
- Mora, C., Chittaro, P.M., Sale, P.F., Kritzer, J.P. & Ludsine, S.A. (2003) Patterns and processes in reef fish diversity. *Nature*, 421(6926): 933-936.
<https://doi.org/10.1038/nature01393>
- Moreira-Muñoz, A. (2011) Plant Geography of Chile. Springer. Series: Plant and vegetation, volumen 5, Nueva York. 343 pp.
- Morlon, H. (2014) Phylogenetic approaches for studying diversification. *Ecology Letters*, 17(4): 508-525.
- Morrone, J.J. (2004) Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*, 48(2): 149-162.

- Morrone, J.J. (2007) Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80: 509-520.
- Morrone, J.J. (2014) Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782(1): 1-110.
- Morrone, J.J. (2015) Biogeographical regionalisation of the Andean region. *Zootaxa*, 3936(2): 207-236. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3936.2.3>
- Morrone, J.J. & Crisci, J.V. (1995) Historical Biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 26: 373-401.
- Mullen, S.P., Savage, W.K., Wahlberg, N. & Willmott, K.R. (2011) Rapid diversification and not clade age explains high diversity in neotropical Adelpha butterflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278: 1777-1785.
- Müller, N.F. & Bouckaert, R. (2020) Adaptive Metropolis-coupled MCMC for BEAST 2. *PeerJ*, 8: e9473. <https://doi.org/10.7717/peerj.9473>
- Mundaca, E.A. & Parra, L.E. (2004) Geométridos (Lepidoptera) presentes en formaciones vegetales de la Reserva Nacional Isla Mocha (VIII Región Chile). *Gayana*, 68(1): 1-8. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382004000100001>
- Murillo-Ramos, L., Chazot, N., Sihvonen, P., Öunap, E., Jiang, N., Han, H., Clarke, J.T., Davis, R.B., Tammaru, T. & Wahlberg, N. (2021) Molecular phylogeny, classification, biogeography and diversification patterns of a

- diverse group of moths (Geometridae: Boarmiini). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 162: 107198. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107198>
- Murillo-Ramos, L., Twort, V., Wahlberg, N. & Sihvonen, P. (2023) A phylogenomic perspective on the relationships of subfamilies in the family Geometridae (Lepidoptera). *Systematic Entomology*, 48(4): 618-632. <https://doi.org/10.1111/syen.12594>
- Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C., da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nge, F.J., Kellermann, J., Biffin, E., Waycott, M. & Thiele, K.R. (2021) Historical biogeography of *Pomaderris* (Rhamnaceae): Continental vicariance in Australia and repeated independent dispersals to New Zealand. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 158: 107085. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107085>
- Nogueira, C., Ribeiro, S., Costa, G.C. & Colli, G.R. (2011) Vicariance and endemism in a Neotropical savanna hotspot: distribution patterns of Cerrado squamate reptiles. *Journal of Biogeography*, 38: 1907-1922.
- Noh, J-k., Echeverría, C., Pauchard, A. & Cuenca, P. (2019) Extinction debt in a biodiversity hotspot: the case of the Chilean Winter Rainfall-Valdivian Forests. *Landscape and Ecological Engineering*, 15: 1-12. <https://doi.org/10.1007/s11355-018-0352-3>

- O'Dea, A., Lessios, H.A., Coates, A.G., Eytan, R.I., Restrepo-Moreno, S.A., Cione, A.L., Collins, L.S., De Queiroz, A.D., Farris, D.W., Norris, R.D., Stallard, R.F., Woodburne, M.O., Aguilera, O., Aubry, M., Berggren, W.A., Budd, A.F., Cozzuol, M., Coppard, S., Duque-Caro, H., Finnegan, S., Gasparini, G.M., Grossman, E., Johnson, K., Keigwin, L., Knowlton, N., Leigh, E., Leonard-Pingel, J.S., Marko, P.B., Pyenson, N., Rachello-Dolmen, P., Soibelzon, E., Soibelson, L., Todd, J.A., Vermeij, G. & Jackson, J.B.C. (2016) Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances*, 2(8): e1600883.
- O'Donovan, C., Meade, A. & Venditti, C. (2018) Dinosaurs Reveal the Geographical Signature of an Evolutionary Radiation. *Nature Ecology & Evolution*, 2(3): 452-458. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0454-6>
- Ortiz-Jaureguizar, E. & Cladera, G.A. (2006) Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments*, 66(3): 498-532.
- Õunap, E., Viidalepp, J. & Truuverk, A. (2016) Phylogeny of the subfamily Larentiinae (Lepidoptera: Geometridae): integrating molecular data and traditional classifications. *Systematic Entomology*, 41(4): 824-843. <https://doi.org/10.1111/syen.12195>
- Pagel, M., Meade, A. & Barker, D. (2004) Bayesian Estimation of Ancestral Character States on Phylogenies. *Systematic Biology*, 53(5): 673-684. <https://doi.org/10.1080/10635150490522232>

- Pandolfi, J.M. (1992) Successive isolation rather than evolutionary centers for the origination of Indo-Pacific reef corals. *Journal of Biogeography*, 19(6): 593-609. <https://doi.org/10.2307/2845703>
- Parham, J.F., Donoghue, P.C.J., Bell, C.J., Calway, T.D., Head, J.J., Holroyd, P.A., Inoue, J.G., Irmis, R.B., Joyce, W.G., Ksepka, D.T., Patané, J.S., Smith, N.D., Tarver, J.E., van Tuinen, M., Yang, Z., Angielczyk, K.D., Greenwood, J.M., Hipsley, C.A., Jacobs, L., Makovicky, P.J., Müller, J., Smith, K.T., Theodor, J.M., Warnock, R.C.M. & Benton, M.J. (2012) Best Practices for Justifying Fossil Calibrations. *Systematic Biology*, 61(2): 346-359. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syr107>
- Parra, L.E. (1991) Revisión y filogenia del género *Pachrophylla* Blanchard, 1852 (*sensu auctorum*) (Geometridae: Larentiinae: Trichopterygini). *Gayana Zoológica (Chile)*, 55(2): 145-199.
- Parra, L.E. & Alvear, C.A. (2009) Revision of the genus *Ennada* Blanchard (Lepidoptera: Geometridae). *Zootaxa*, 2062: 46-56. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2062.1.4>
- Parra, L.E. & Hernández, C.E. (2010) Estudio filogenético de los géneros de Lithinini de Sudamérica Austral (Lepidoptera, Geometridae): una nueva clasificación. *Revista Brasileira de Entomologia*, 54(1): 1-27.

- Parra, L.E. & Villagrán-Mella, R. (2008) Orden Lepidoptera (mariposas), pp. 159-165. En: CONAMA (Ed.) Biodiversidad de Chile: Patrimonio y desafíos, segunda edición actualizada. Ocho Libros Editores LTDA., Santiago, Chile.
- Parra, L.E., Jiménez-Urrutia, M.C. & Zamora-Manzur, C. (2009) Revision of the genus *Hoplosauris* Butler 1882 (Lepidoptera: Geometridae). Zootaxa, 1989: 39-54.
- Parra, L.E., Vargas, H.A., Sanzana, M.J. & Hernández, C.E. (2017) Estudio filogenético de los géneros de Trichopterygini de Sudamérica Austral (Lepidoptera: Geometridae): una nueva clasificación. Gayana, 81(2): 64-99.
- Philippi, R.A. (1859) Descripción de algunas nuevas especies de mariposas chilenas, principalmente de la provincia de Valdivia. Anales de la Universidad de Chile, 16(11): 1088-1114.
- Pitkin, L.M. (2002) Neotropical ennomine moths: A review of the genera (Lepidoptera: Geometridae). Zoological Journal of the Linnean Society, 135: 121-401.
- Pontes-Nogueira, M., Martins, M., Alencar, L.R.V. & Sawaya, R.J. (2021) The role of vicariance and dispersal on the temporal range dynamics of forest vipers in the Neotropical region. PLoS ONE, 16(9): e0257519.
- Quintero, I. & Jetz, W. (2018) Global elevational diversity and diversification of birds. Nature, 555: 246-250. <https://doi.org/10.1038/nature25794>

- R Core Team (2025) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raja, N.B. & Kiessling, W. (2021) Out of the extratropics: the evolution of the latitudinal diversity gradient of Cenozoic marine plankton. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1950): 20210545.
- Rajaei, H., Hausmann, A., Scoble, M.J., Wanke, D., Plotkin, D., Brehm, G., Murillo-Ramos, L. & Sihvonen, P. (2022) An online taxonomic facility of Geometridae (Lepidoptera), with an overview of global species richness and systematics. *Integrative Systematics*, 5(2): 145-192.
<https://doi.org/10.18476/2022.577933>
- Rambaut, A. (2018) Figtree ver 1.4.4. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh, Edinburgh.
- Rambaut, A., Drummond, A.J., Xie, D., Baele, G. & Suchard, M.A. (2018) Posterior Summarization in Bayesian Phylogenetics Using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, 67(5): 901-904. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
- Ramírez, L. & MacGregor-Fors, I. (2016) Butterflies in the city: a review of urban diurnal Lepidoptera. *Urban Ecosystems*, 20(1): 171-182.
<https://doi.org/10.1007/s11252-016-0579-4>
- Ramos-González, M.I. (2015) Revisión y Filogenia basada en caracteres morfológicos y moleculares de las especies del género *Nebula* Bruand, 1846 (Lepidoptera: Geometridae) presentes en Chile. Tesis de pregrado (Biólogo),

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Chile.

Ramos-González, M.I., Zamora-Manzur, C., Saladrigas Menés, D. & Parra, L.E. (2019) The Trichopterygini (Lepidoptera, Geometridae) of Austral South America: description of new species from Chile. *ZooKeys*, 832: 91-111. <https://doi.org/10.3897/zookeys.832.30851>

Ramos-González, M.I., Zamora-Manzur, C. & Parra, L.E. (2024) An overview of geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae) in the Andean Region s.l.: A systematic review. *Gayana*, 88(1): 111-133. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382024000100111>

Ramos-González, M.I., Zamora-Manzur, C., Rose-Garrido, C. & Parra, L. (2026) Systematic revision of the tribe Ennadini (Lepidoptera: Geometridae) in southern South America, with descriptions of new genera and species. *Zootaxa*, 5741(3): 441-481.

Ratnasingham, S. & Hebert, P. (2007) BOLD: The Barcode of Life Data System (www.barcodinglife.org). *Molecular Ecology Notes*, 7: 355-364.

Ratnasingham, S., Wei, C., Chan, D., Agda, J., Ballesteros-Mejia, L., Boutou, H.A., El Bastami, Z.M., Ma, E., Manjunath, R., Rea, D., Ho, C., Telfer, A., McKeowan, J., Rahulan, M., Steinke, C., Dosheimer, J., Milton, M. & Hebert, P.D.N. (2024) BOLD v4: A Centralized Bioinformatics Platform for DNA-Based Biodiversity Data. En: DeSalle, R. (Ed.) *DNA Barcoding. Methods in Molecular*

Biology, vol 2744. Humana, New York, USA. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-3581-0_26

Ree, R.H. & Smith, S.A. (2008) Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology*, 57: 4-14.

Regier, J.C., Zwick, A., Cummings, M.P., Kawahara, A.Y., Cho, S., Weller, S., Roe, A., Baixeras, J., Brown, J.W., Parr, C., Davis, D.R., Epstein, M., Hallwachs, W., Hausmann, A., Janzen, D.H., Kitching, I.J., Alma Solis, M., Yen, S.-H., Bazinet, A.L. & Mitter, C. (2009) Toward reconstructing the evolution of advanced moths and butterflies (Lepidoptera: Ditrysia): an initial molecular study. *BMC Evolutionary Biology*, 9: 280. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-280>

Retamales, H.A. (2017) Phylogeny of Myrteae (Myrtaceae) with an emphasis on the Chilean species: insights into character evolution and historical biogeography. Ph.D. Thesis, Queensland University of Technology.

Rindge, F.H. (1987) The *Eupithecia* (Lepidoptera: Geometridae) of Chile. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 186(3): 269-363.

Rindge, F.H. (1991) The *Eupithecia* (Lepidoptera: Geometridae) of Chile II. *American Museum Novitates*, 3020: 1-14.

Rivadeneira, M., Alballay, A.H., Villafañá, J.A., Raimondi, P.T., Blanchette, C.A. & Fenberg, P.B. (2015) Geographic patterns of diversification and the

- latitudinal gradient of richness of rocky intertidal gastropods: the “into the tropical museum” hypothesis. *Global Ecology and Biogeography*, 24: 1149-1158.
- Robinson, G.S., Ackery, P.R., Kitching, I., Beccaloni, G.W. & Hernández, L.M. (2023) HOSTS: a Database of the World's Lepidopteran Hostplants [Data set]. Natural History Museum. <https://doi.org/10.5519/havt50xw>
- Ronquist, F. (1997) Dispersal-vicariance analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, 46: 195-203.
- Rose-Garrido, C.A., Ramos-González, M.I. & Parra, L.E. (2018) The *Larentia* of Chile and Argentina, a concise revision. En: Hausmann, A. (Ed.) Proceedings of the ninth Forum Herbulot 2017. The geometrids of southern South America: state of the art – conservation, phylogeny, taxonomy and biodiversity (Concepción, Chile, 9-14 January 2017). *Spixiana*, 41(1): 121.
- Roy, K. & Goldberg, E.E. (2007) Origination, extinction, and dispersal: Integrative models for understanding present-day diversity gradients. *American Naturalist*, 170(S2): S71-S85. <https://doi.org/10.1086/519403>
- Sanmartín, I. (2012) Biogeografía histórica: evolución en el tiempo y el espacio. *Evolution: Education and Outreach*, 5: 555-568.
- Sanmartín, I. & Ronquist, F. (2004) Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. *Systematic Biology*, 53(2): 216-243.

- Santos, M.F., Lucas, E.J., Sano, P.T., Buerki, S., Staggemeier, V.G. & Forest, F. (2017) Biogeographical patterns of *Myrcia* s.l. (Myrtaceae) and their correlation with geological and climatic history in the Neotropics. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 108: 34-48.
- Särkinen, T., Pennington, R., Lavin, M., Simón, M.F. & Hughes, C.E. (2011) Evolutionary islands in the Andes: persistence and isolation explain high endemism in Andean dry tropical forests. *Journal of Biogeography*, 39(5): 884-900.
- Sauquet, H., Ho, S.Y.W., Gandolfo, M.A., Jordan, G.J., Wilf, P., Cantrill, D.J., Bayly, M.J., Bromham, L., Brown, G.K., Carpenter, R.J., Lee, D.M., Murphy, D.J., Sniderman, J.M.K. & Udovicic, F. (2012) Testing the Impact of Calibration on Molecular Divergence Times Using a Fossil-Rich Group: The Case of *Nothofagus* (Fagales). *Systematic Biology*, 61(2): 289-313.
<http://www.jstor.org/stable/41515199>
- Scherson, R.A., Thornhill, A.H., Urbina-Casanova, R., Freyman, W.A., Pliscoff, P.A. & Mishler, B.D. (2017) Spatial phylogenetics of the vascular flora of Chile. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 112: 88-95.
- Scoble, M.J. (1995) *The Lepidoptera: Form, Function and Diversity*. The Natural History Museum & Oxford University Press, London. 416 pp.

- Scoble, M.J. (1999) Geometrid moths of the world: a catalogue (Lepidoptera, Geometridae). CSIRO Publishing, Natural History Museum, London. 1016 pp.
<https://doi.org/10.1071/9780643101050>
- Skilling, J. (2006) Nested sampling for general Bayesian computation. *Bayesian Analysis*, 1(4): 833-859. <https://doi.org/10.1214/06-BA127>
- Smith-Ramírez, C. (2004) The Chilean coastal range: a vanishing center of biodiversity and endemism in South American temperate rainforests. *Biodiversity & Conservation*, 13: 373-393.
- Thierry-Mieg, P. (1892) Description de lépidoptères nouveaux. *Le Naturaliste: Revue Illustrée: Des Sciences Naturelles*, 14: 235-237.
- Thomas, N., Bruhl, J.J., Ford, A. & Weston, P.H. (2014) Molecular dating of Winteraceae reveals a complex biogeographical history involving both ancient Gondwanan vicariance and long-distance dispersal. *Journal of Biogeography*, 41: 894-904.
- Toussaint, E.F.A., Dias, F.M.S., Mielke, O.H.H., Casagrande, M.M., Sañudo-Restrepo, C.P., Lam, A., Morinière, J., Balke, M. & Vila, R. (2019) Flight over the Proto-Caribbean seaway: Phylogeny and macroevolution of Neotropical *Anaeini* leafwing butterflies. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 137: 86-103.
- Van Nieukerken, E.J., Kaila, L., Kitching, I.J., Kristensen, N.P., Lees, D.C., Minet, J., Mitter, C., Mutanen, M., Regier, J.C., Simonsen, T.J., Wahlberg, N., Yen,

S.H., Zahiri, R., Adamski, D., Baixeras, J., Bartsch, D., Bengtsson, B.A., Brown, J.W., Bucheli, S.R., Davis, D.R., Prins, J.D., Prins, W.D., Epstein, M.E., Gentili-Poole, P., Gielis, C., Hättenschwiler, P., Hausmann, A., Holloway, J.D., Kallies, A., Karsholt, O., Kawahara, A.Y., Koster, S., Kozlov, M.V., Lafontaine, D., Lamas, G., Landry, J.F., Lee, S., Nuss, M., Park, K.T., Penz, C., Rota, J., Schintlmeister, A., Schmidt, B.C., Sohn, J.C., Solis, M.A., Tarmann, G.M., Warren, A.D., Weller, S., Yakovlev, R.V., Zolotuhin, V.V. & Zwick, A. (2011) Order Lepidoptera Linnaeus. En: Zhang, Z.-Q. (Ed.) Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa, 3148: 212-221.

Vargas, H.A. & Parra, L.E. (2004) Una nueva especie de *Eupithecia* Curtis (Lepidoptera: Geometridae) del extremo norte de Chile. Revista Chilena de Historia Natural, 77: 485-490.

Vargas, H.A. (2021) A new species of *Eupithecia* Curtis (Lepidoptera, Geometridae) from the Andes of northern Chile. Nota Lepidopterologica, 44: 239-247. <https://doi.org/10.3897/nl.44.73247>

Vargas, H.A., Alma Solis, M. & Vargas-Ortiz, M. (2022) The South American moth *Rheumaptera mochica* (Dognin, 1904) (Lepidoptera, Geometridae, Larentiinae) rediscovered after more than a century of anonymity. ZooKeys, 1085: 129-143.

- Vargas-Ortiz, M. & Parra, L.E. (2025) A new species of *Physocleora* Warren, 1897 (Lepidoptera: Geometridae) from Atacama and Puna provinces, northernmost Chile. *Neotropical Entomology*, 54: 72. <https://doi.org/10.1007/s13744-025-01281-7>
- Viidalepp, J. (2011) A morphological review of tribes in Larentiinae (Lepidoptera: Geometridae). *Zootaxa*, 3136(1): 1-44.
- Villagrán, C. (2018) Biogeografía de los bosques subtropical-templados del sur de Sudamérica. Hipótesis históricas. *Magallania*, 46(1): 27-48.
- Villagrán, C. & Armesto, J. (2005) Fitogeografía histórica de la Cordillera de la Costa de Chile, pp. 99-116. En: Smith Ramírez, C., Armesto, J. & Valdovinos, C. (Eds.), *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Villagrán, C. & Hinojosa, L.F. (1997) Historia de los bosques del sur de Sudamérica, 2: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70: 241-267.
- Villagrán, C. & Hinojosa, L.F. (2025) Historia evolutivo-biogeográfica de la flora de bosques subtropicales de Chile Central. *Gayana Botánica*, 82(1): 1-23.
- Virtanen, T., Neuvonen, S. & Nikula, A. (2002) Modelling topoclimatic patterns of egg mortality of *Epirrita autumnata* (Lepidoptera: Geometridae) with a Geographical Information System: predictions for current climate and warmer climate scenarios. *Journal of Applied Ecology*, 35(2): 311-322.

- Vojnits, A.M. (1985) New South American genera and species of Eupithicini (Lepidoptera: Geometridae). *Acta Zoologica Hungarica*, 31: 405-418.
- Vojnits, A.M. (1992) New data to the *Eupithecia* fauna of Chile and Peru (Lepidoptera: Geometridae). *Acta Zoologica Hungarica*, 38(1-2): 125-144.
- Vojnits, A.M. (1994) New data on the *Eupithecia* fauna of Chile (Lepidoptera, Geometridae). *Entomofauna*, 15(32): 361-376.
- Wahlberg, N., Snäll, N., Viidalepp, J., Ruohomäki, K. & Tammaru, T. (2010) The evolution of female flightlessness among Ennominae of the Holarctic forest zone (Lepidoptera, Geometridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55(3): 929-938.
- Wahlberg, N., Peña, C., Ahola, M., Wheat, C.W. & Rota, J. (2016) PCR primers for 30 novel gene regions in the nuclear genomes of Lepidoptera. *ZooKeys*, 596: 129-141. <https://doi.org/10.3897/zookeys.596.8399>
- Wallace, A.R. (1876) *The geographical distribution of animals*. Vol. I & II. Harper and Brothers, New York, 576+650 pp.
- Wang, Y., Yang, C.-Q., Zheng, Y.-X., Hao, M.-D., Zhu, C.-D., Orr, M.C. & Zhang, A.-B. (2025) Macro-evolutionary dynamics dominated by dispersal promote the formation of regional biodiversity hotspot-insights from hawkmoths (Lepidoptera: Sphingidae) in South China. *Diversity and Distributions*, 31: e13916. <https://doi.org/10.1111/ddi.13916>

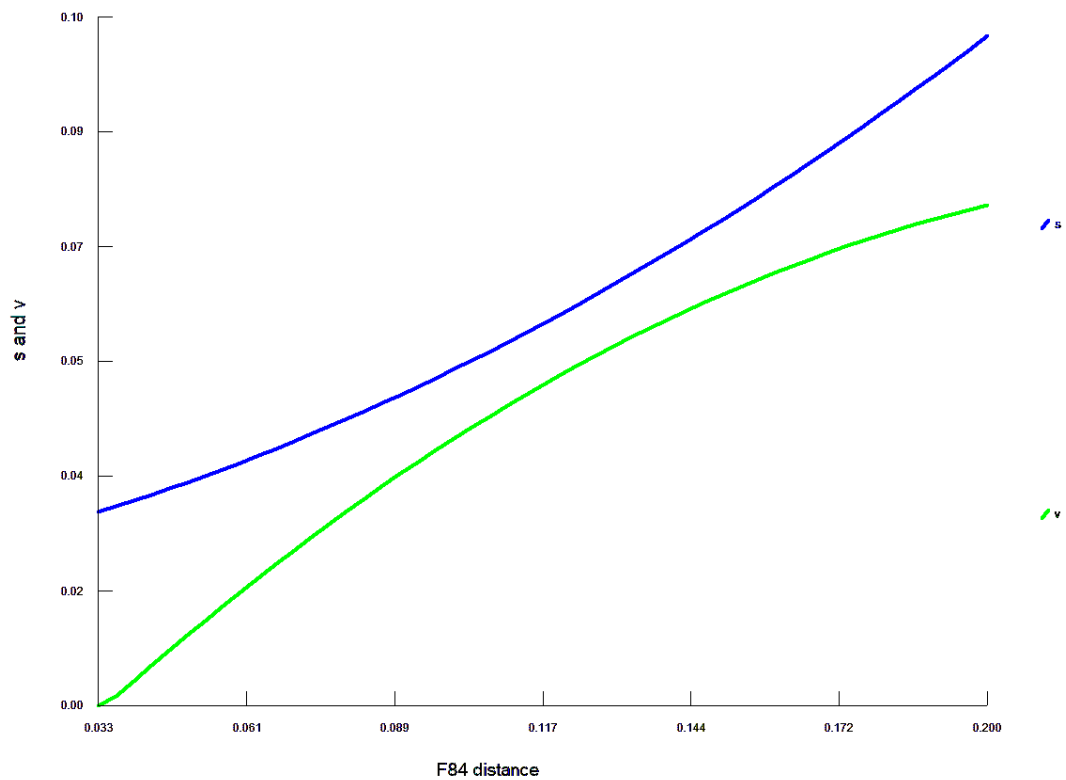
- Warren, W. (1895) New species and genera of Geometridae in the Tring Museum. *Novitates Zoologicae*, 2: 82-159.
- Wen, J., Nie, Z.-L. & Ickert-Bond, S.M. (2016) Intercontinental disjunctions between eastern Asia and western North America in vascular plants highlight the biogeographic importance of the Bering land bridge from late Cretaceous to Neogene. *Journal of Systematics and Evolution*, 54(5): 469-490.
<https://doi.org/10.1111/jse.12222>
- Wiens, J.J. & Donoghue, M.J. (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(12): 639-644.
- Wiens, J.J. & Graham, C.H. (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36: 519-539.
- Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P., Anacker, B.L., Buckley, L.B., Cornell, H.V., Damschen, E., Davies, T., Grytnes, J., Harrison, S.P., Hawkins, B.A., Holt, R.D., McCain, C.M. & Stephens, P.R. (2010) Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13(10): 1310-1324.
- Xia, X. (2017) DAMBE6: New Tools for Microbial Genomics, Phylogenetics, and Molecular Evolution. *Journal of Heredity*, 108(4): 431-437.
<https://doi.org/10.1093/jhered/esx033>

- Xie, L., Wagner, W.L., Ree, R.H., Berry, P.E. & Wen, J. (2009) Molecular phylogeny, divergence time estimates, and historical biogeography of *Circaea* (Onagraceae) in the Northern Hemisphere. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53(3): 995-1009.
- Yamamoto, S. & Sota, T. (2007) Phylogeny of the Geometridae and the Evolution of Winter Moths inferred from a simultaneous analysis of mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44: 711-723.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. & Billups, K. (2001) Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292: 686-693.

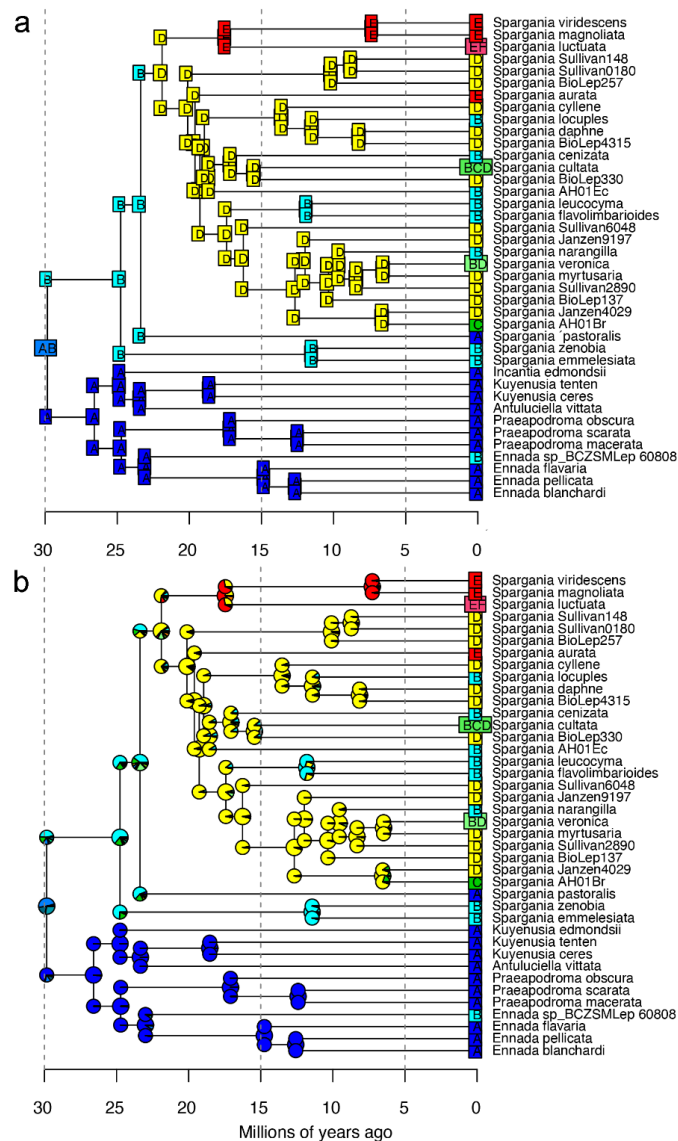
Anexo 1. Números de acceso de las secuencias utilizadas en el análisis filogenético. Destacados en rojo se muestran las secuencias generadas para este estudio.

Id	Family	Self name	Tribu	Genus	Species	ArgK	Co-ArgPae	CAD	COL begin	COL end	EFL begin	EFL center	EFL end	GAPDH	IGH	IGH	NonB	RpS	Wgi
MD07	Dematiaceae	Leucaria	Leucariaceae	Leucaria	infusa			U141331	U001807	U001807	U001808	U001808	U001808		U141369	U141369		U141330	U001808
MD24	Dematiaceae	Stemaria	Woodsiaceae	Stemaria	avida	MT38534	MT38864		MT38541	MT38541	MT38579	MT38579	MT38579	MT74026	MT74028	MT74124	MT41663	MT74201	MT41676
MD25	Dematiaceae	Stemaria	Woodsiaceae	Stemaria	avida	MT38535	MT38865		MT38542	MT38542	MT38580	MT38580	MT38580	MT74026	MT74028	MT74124	MT41663	MT74201	MT41676
MD26	Dematiaceae	Stemaria	Scopulii	Scopulia	punctulata	MT38540	MT38871		MT38547	MT38547	MT38585	MT38585	MT38585	MT74026	MT74028	MT41663	MT41609	MT74201	MT41676
Co_036	Dematiaceae	Leucaria	Woodsiaceae	Woodsiopsis	laqueum	MT73819			MT73825	MT73808	MT73808	MT73815	MT73815		MT41339	MT41339	MT73815	MT73815	MT73815
HM0032	Dematiaceae	Stemaria	Coccolini	Cyclodictya	punctata	K001100	K001103	U0028152	U0028152	U0028152	U0028151	U0028151	U0028151	MT75843	MT75843	MT75843	MT75843	MT75843	MT75843
U00431	Dematiaceae	Leucaria	Dyschidiales	Leucaria	avida				MT73824	MT73824	MT73825	MT73825	MT73825		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00432	Dematiaceae	Leucaria	Dyschidiales	Leucaria	avida				MT73825	MT73825	MT73826	MT73826	MT73826		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00433	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	K343410	K343430	K343430	K343430	K343430	K343430	K343430	K343430	K343430	K343430	K343430	K343430	K343430	K343430
U00434	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73848	MT73848		MT73849	MT73849	MT73849	MT73849	MT73849		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00435	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00436	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00437	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00438	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00439	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00440	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00441	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00442	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00443	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00444	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00445	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00446	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00447	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00448	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00449	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00450	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00451	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00452	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00453	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00454	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00455	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00456	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00457	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00458	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00459	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00460	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00461	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00462	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00463	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00464	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00465	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00466	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00467	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00468	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00469	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00470	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00471	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00472	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00473	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00474	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00475	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00476	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00477	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00478	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00479	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00480	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00481	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00482	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00483	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00484	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00485	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00486	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00487	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00488	Dematiaceae	Leucaria	Chusquei	Alpicola	Alpicola	MT73849	MT73849		MT73850	MT73850	MT73850	MT73850	MT73850		MT41663	MT41663		MT41663	MT41663
U00489	Dematiaceae	Leucaria																	

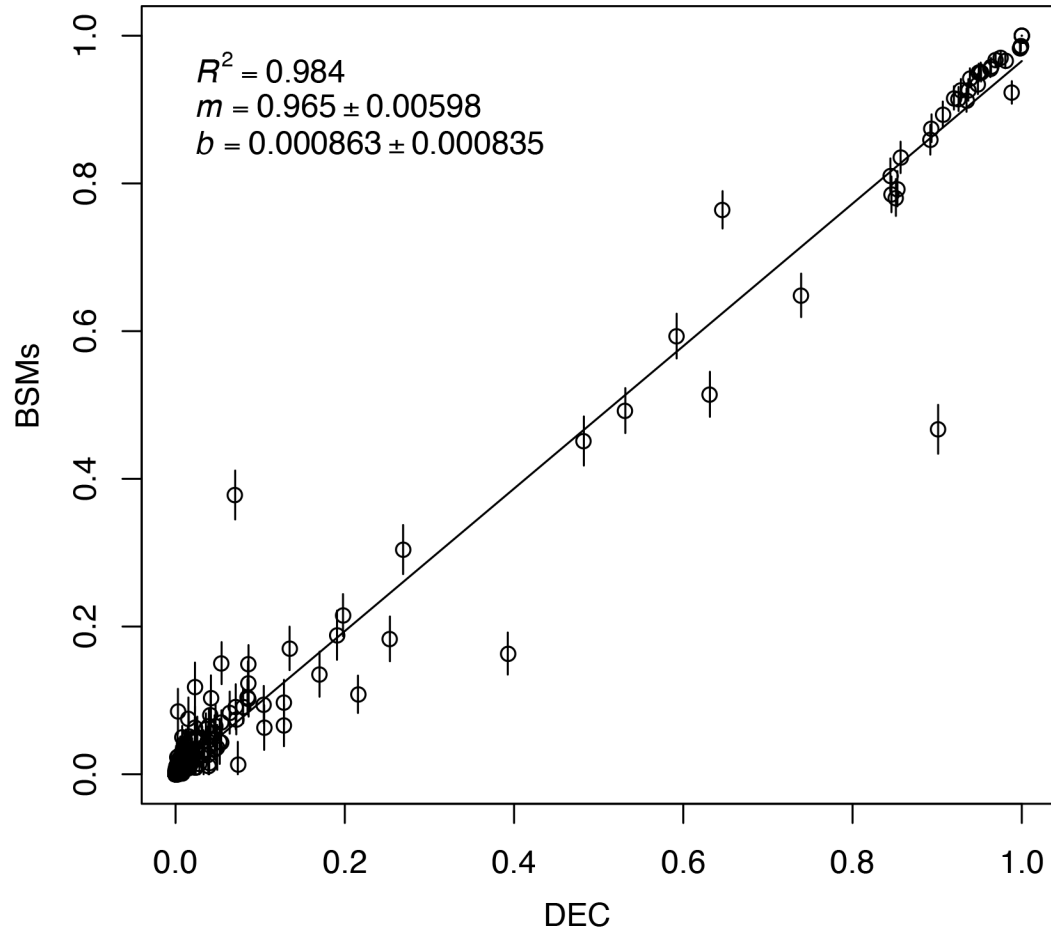
Anexo 2. Gráfico de saturación de sustituciones. El eje X, “distancia F84”, se basa en el modelo de sustitución F84 y se espera que aumente linealmente con el tiempo de divergencia. El eje Y corresponde a la proporción observada de transiciones (s) y transversiones (v), respectivamente.



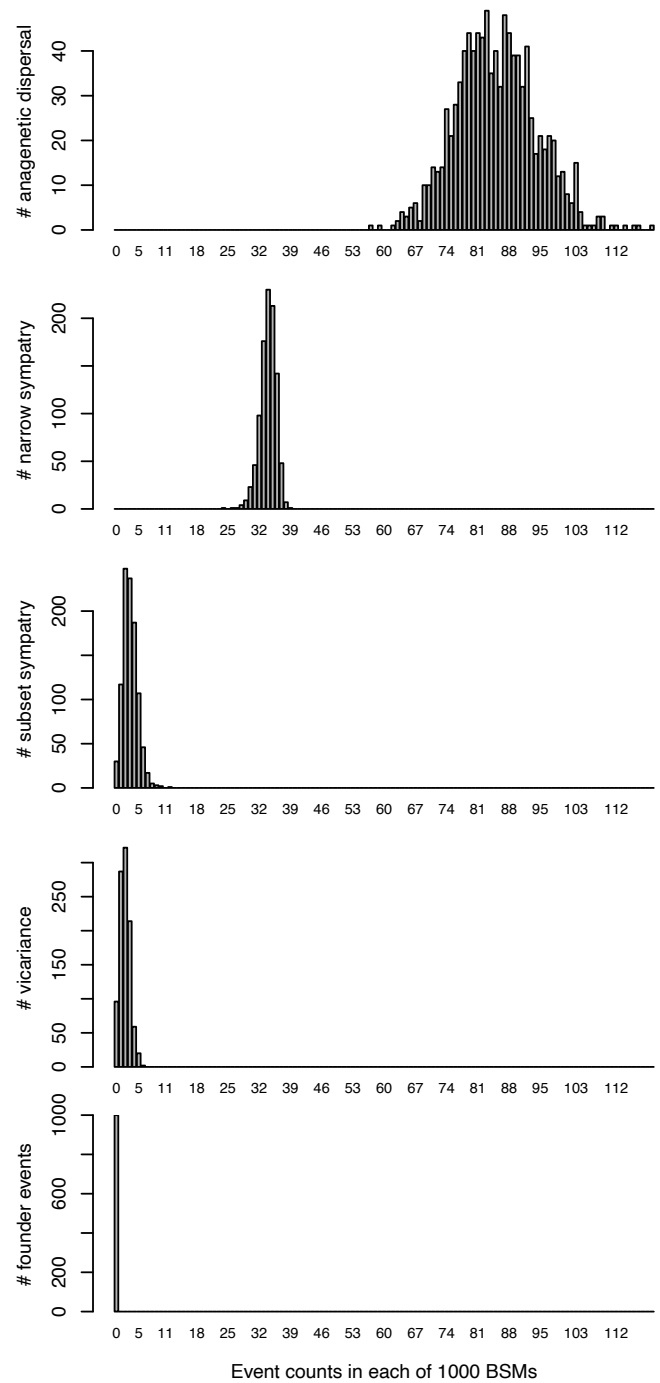
Anexo 3. Reconstrucción de áreas ancestrales en Ennadini bajo el modelo DEC estratificado. A) Las letras de color representan las combinaciones de áreas geográficas más probables en cada nodo; B) los gráficos indican las probabilidades de los estados ancestrales inferidos para cada nodo. El eje horizontal expresa el tiempo en millones de años (Ma), las líneas segmentadas representan los intervalos temporales del modelo estratificado.



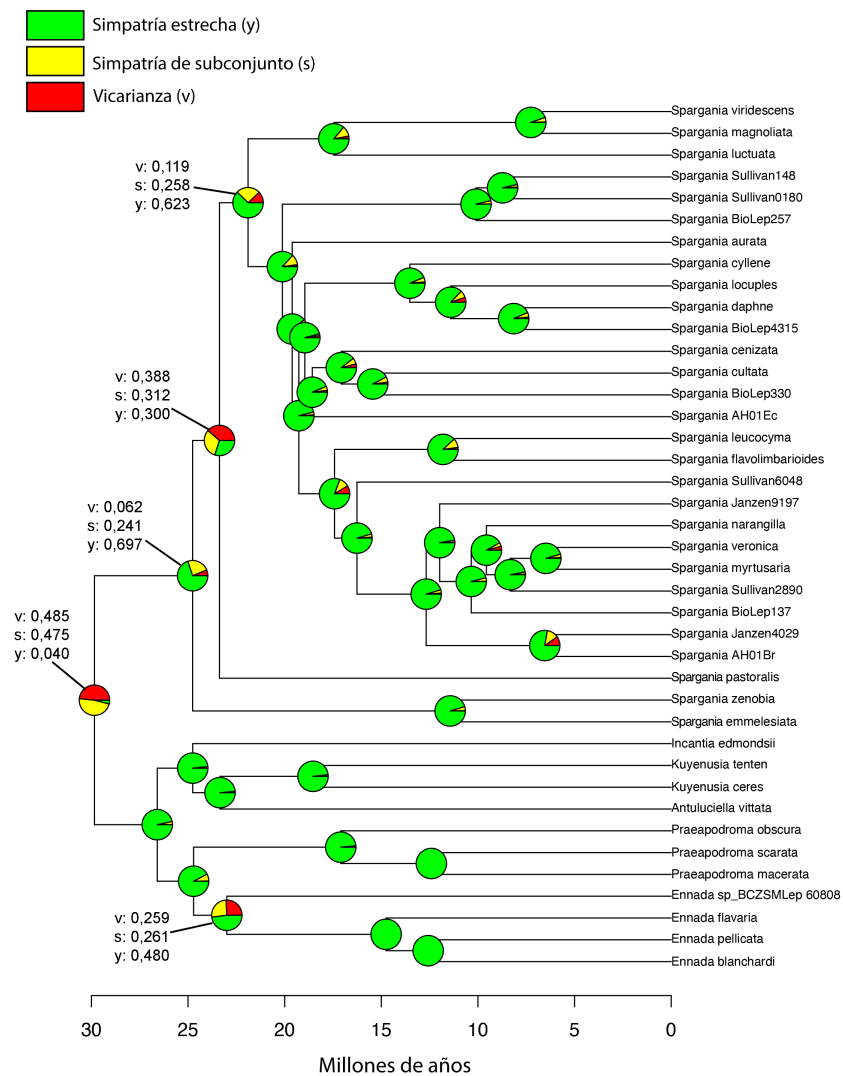
Anexo 4. Correlación entre las probabilidades de estados ancestrales estimadas por máxima verosimilitud bajo el modelo DEC estratificado y las probabilidades promedio obtenidas a partir de 1000 mapeos estocásticos (BSM).



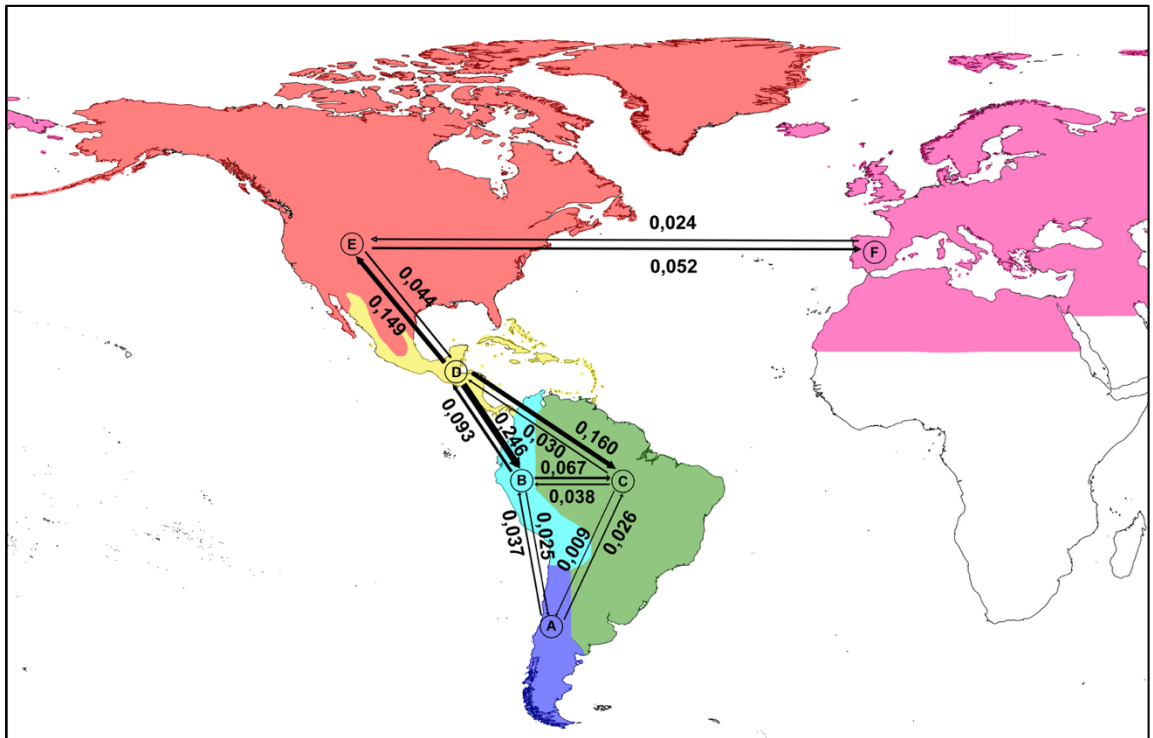
Anexo 5. Distribución de la frecuencia de eventos anagenéticos y cladogenéticos en 1000 simulaciones de mapeo estocástico biogeográfico (BSM) bajo el modelo DEC estratificado.



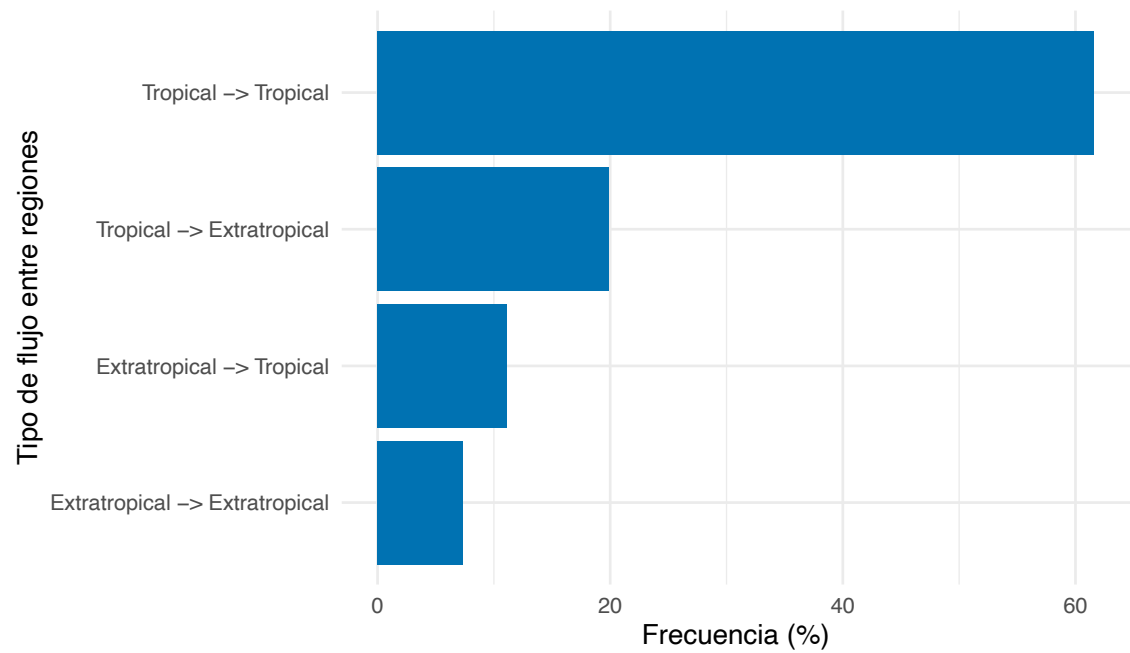
Anexo 6. Eventos cladogenéticos más probables por nodo en Ennadini bajo el modelo DEC estratificado. Los gráficos de torta representan la frecuencia relativa de eventos a partir de 1000 mapeos estocásticos biogeográficos (BSM). Los valores de frecuencia se muestran para los nodos con mayor incerteza.



Anexo 7. Red de dispersión entre áreas inferidas a partir de 1000 BSMs bajo el modelo DEC estratificado. Los valores indican frecuencias relativas de los eventos mientras que las flechas denotan direccionalidad.



Anexo 8. Frecuencia relativa de eventos de dispersión entre regiones tropicales y extratropicales, inferida a partir de 1000 BSMs bajo el modelo DEC estratificado.



Anexo 9. Proporción de eventos de dispersión entre regiones tropicales y extratropicales a través del tiempo bajo el modelo DEC estratificado.

