



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Programa de Magister en Ciencias Mención Zoología

FILOGENIA DEL GÉNERO *MALLOMUS* BLANCHARD, 1852 (LEPIDOPTERA:
GEOMETRIDAE)



Tesis para optar al grado de Magister en Ciencias Mención Zoología

Einer Alexander Sepúlveda Zúñiga
CONCEPCIÓN-CHILE
2015

Profesor Guía: Dr. Luis Parra Jiménez
Dpto. de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

ÍNDICE DE CONTENIDOS

ÍNDICE DE CONTENIDOS	2
RESUMEN	4
ABSTRACT	5
INTRODUCCIÓN	6
MATERIALES Y MÉTODOS	12
Estudio de los taxa	12
Análisis filogenético morfológico	12
Análisis filogenético molecular	13
RESULTADOS	14
Análisis filogenético morfológico	14
Análisis filogenético molecular	15
DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN	16
BIBLIOGRAFÍA	20
TABLAS	26
Tabla 1: Resumen de la historia taxonómica del género <i>Mallomus</i>	26
Tabla 2: Listado de especies utilizadas en los análisis filogenéticos basados en caracteres morfológicos y sus respectivos grupos según lo propuesto por Rindge	27
Tabla 3: Caracteres polarizados para el análisis filogenético de las especies del género <i>Mallomus</i>	28
Tabla 4: Matriz de datos de caracteres polarizados para el género <i>Mallomus</i> .	30
FIGURAS	
Figura 1: Región Andina (según el esquema biogeográfico propuesto por Morrone (2002) y distribución aproximada del género <i>Mallomus</i>	32
Figura 2: Especies del género <i>Mallomus</i>	33
Figura 3: Especies del género <i>Mallomus</i>	34
Figura 4: Especies del género <i>Mallomus</i>	35
Figura 5: Especies del género <i>Mallomus</i>	36
Figura 6: Especies del género <i>Mallomus</i>	37
Figura 7: Especies del género <i>Mallomus</i> y Especies utilizadas como grupos externo	38

Figura 8. Armadura genital del macho de <i>Mallomus felderi</i>	39
Figura 9: Armadura genital de la hembra de <i>Mallomus chilendaria</i>	40
Figura 10: Armadura genital del macho de <i>M. interrupta</i> , típica del Grupo I	40
Figura 11: Armadura genital del macho de <i>M. falcata</i> , típica del Grupo II	41
Figura 12: Armadura genital del macho de <i>M. brevis</i> , típica del Grupo III	41
Figura 13: Armadura genital del macho de <i>M. aenea</i> , típica del Grupo IV	42
Figura 14: Armadura genital del macho de <i>M. galbanata</i> , típica del Grupo V	42
Figura 15: Armadura genital del macho de <i>Emirzarum gentilii</i>	43
Figura 16: Armadura genital de la hembra de <i>Emirzarum gentilii</i>	43
Figura 17: Hipótesis filogenética para 19 especies del género <i>Mallomus</i>	44
Figura 18: Hipótesis filogenética para 44 especies del género <i>Mallomus</i>	45
Figura 19: Hipótesis filogenética molecular, de máxima verosimilitud para 14 especies del género <i>Mallomus</i>	46

ANEXO

Anexo 1: Descripción del género <i>Emirzarum</i> Sepúlveda-Zúñiga & Parra gen. nov. y de la especie <i>Emirzarum gentilii</i> nov. com. (Rindge, 1973)	47
Anexo 2: Lista sistemática y sinonímica del género <i>Mallomus</i>	50

RESUMEN

El género *Mallomus* presenta la mayor riqueza de especies descritas para la región Andina. Destaca por su amplia variedad de caracteres (morfología externa y armaduras genitales). Esta gran diversidad morfológica convierte a *Mallomus* en un género de taxonomía difícil, lo que propició su subdivisión en grupos por Rindge (1971, 1973, 1983). Se realizaron dos análisis filogenéticos basados en caracteres morfológicos y moleculares (Gen mitocondrial COI), ambos coinciden en que la monofilia recobrada del género *Mallomus*, entrega como resultado la inclusión de uno de los grupos externos utilizados *Malleco*, el cual forma parte del grupo interno del árbol filogenético. Se propone a *Malleco* como sinónimo junior de *Mallomus*, su única especie. *Mallomus versicolor* presenta una estrecha relación con las especies del grupo I de Rindge, además de ser la especie hermana de *M. interrupta* tanto en el análisis morfológico y molecular. La filogenia morfológica muestra que *M. gentili* no pertenece al género *Mallomus*, principalmente por carecer de un proceso del anellus prominente y curvado, carácter diagnóstico que define al género, además al no encontrar caracteres que lo asocien a otro género dentro de los Nacophorini, se postula el género *Emirzarum* Sepúlveda-Zúñiga & Parra gen. nov. Las agrupaciones propuestas por Rindge, fueron recobradas sólo parcialmente en los análisis, lo cual permite rechazar la propuesta de Rindge de formación de grupos, además la escases de datos moleculares imposibilita sustentar la formación géneros distintos. En este sentido, ya que los caracteres morfológicos no fueron suficientes para proporcionar una filogenia que mostrara claramente las relaciones de parentesco entre los linajes, es necesario un análisis más profundo que considere datos moleculares de distintos genes (mitocondriales y nucleares) y, de esta manera comprobar si efectivamente podemos recobrar los grupos descritos por Rindge o sustentar la formación de subgéneros o géneros distintos dentro de *Mallomus*.

PALABRAS CLAVES: Nacophorini, Gen de la citocromo oxidasa I (COI), Monofilético

ABSTRACT

The *Mallomus* genus has the highest species richness described for the Andean region. Noted for its wide variety of characters (external morphology and in their genital armor). This great diversity in morphological, makes of *Mallomus* a genus of complex systematic, which has led to its subdivision into groups by Rindge (1971, 1973, 1983). Two phylogenetic analyzes based on morphological and molecular characters were performed (mitochondrial gene COI) both agree that the recovered monophyly of the genus *Mallomus*, delivery resulted in the inclusion of one of the external groups used *Malleco*, which is part of the inner group. It is proposed to *Malleco* as a junior synonym of *Mallomus*. Its only specie, *Malleco versicolor*, has a close relationship with the group I species of Rindge, besides being the sister species of *M. interrupta* both in morphological and molecular analysis. The morphological phylogeny shows that *M. gentili* not belong to the genus *Mallomus*, mainly for lack of a process anellus prominent and curved, diagnosis character that defines the genre, in addition to not find similar characters with another genre within Nacophorini, probably corresponds to a new genre. The groupings proposed by Rindge, were recovered only partially in the analysis, which allows us to reject the group formation proposal of Rindge, in addition to the limited availability of molecular data that make it impossible the formation of genres different. Therefore, since the morphological characters were not sufficient to provide a phylogeny that clearly showing the relationships among lineages, is necessary a deeper analysis that consider molecular data of different genes (mitochondrial and nuclear) for all species of the genus and that allow us a better resolution of the phylogeny of *Mallomus*, thus demonstrate whether we can effectively recover the groups described by Rindge or support the formation of different genres within *Mallomus*.

KEYWORDS: Nacophorini, Cytochrome oxidase gene I (COI), Monophyletic.

INTRODUCCIÓN

La sistemática es la disciplina de la biología comparada encargada de estudiar la biodiversidad desde el punto de vista de las relaciones jerárquicas de los linajes (Simpson 1945, Blackwelder & Boyden 1952). Para ello, debe cubrir tres aspectos fundamentales: 1) el reconocimiento de la biodiversidad, es decir, debe identificar a las especies; 2) reconstruir la filogenia de las especies; y 3) elaborar clasificaciones que reflejen de manera fiel la filogenia de las mismas; es decir, debe estar basada en los procesos naturales que generaron tal diversidad biológica (Eliosa & Navarro, 2005). En un sistema de clasificación dinámico estos aspectos de la sistemática cobran especial relevancia en aquellos taxa de morfología compleja y cuyo historial taxonómico ha sido inestable, como el caso de *Mallomus* Blanchard, 1852 (Geometridae), género muy diverso y ampliamente distribuido en la región Andina (Figura 1)

Geometridae es la segunda familia más diversificada del Orden Lepidoptera (Gaston *et al.* 1995), con alrededor de 20.000 especies descritas (Munroe 1982, Gaston *et al.* 1995). Heppner (1991) señala que el 38% de la fauna de geométridos conocidos en el mundo se concentra en la región Neotropical. De las seis subfamilias que la conforman, cinco están presentes en Chile, con 87 géneros y un total de 320 especies, siendo Ennominae, la que presenta la mayor riqueza de especies (Scoble 1995). El estudio de los Ennominae del cono sur de América ha estado directamente relacionado con el esfuerzo de investigación de Frederick H. Rindge (AMNH). En sus trabajos destaca la revisión taxonómica de algunas tribus para la región, como Nacophorini (Rindge 1973, 1983), Lithinini (Rindge 1986) y Eupithecini (Rindge 1987), ofreciendo una visión más completa de los géneros presentes en Chile y Argentina. Esta visión es ampliada con las contribuciones de Parra y colaboradores, en la que destacan revisiones de géneros y tribus, entre ellos: *Psilaspilates* (Parra 1999a), *Euclidiodes* (Parra 1999b), *Neorumia* (Parra & Vargas 2000), *Oratha* y *Hasodima* (Parra & Pascual-Toca 2003), *Hoplosauris* (Parra *et al.* 2009), *Ennada* (Parra & Alvear 2009), y las tribus Trichopterygini (Parra 1991, 1992, 1996) y Lithinini (Parra & Hernandez 2010), acompañadas de análisis filogenético basados en caracteres morfológicos. Todas estas revisiones, contribuyen al correcto reconocimiento de sus especies y al ordenamiento taxonómico de estos grupos. Estos trabajos, sin embargo, representan sólo una pequeña

fracción del total de géneros señalados para Chile, restando aún una serie de estudios que permitan tener un mejor conocimiento de los distintos taxa que conforman Geometridae, situación de la que no escapan los integrantes de la subfamilia Ennominae.

Dentro de la inmensa diversidad observada en los ennóminos, *Mallomus* (conocido como *Salpis* en muchas publicaciones), destaca por ser uno de los géneros con mayor diversidad específica en Chile en el contexto de la región Andina (Figura 1) (Parra 1993). Presenta, además una amplia variedad de caracteres morfológicos externos como en sus armaduras genitales (Rindge 1983). Esta gran diversidad en rasgos morfológicos, convierte a *Mallomus* en un género de taxonomía dificultosa.

Mallomus fue originalmente descrito por Blanchard (1852), inicialmente dentro de la familia Hepialidae, para la especie tipo *M. ciliatus*. Su historia taxonómica no ha estado exenta de confusión y malas interpretaciones, en la que tres nombres aparecen en la historia taxonómica de este género: *Dasystole*, *Salpis* y *Mallomus*. Mabille (1885) describe el género *Salpis*, e incluye en él tres especies: *S. antennata*, *S. albipunctaria* y *S. scodionata*. Posteriormente, Rindge (1971) entrega una revisión completa de *Salpis*, en donde incluye 33 especies que distribuye en cuatro grupos. La conformación de estos grupos está basada en rasgos morfológicos externos y de las armaduras genitales de ambo sexos. Más tarde, Rindge (1983) reconoce que *Mallomus*, taxón focal de este estudio, es sinónimo sénior del género *Salpis*, señalando que el nombre *Mallomus* había pasado desapercibido producto de un error por la mala asignación familiar que hizo Blanchard (1852). Actualmente, el género contiene 52 especies (Poole 1969, Rindge 1971, 1973, Parra & Henríquez-Rodríguez 1993, Scoble 1999), cinco fueron descritas por Poole (1969), incluidas inicialmente en la revisión del género *Dasystole* y 41 por Rindge. Angulo (1977), describió los machos de *Salpis lata* Rindge (1971) y *S. unica* Rindge (1971); sin embargo, Rindge (1983) manifestó que estas descripciones no corresponden a las especies descritas por el sobre la base de ejemplares hembras, por lo que probablemente serían especies nuevas. Parra & Henríquez-Rodríguez (1993) publican tres especies nuevas para *Mallomus*, describen machos y hembras de especies ya descritas y desconocidos hasta esa fecha y entregan información sobre estados inmaduros y plantas hospederas de *M. falcatus* (Rindge 1971) y *M. tumidus* (Rindge 1971). Finalmente, Scoble (1999) en su catálogo de geométridos del mundo agrega tres especies a

las ya conocidas (Tabla 1).

La relativa diversidad y alta complejidad morfológica del género ha propiciado a su vez su subdivisión en grupos. La conformación de grupos en algunas categorías taxonómicas, tiene por objetivo facilitar el estudio de las mismas, aludiendo a la idea de que la clasificación consiste en agrupar las especies de acuerdo a sus características, colocándolas en un sistema de categorías ordenadas (Simpson 1945, Blackwelder & Boyden 1952), y de esta manera simplificar su taxonomía, en este caso la del género *Mallomus*. La historia taxonómica de la conformación de grupos en *Mallomus* se mezcla con la proposición de subgéneros, e. g. Prout (1910) subdividió *Salpis* en tres subgéneros (*Salpis* Mabillae, *Lasiops* Warren y *Anthygophanes* Prout), ninguno de los cuales es similar a la taxonomía propuesta por Rindge en 1971 y 1983. La propuesta de Prout se basa en caracteres morfológicos externos, y mientras que la de Rindge, principalmente en los atributos de las armaduras genitales de machos y hembras. Rindge (1971, 1973), reúne las especies de *Mallomus* en cuatro grupos, los que diagnostica de la siguiente manera.

Grupo I: “alas anteriores grises o marrones con ápices puntiagudos y alas posteriores blancas o grises blanquecinas que contrastan fuertemente con el color de las alas anteriores; la vesica del aedeagus evertida forma un ángulo entre 45° a 90° con la funda del aedeagus; valvas sin proceso medial” (Figura 10). 18 especies pertenecen a este grupo: *M. atervenosus* Parra & Henríquez-Rodríguez 1993, *M. batiola* (Rindge 1971), *M. crepera* (Rindge 1971), *M. chilendaria* (Felder & Rogenhofer 1875), *M. dentilineata* (Butler 1882), *M. eudora* (Prout 1910), *M. felderi* (Butler 1882), *M. gutta* (Rindge 1971), *M. inornata* (Rindge 1971), *M. interrupta* (Rindge 1973), *M. lata* (Rindge 1971), *M. mutabilis* (Rindge 1971), *M. nigrivenosa* (Rindge 1973), *M. sticte* (Rindge 1971), *M. tessera* (Rindge 1971), *M. tumida* (Rindge 1971), *M. venosa* (Ureta 1956) y *M. virgata* (Rindge 1971) (Figura 2 y 3).

Grupo II: “superficie dorsal de las alas anteriores y posteriores similares en coloración marrón o grisáceo; la vesica evertida forma un ángulo recto con la funda del aedeagus; valvas sin proceso medial” (Figura 11). Tres especies se incluyen en este grupo: *M.*

falcata (Rindge 1971), *M. infelix* (Butler 1882) y *M. unda* (Rindge 1971) (Figura 3).}

Grupo III: “superficie dorsal de las alas anteriores y posteriores similares en coloración, marrón o grisáceo; la vesica del aedeagus evertida forma un ángulo entre 45° a 90° con la funda del aedeagus; valvas con proceso medial” (Figura 12). 15 especies se incluyen en el grupo: *M. albipunctaria* (Mabille 1885), *M. anguloi* Parra & Henríquez-Rodríguez 1993, *M. brevis* (Rindge 1971), *M. carneitincta* (Prout 1910), *M. danielae* Parra & Henríquez-Rodríguez 1993, *M. decora* (Rindge 1973), *M. globosa* (Rindge 1973), *M. orbifera* (Prout 1910), *M. pisinna* (Rindge 1973), *M. puechi* (Dognin 1904), *M. recta* (Rindge 1973), *M. rubens* (Prout 1910), *M. scodionata* (Mabille 1885), *M. synopsisoides* (Dognin 1893) y *M. lancea* (Rindge 1971) (Figura 3, 4 y 5).

Grupo IV: “superficie dorsal de las alas anteriores y posteriores similares en coloración; la vesica evertida forma un ángulo de 180° con la funda del aedeago; valvas simples” (Figura 13). 9 especies están incluidas en este grupo: *M. aenea* (Butler 1882), *M. antennata* (Mabille 1885), *M. ciliatus* Blanchard 1852, *M. clarkei* (Sperry 1951), *M. gentilii* (Rindge 1973), *M. glabra* (Rindge 1971), *M. occulta* (Rindge 1971), *M. penai* (Rindge 1971), y *M. tubercata* (Rindge 1971) (Figura 5 y 6).

Rindge (1973), comenta que esta división del género en cuatro grupos, no le permite sustentar la proposición de subgéneros por la naturaleza de los caracteres que los diagnostican. Posteriormente, Rindge (1983) sinonimiza a *Dasystole* Warren 1907 en *Mallomus*, cuya revisión taxonómica fue realizada por Poole (1969). Poole, en su revisión afirma que “*Dasystole* probablemente está estrechamente relacionado con el género *Salpis*, pero la comparación de ambos géneros debe esperar a una revisión genérica de la tribu Nacophorini, sobre todo los géneros de Chile” (1969, p. 277). *Dasystole* se caracteriza por la presencia de un brazo costal en las valvas, carácter no observado en ninguno de los cuatro grupos de especies descritos para *Mallomus*. Sin embargo, al no encontrar otros caracteres apomórficos en *Dasystole*, Rindge (1983) lo incorpora definitivamente en la sinonimia de *Mallomus*, y además señala que todas las especies que se le adscriben forman un grupo reconocible y

distinto a los otros, designándolo como el grupo V del género (Figura 14): *galbanata* (Dogning 1893), *thoracica* (Walker 1858), *albisecta* (Warren 1904), *lenosa* (Dogning 1894) y *munita* (Dogning 1900) (Figura 6 y 7).

Si bien la conformación de grupos de especies, tiene por objetivo facilitar el estudio de las mismas de acuerdo a sus características o propiedades, estos agrupamientos deben reflejar las relaciones de ancestro descendencia de las mismas, patrón que no acontece dentro de este género, como quedó demostrado en un análisis filogenético preliminar basado en unos pocos caracteres morfológicos en el trabajo de Sepúlveda & Parra (2013).

Sepúlveda & Parra (2013) estudiaron 19 especies de *Mallomus*, basándose en el análisis de los caracteres morfológicos diagnósticos utilizados por Rindge (1971, 1973, 1983), con la incorporación de otros 15 caracteres, pero el análisis no recobró las agrupaciones de especies propuestas por Rindge (1971, 1973, 1983) (Figura 17). Así, la evidencia rescatada permitió rechazar a priori la hipótesis propuesta por Rindge, y al mismo tiempo estos resultados imposibilitan postular la conformación de nuevos grupos debido a la gran cantidad de homoplasias y a la ausencia de caracteres sinapomórficos. Estos autores, argumentan que otra dificultad para establecer la filogenia morfológica de este género, es el cierto grado de homogeneidad morfológica observada entre los taxa y a la presencia de caracteres diagnósticos que no muestran congruencia entre los distintos linajes que lo conforman. Además sugieren que un análisis filogenético molecular, podría reflejar patrones no observados con la evidencia morfológica utilizada y establecer de mejor manera las relaciones de parentesco entre las especies del género.

La sistemática molecular, a través de secuencias de aminoácidos y de DNA, busca establecer patrones filogenéticos entre los organismos así como los procesos evolutivos responsables de estas relaciones, resolviendo además problemas taxonómicos en diversos grupos (animales, plantas, hongos, bacterias, etc.) (Saldamando & Marquez 2012). La información contenida en las secuencias representa una gran cantidad de caracteres de mucha utilidad en sistemática (Hillis 1987), pues proporcionan un importante registro filogenético, debido a las tasas de cambio en los diferentes segmentos del genoma (Brown 1983, Pace *et al.* 1986). Esta fuente de caracteres es en esencia la que distingue a la sistemática molecular de la sistemática

tradicional y no sus bases filosóficas. Sin embargo, el uso de modelos explícitos de evolución para nucleótidos y aminoácidos, así como la adopción de métodos de inferencia que no se basan en la parsimonia, como la máxima verosimilitud y la inferencia bayesiana, han producido polémicas entre los investigadores que usan caracteres moleculares para filogenética y los que usan caracteres morfológicos (*e.g.*, análisis tradicionales). Los caracteres tradicionales son determinados por los genes, el uso de secuencias de DNA se puede considerar como una manera directa de observar diferencias heredables entre especies. Sin embargo, los caracteres morfológicos son los relevantes en la descripción formal y en el reconocimiento de diferentes taxa. Es por eso que los taxónomos han reconocido el valor de tomar en cuenta datos tradicionales y moleculares, para de esta manera analizar los procesos evolutivos en conjunto (Hillis & Wiens 2000).

El ADN mitocondrial (ADNmt) es la región del ADN más utilizada en este tipo de estudios, principalmente en insectos y animales (Hillis *et al.* 1996), debido a su relativa facilidad, tanto en el alineamiento como en la amplificación de las secuencias de ácidos nucleicos (Caterino *et al.* 2000). El uso del gen COI presenta varias ventajas dentro de las cuales se encuentran (Freeland 2005): el ADN mitocondrial es fácil de aislar, dada su alta abundancia en las células; este presenta herencia materna y por lo tanto ausencia de recombinación que permite establecer una historia evolutiva del grupo taxonómico a estudiar; tiene altas tasas de mutación en diferentes partes de la molécula; presenta regiones altamente conservadas seguidas de otras altamente variables que permiten estudiar la diferenciación genética entre especies de un mismo género con gran aplicabilidad en una gran cantidad de insectos (Lunt *et al.* 1996, Freeland 2005). En este sentido muchos de los trabajos en insectos, y particularmente en lepidópteros, han utilizado regularmente los genes mitocondriales COI y COII para el establecimiento de filogenias, *e.g.*, *Copitarsia* (Pogue & Simmons 2008), *Byclyclus* (Monteiro & Pierce 2001), *Eois* (Geometridae) (Strutzenberger *et al.* 2010), entre otros.

Dada la dificultad de establecer las relaciones de parentesco entre las especies de *Mallomus*, es que en este estudio se utilizaron secuencias genéticas mitocondriales (COI), para establecer la historia de los linajes que forman parte del género *Mallomus*, además de un análisis filogenético basado en caracteres morfológicos.

La reconstrucción de las relaciones filogenéticas existentes entre las especies del género *Mallomus* permitirá comprobar si las agrupaciones propuestas por Rindge se corresponden con la conformación de subgéneros o géneros distintos de este taxón a priori monofilético.

MATERIALES Y MÉTODOS

Estudio de los taxa

Los ejemplares incluidos en este estudio se encuentran depositados en el Museo de Zoología (MZUC-UCCC) y el laboratorio de sistemática y ecología de geométridos de la Universidad de Concepción. Se analizó un total de 135 individuos, los que fueron disecados, fotografiados y observados en microscopio estereoscópico, se analizaron sus caracteres externos (patrones de maculación alar, antenas y patas) e internos (armadura genital de machos y hembras). Para el análisis de genitalia se utilizaron las técnicas descritas por Parra (1991) y para la nomenclatura se usó a Klots (1970).

Análisis filogenético morfológico

Para el análisis filogenético se utilizaron como grupos externos los géneros de la tribu Nacophorini *Malleco* Rindge 1971 y *Talca* Rindge 1971, ambos cercanamente emparentados con *Mallomus* (Rindge, 1971).

Se analizaron un total de 41 caracteres (Tabla 3), que incluyen atributos externos e internos de machos y hembras adultos. Todos los caracteres fueron polarizados con los grupos externos. Para el análisis, los caracteres fueron incorporados como desordenados y todos con el mismo peso. Los estados de carácter perdidos se codificaron como “?”. El análisis filogenético, optimización de los estados de carácter, los cladogramas y valores de soporte de los clados se obtuvieron con el programa TNT versión 1.1 (Goloboff et al. 2003). Se utilizaron la enumeración implícita y la búsqueda tradicional para identificar todos los posibles árboles parsimoniosos y sus respectivas longitudes. En el método de búsqueda tradicional, los árboles de menor longitud fueron recobrados por el algoritmo de Wagner con 10 repeticiones (1000 secuencias de adición al azar), sometidos luego al algoritmo de TBR

(tree bisection reconnection), guardando como máximo 1000 árboles por replicación. La búsqueda de los árboles se hizo colapsando todos los nodos cuya longitud mínima es cero y sólo se consideraron las sinapomorfías compartidas por todos los árboles.

Para encontrar los valores de soporte de los clados resultantes, la matriz fue analizada con el método de Bootstrap (Felsenstein, 1985). El muestreo incluyó 1000 réplicas y la matriz fue analizada mediante búsqueda tradicional. Debido a que resultó más de un árbol en el análisis, se construyó un árbol de consenso estricto.

Análisis filogenético molecular

Se obtuvieron secuencias de 14 especies de *Mallomus* del gen mitocondrial COI. 12 de ellas distribuidas en Chile (*M. clarkei*, *M. albipunctaria*, *M. glabra*, *M. occulta*, *M. tuberala*, *M. lata*, *M. eudora*, *M. mutabilis*, *M. interrupta*, *M. antennata*, *M. synopsisoides* y *M. infelix*) y dos distribuidas en Colombia (*M. albisecta* y *M. galbanata*), además de las secuencias de los dos grupos externos utilizados *Talca incurva* y *Malleco versicolor*. Estas secuencias fueron bajadas de la página Boldsystems “The Barcode of life data systems”.

Las secuencias se editaron en el programa CodonCode Aligner (CodonCode, Dedham, USA). El alineamiento (alineamiento múltiple) se realizó con Clustal W (Thompson *et al.* 1994) utilizando los valores de alineación por defecto. Posteriormente, se evaluó la calidad de las secuencias mediante el test de saturación (Xia *et al.* 2003) efectuado en el programa DAMBE5 (Xia 2013). Esta prueba estima un índice de saturación de las secuencias (Iss) y lo compara con un índice de saturación crítico (Iss.c) generado mediante un proceso de aleatorización con un 95 % de confianza (Xia & Xie 2001).

Las relaciones filogenéticas de *Mallomus* se reconstruyeron mediante Máxima Verosimilitud (MV) (Felsenstein 1981), donde se utilizó el software MEGA 6 para Windows (Tamura *et al.* 2013). Para la reconstrucción filogenética mediante MV, primero se realizó una búsqueda para determinar los modelos evolutivos que se ajustan mejor a los datos (Tamura, 1992). Bootstrap como test de filogenia (500 replications) y Nearest-Neighbor-Interchange (NNI) como método heurístico para la inferencia del árbol. El árbol resultante fue visualizado en el programa MEGA 6 para Windows.

RESULTADOS

Análisis filogenético morfológico

La búsqueda tradicional (TNT) entregó 16 árboles igualmente parsimoniosos (L: 235, CI = 0,46; RI = 0,52). El consenso estricto de estos árboles con los valores de soporte de Bootstrap se muestra en la figura 18.

La monofilia recobrada del género *Mallomus*, entrega como resultado la inclusión dentro del género de uno de los grupos externos utilizados *Malleco*, el cual forma parte del grupo interno: *Malleco versicolor* (única especie del género) corresponde a la especie hermana de *Mallomus interrupta*. *Mallomus gentili*, es el primer linaje en desprenderse del clado interno, al estar más relacionada con el grupo externo, además carece del carácter sinapomórfico, proceso del anellus prominente y curvado 26(1), que une a todas las especies del género *Mallomus*.

El árbol recobrado muestra una politomía formada por tres clados con valores de bootstrap relativamente bajos, a excepción del clado I, estos son:

Clado I: *M. infelix* + *M. falcata* + *M. unda* (91% de apoyo) sustentado por tres sinapomorfias: gnathos en forma de “U” 15(1); anellus de forma romboide 20(2); y aedeagus dos veces más largo que las valvas 30 (1), todas estas especies pertenecen al grupo II de Rindge.

Clado II: (34 % de apoyo) está formado por 13 especies todas pertenecientes al grupo I de Rindge, excepto *Malleco* (grupo externo). Este clado forma una politomía sustentada por dos sinapomorfias: las alas posteriores sin manchas discales 8(1); y valvas subtriangulares 10(1).

Clado III: (48% de apoyo), está formado por especies del grupo III y IV de Rindge. Forma una politomía sustentada por cuatro sinapomorfias: margen externo de las alas aserrado 4(1); mancha discal de las alas posteriores débil 8(2); sin venas conspicuas 9(1); y cerdas en la vesica en dos grupos 34(1). Además, destaca por presentar un

subclado con un valor de bootstrap muy alto (97 %), formado por 5 especies todas pertenecientes al grupo V de Rindge. Este subclado está sustentado por cinco sinapomorfias: valvas subcuadrangulares rectas 12(3); cerdas del cucullus finas 18(0); anellus cuadrangular 20(3); con brazo costal en las valvas 25(1); y largo del aedeago $\frac{1}{4}$ más corto que las valvas 30(3).

Análisis filogenético Molecular

El árbol de Máxima Verosimilitud (MV) obtenido para 14 especies de *Mallomus* (Figura 19), se produjo después de analizar el modelo de sustitución nucleotídica en 16 secuencias. El modelo de sustitución que se ajustó a la evolución del gen COI en estas secuencias fue GTR+G+I (BIC=5466.030, lnL -2569.761).

La frecuencia promedio de los nucleótidos de las secuencias fue de A=0,317, C=0,152, G=0,144 y T=0,387, siendo en este caso A y T las bases más frecuentes, patrón también observado en otros estudios de insectos (Lunt *et al.* 1996, Freeland 2005).

La monofilia recobrada del género *Mallomus*, entrega como resultado la inclusión de uno de los grupos externos utilizados *Malleco*, el cual forma parte del grupo interno: *Malleco versicolor* (única especie del género) corresponde a la especie hermana de *M. interrupta*. La especie *M. infelix* (única representante del grupo II) aparece como el primer taxa en desprenderse del clado interno.

El árbol recobrado presenta valores de sustento de nodo bajos, destacando solamente los clados *M. lata* + *M. eudora* + *M. mutabilis* (especies pertenecientes al grupo I), con un valor de sustento de 46 %. El clado *M. glabra* + *M. occulta* + *M. tuberala* (especies del grupo IV), presenta un sustento de 90 %. Cabe destacar que tanto las especies del grupo III y IV se encuentran también formando partes de otros clados dentro del árbol.

Las especies analizadas del grupo V, *M. albisecta* + *M. galbanata*, forman el clado con el mayor valor de sustento de nodo (95% de apoyo).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

Rindge (1971, 1973, 1983) y posteriormente Parra & Henríquez-Rodríguez (1993), clasificaron las distintas especies de *Mallomus* en cinco grupos, basándose en caracteres morfológicos externos y de las armadura genitales de los imagos. De las 52 especies del género *Mallomus*, ocho de ellas solo se conocen por su descripción original basada en atributos de su morfología externa. No fue posible obtener ejemplares de estas especies para su análisis y redescrición. Por tanto, estas especies no fueron utilizadas en los análisis realizados en este estudio.

Mallomus en la tribu Nachophirini sobresale por presentar adultos robustos, alas anteriores gris o marrón, maculación discreta y alas posteriores similares en color a las alas anteriores o más pálidas. La monofilia del género se sustenta por la presencia de un “proceso del anellus prominente y curvado”. Este carácter es relevante, porque la morfología de las armaduras genitales en Lepidoptera es considerada especie-especifica (hipótesis “llave-cerradura” de la armadura genital) y conlleva de manera explícita mecanismos de aislamiento reproductivo (Shapiro & Porter 1989, Scoble 1995), supuesto que ha permitido utilizarla comúnmente en la definición de los taxa (Scoble 1995, Parra & Pascual-Toca 2003).

La monofilia recobrada del género *Mallomus*, entrega como resultado la inclusión de *Malleco*, uno de los grupos externos utilizados en el análisis. Por tanto, se propone a *Malleco* como sinónimo junior de *Mallomus*. Su única especie, *Malleco versicolor*, presenta una estrecha relación con las especies del grupo I de Rindge, además es la especie hermana de *Mallomus interrupta* tanto en el análisis morfológico como en el molecular.

La filogenia morfológica muestra que *M. gentili* debe ser excluido del género *Mallomus*, porque carece de un proceso del anellus prominente y curvado, carácter diagnóstico que define al género. La morfología externa e interna de esta especie presenta grandes diferencias con los demás taxa de *Mallomus* (v.gr. patrones de maculación, valvas pequeñas y sin procesos anellares en el macho, etc.) (Figura 6, 15 y 16). El análisis morfológico de otros géneros de la tribu Nacophorini no permite incorporar a *M. gentili* en uno de ellos, por lo

tanto, se postula la descripción de un nuevo género para esta especie *Emirzarum* Sepúlveda-Zúñiga & Parra gen. nov. (anexo 1).

Las agrupaciones propuestas por Rindge (1971, 1973, 1983), fueron recobradas sólo parcialmente en el análisis morfológico. El grupo I fue recobrado incluyendo a *Malleco versicolor*, sustentado por dos sinapomorfias, pero con un valor de bootstrap bajo (< 50 %).

El grupo II de Rindge también es recobrado en el análisis, sustentado por tres sinapomorfias y con un alto apoyo de bootstrap (90 %).

Los grupos III, IV y V de Rindge no se recobran, todos forman un clado anidado, sustentado por cuatro sinapomorfias (48 % de apoyo). Sin embargo, en este clado las relaciones ancestro-descendiente no están del todo claras presentándose varias politomías, probablemente esto se deba a lo reciente de la divergencia entre estos linajes; sin embargo, para comprobar esto es necesario un estudio que utilice calibración del reloj molecular.

El grupo V (ex *Dasystole* y sinonimizado por Rindge 1983) se recobra como un subclado anidado dentro del clado principal, sustentado por cinco sinapomorfias y con un alto apoyo de bootstrap (97 %). Las especies de este grupo son las únicas que no se encuentran presentes en Chile, distribuyéndose en el área norte de la zona de transición entre la región Neotropical y Andina (Morrone 2002): Colombia (provincias de Torné y Bogotá) y en Ecuador (provincia de Loja). El resto de las especies analizadas (grupo I, II, III, IV), se distribuyen desde Perú hasta Tierra del Fuego, prácticamente todas en simpatria.

La filogenia molecular coincide con el análisis morfológico en: 1) *Malleco versicolor* y *Mallomus interrupta* son especies hermanas; 2) las especies del grupo V se recobran anidadas dentro del clado principal; y 3) los grupos III y IV no se recobran.

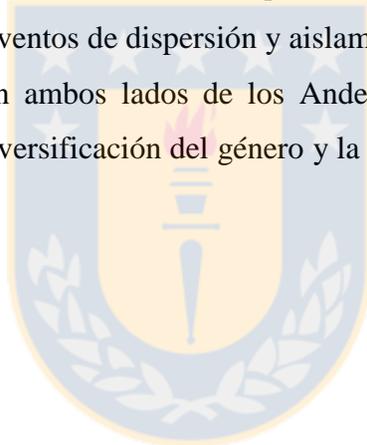
Las principales diferencias entre ambos análisis radican en que en el análisis molecular: 1) el grupo I no se recobra; y 2) *M. infelix* es la única representante del grupo II utilizada en este estudio, lo que no nos permite concluir si la agrupación se recobra. Sin embargo, *M. infelix* no representa relaciones de parentesco cercanas con otras especies pertenecientes a otros grupos, al mantener características genéticas ancestrales y ser la primera especie en desprenderse del grupo interno.

El análisis molecular solo representa un pequeño fragmento de las especies del género (14 especies analizadas de 52), por lo que se hace necesario la obtención de las secuencias de las otras especies de *Mallomus* para llegar a resultados más concluyentes. También hay que considerar que solamente se evaluó un gen mitocondrial (COI), el cual presenta una tasa evolutiva específica, factor trascendental en este tipo de análisis, debido a que las diferencias en las tasas evolutivas de las secuencias influyen en la interpretación de la evolución de los grupos taxonómicos. Los cuales puede ser afectados más por la tasa evolutiva del gen analizado, que por la evolución real del grupo (Freeland 2005). Además, la literatura reporta que la combinación de datos de distintos genes tienden a proporcionar una mejor hipótesis filogenética que aquellos donde se utiliza un solo marcador molecular (Abraham *et al.* 2001). Por tanto, la utilización de más genes mitocondriales y nucleares se hace indispensable para obtener más evidencias de las relaciones de parentesco entre los linajes.

Los resultados de ambos análisis, principalmente el basado en caracteres morfológicos, sugieren que los grupos descritos por Rindge no corresponden a agrupaciones naturales, más bien se trataría de entidades parafiléticas y polifiléticas. Por tanto se rechaza la hipótesis de trabajo, ya que los clados recobrados tanto en el análisis morfológico como el molecular no muestran clados que coincidan con los agrupamientos propuestos por Rindge y menos permiten definir géneros distintos dentro de *Mallomus*. Solo los grupos I y II quedaron claramente representados en la filogenia, pero formando parte de una politomia y con bajos soportes de bootstrap, mostrando relaciones de ancestro-descendiente que no están del todo claras. Además, la falta de datos moleculares imposibilita sustentar estas agrupaciones como géneros distintos o como subgéneros como fue sugerido por Prout (1910). Por lo tanto, ya que los caracteres morfológicos no fueron suficientes para mostrar claramente las relaciones de parentesco entre los linajes, es necesario un análisis más profundo que considere datos moleculares de distintos genes (mitocondriales y nucleares) y, de esta manera comprobar si efectivamente podemos recobrar los grupos descritos por Rindge o sustentar la formación de subgéneros o géneros distintos dentro de *Mallomus*.

Para finalizar, se destaca que la gran cantidad de especies dentro de *Mallomus*, la alta similitud en los caracteres diagnósticos de las especies, así como las diferencias en los

caracteres de las especies pertenecientes a un grupo o a otro, probablemente se deban a la historia del linaje y su estrecha asociación con la historia del origen y evolución de la Cordillera de los Andes (todas las especies estudiadas han sido colectadas en áreas cordilleranas). Se postula que el desarrollo del macizo cordillerano estaría involucrado en la diferenciación reciente de especies distribuidas en el área. Algunos autores asocian el alzamiento de los Andes con la expansión de la distribución de algunos taxa (*e.g.*, *Colobanthus* Bartl., *Cotula* L., *Oreobolus* R. Br., *Uncinia* Pers. y muchas briófitas) (Van Der Hammen & Cleef 1983, Ezcurra *et al.* 1997). Otros (Brower 1994, Mihoc *et al.* 2006, Ramírez *et al.* 2008) proponen que este alzamiento produjo la fragmentación de la distribución de especies de plantas (*e. g.* *Adesmia* D.C.) y animales (*e. g.* *Heliconius erato* (Linnaeus 1758) y *Ragoletis* Loew 1862) ocasionando una diferenciación de los grupos (posiblemente asociados a biotas diferentes). Estos procesos vicariantes, se presume fueron seguidos por una sucesión de eventos de dispersión y aislamiento que afectaron el patrón de divergencia de las especies en ambos lados de los Andes (Ramírez *et al.* 2008). Estas hipótesis podrían explicar la diversificación del género y la alta diversidad y homogeneidad de los caracteres observados.



BIBLIOGRAFÍA

- ABRAHAM D, RYRHOLM N, WITZELL H, HOLLOWAY J, SCOBLE M & C LÖFSTEDT (2001) Molecular Phylogeny of the Subfamilies in Geometridae (Geometroidea: Lepidoptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 20(1): 65-77.
- ANGULO AO (1977) El macho de *Salpis lata* Rindge y *Salpis unica* Rindge (Lepidoptera: Geometridae). *Brenesia* 10-11: 95-100.
- BLACKWELDER RE & A BOYDEN (1952) The Nature of Systematics. Part II.-The Aims and Tasks of Systematic Zoology. *Systematic Biologists* 1: 29-32.
- BLANCHARD E (1852) In Gay, Claudio, Historia física y política de Chile. Maulde y Renou, Paris, Zoologia, vol. 7: 71; atlas, vol. 2: 6, fig. 5.
- BROWER, A.V.Z. 1994. Rapid morphological radiation and convergence among races of the butterfly *Heliconius erato* inferred from patterns of mitochondrial DNA evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. USA 91: 6491-6495.
- BROWN W (1983) Evolution of animal mitochondrial DNA. In: M. Nei & R. K. Koehn (ed.). *Evolution of genes and proteins*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts: 62-88.
- BUTLER GA (1882) Heterocerous Lepidoptera collected in Chili by Thomas Edmonds, Esq. Part III. - Geometrites. *Transactions of the Entomological Society of London*: 339-423, pl.16.
- CATERINO M, SOOWON C & F SPERLING (2000) The Current State of Insect Molecular Systematics: A Thriving Tower of Babel. *Annual Review of Entomology* 45: 1-54.
- DOGNIN P (1893) Héterocères nouveaux de loja et environs (equateur). *Annales societe entomologique belgique* 37: 80.
- DOGNIN P (1894) Lépidoptères nouveaux de loja et enviro. *Annales societe entomologique belgique* 38: 684
- DOGNIN P (1900) Hétérogères nouveaux de l'amérique du sud. *Annales societe entomologique belgique* 44: 233.
- DOGNIN P (1904) Heteroceres nouveaux de l'Amerique du sud. *Annales societe entomologique belgique* 48: 358-369.
- ELIOSA HR & M DEL C NAVARRO (2005) La sistemática en México. *Elementos* 57: 13-19

- EZCURRA CE, A RUGGIERO & JV CRISCI (1997) Phylogeny of *Chuquiraga* sect. *Acanthophyllae* (Asteraceae-Barnadesioideae), and the evolution of its leaf morphology in relation to climate. *Systematic Botany* 22: 151-163.
- FELDER C, FELDER R & AF ROGENHOFER (1875) Reise der Osterreichischen Fregatte Novara um die Erde Zoologischer Theil. Zweiter Band. Zweiter abtheilung: Lepidoptera. Atlas, pp. 1-20, 140 pls., Wien.
- FELSENSTEIN J (1981) Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution* 17: 368-376.
- FELSENSTEIN J (1985) Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- FREELAND J (2005) *Molecular Ecology*. Wiley, Londres, Inglaterra.
- GASTON KJ, MJ SCOBLE & A COOK (1995) Patterns in species descriptions: a case study using the Geometridae (Lepidoptera). *Biological Journal Linnean Society* 55: 225-237.
- GOLOBOFF P, JS FARRIS & K NIXON (2003) T.N.T. Tree analysis using new technology. Version 1.0 (Beta 1, Oct 03).
- HEPPNER JB (1991) Faunal regions and the diversity of Lepidoptera. *Tropical Lepidoptera* (Supplement 1) 2:1-85.
- HILLIS D (1987) Molecular versus Morphological approaches to Systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 23-42.
- HILLIS D (1996) Inferring complex phylogenies. *Nature* 383(6596): 130-131.
- HILLIS DM & JJ WIENS (2000) Molecules versus morphology in systematics: conflicts, artifacts, and misconceptions, pp. 1-19. En: J. J. Wiens (ed.). *Phylogenetic analysis of morphological data*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- KLOTS AB (1970) Lepidoptera. In: TUXEN SLL (Ed.). *Taxonomist's glossary of genitalia in insects* (2nd ed.). New York. 115-130.
- LUNT DH, DX ZHANG, SZYMURA JM & G HEWITT (1996) The insect cytochrome oxidase I gene: evolutionary patterns and conserved primers for phylogenetic studies. *Insect Molecular Biology*. 5: 153-165.
- MABILLE MP (1855) Diagnoses de Lepidopteres nouveaux. *Bulletin de la Société Philomathique de Paris* 9: 55-70.
- MORRONE JJ (2002) Presentación sintetizada de un nuevo esquema biogeográfico de América latina y el Caribe. Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y

- MIOC M, MORRONE JJ, NEGRITTO M & L CAVIERES (2006) Evolución de la serie *Microphyllae* (*Adesmia*, Fabaceae) en la Cordillera de los Andes: una perspectiva biogeográfica. *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 389-404.
- MONTEIRO A & NE PIERCE (2001) Phylogeny of *Bicyclus* (Lepidoptera: Nymphalidae) inferred from COI, COII, and EF-1a gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 18: 264-281.
- MUNROE E (1982) Lepidoptera. In: Parked, S. B. (ed.) *Synopsis and classification of living organisms*. McGraw-Hill. 612-651.
- PACE N, OLSEN R & C WOESE (1986) Ribosomal RNA phylogeny and the primary lines of evolutionary descent. *Cell* 45(3): 325-326.
- PARRA LE (1991) Revisión y filogenia del género *Pachrophylla* Blanchard, 1852 (sensu auctorum) (Geometridae: Larentiinae: Trichopterygini). *Gayana Zoología* 55(2): 145-199.
- PARRA LE & CP SANTOS-SALAS (1992) Trichopterygini Neotropicales III: género y especie nuevos para Chile (Lepidoptera: Geometridae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 63: 151-156.
- PARRA, LE & JL HENRÍQUEZ-RODRÍGUEZ (1993) Aportes al conocimiento de las polillas del género *Mallomus* Blandchard, 1852 (Geometridae, Nacophorini). *Boletín de la sociedad biológica de Concepción* 64: 171-187.
- PARRA LE (1996) Trichopterygini Neotropicales IV: descripción de nuevos géneros y especies de Chile (Lepidoptera: Geometridae). *SHILAP Revista de lepidopterología* 24(93): 37-54.
- PARRA LE (1999a) Revision of the Neotropical genus *Psilaspilates* (Lepidoptera: Geometridae). *Entomological society of america* 92: 460-472.
- PARRA LE (1999b) Revisión del género *Euclidiodes* Warren, 1895 (Lepidoptera: Geometridae). *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 643-659.
- PARRA LE & H VARGAS (2000) Revisión del género *Neorumia* Bartlett-Calvert, 1893 (Lepidoptera: Geometridae). *Revista Chilena de Entomología* 27: 91-98.
- PARRA LE & M PASCUAL-TOCA (2003) Revisión del género *Oratha* Walker, 1863 y *Hasodima* Butler, 1882 (Lepidoptera: Geometridae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 135: 121-401.
- PARRA LE, JIMÉNEZ-URRUTIA MC & C ZAMORA-MANZUR (2009) Revision of the genus *Hoplosauris* Butler 1882 (Lepidoptera: Geometridae). *Zootaxa* 1989: 39-54.

- PARRA LE & CA ALVEAR (2009) Revision of the genus *Ennada* Blanchard (Lepidoptera: Geometridae). *Zootaxa* 2062: 46-56.
- PARRA LE & CE HERNANDEZ (2010) Studio filogenético de los géneros de Lithinini de Sudamerica Austral (Lepidoptera, Geometridae): una nueva clasificación. *Revista Brasileira de Entomología* 54(1): 1-27.
- POOLE RW (1969) A revision of the neotropical genus *Dasystole* (Lepidoptera: Geometridae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 42(3): 276-285.
- POGUE MG & RB SIMMONS (2008) A new pest species of *Copitarsia* (Lepidoptera: Noctuidae) from the neotropical region feeding on *Asparagus* and cut flowers. *Annals of the Entomological Society of America*. 101: 743-762.
- PROUT LB (1910) On the Geometridae of the Argentine Republic. *Transactions of the Entomological Society of London* 204-345.
- RAMÍREZ CC, SALAZAR M, PALMA ER, CORDERO C & MEZA- BASSO L (2008) Phylogeographical Analysis of Neotropical *Rhagoletis* (Diptera: Tephritidae): Did the Andes Uplift Contribute to Current Morphological Differences? *Neotropical Entomology* 37(6):651-661.
- RINDGE FH (1971) A revision of the Nacophorini from cool and cold temperate southern South America (Lepidoptera, Geometridae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 145: 303-392.
- RINDGE FH (1973) Notes on and descriptions of South American Nacophorini (Lepidoptera, Geometridae). *American Museum Novitates* 2531: 1-42.
- RINDGE FH (1983) A generic revision of the new world Nacophorini (Lepidoptera, Geometridae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 175: 147-262.
- RINDGE FH (1986) Generic descriptions of new world Lithinini (Lepidoptera, Geometridae). *American Museum Novitates* 2838: 1-68.
- RINDGE FH (1987) The *Euphitecia* (Lepidoptera, Geometridae) of Chile. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 186(3): 269-363.
- SALDAMANDO CI & EJ MARQUEZ (2012) Aproximación a la filogenia de *Spodoptera* (Lepidoptera: Noctuidae) con el uso de un fragmento del gen de la citocromo oxidasa I (COI). *Revista de Biología Tropical*. 60 (3): 1237-1248.
- SCOBLE MJ (1995) *The Lepidoptera. Form, Function and Diversity*. The Natural History Museum & Oxford University Press, London. 404 p.
- SCOBLE MJ (1999) *Geometrid moths of the world a catalogue*. Ed: by Malcom J. Scoble. Natural History Museum, London, England 2: 485-1016.

- SEPÚLVEDA-ZÚÑIGA E & LE PARRA (2013). Revisión de los grupos de especies de *Mallomus* Blanchard, 1852 (Lepidoptera: Geometridae). XXXV Congreso Nacional de entomología. Modalidad panel.
- SHAPIRO AM & AH PORTER (1989) The Lock-and-Key Hypothesis: Evolutionary and bio-systematic interpretation of insect genitalia. Annual Reviews of Entomology, 34: 231-245.
- SIMPSON GG (1945) The Principles of Classification and a Classification of Mammals. Bulletin of the American Museum of Natural History 85: 34-45.
- SPERRY JL (1951) Four South American Geometrid moths apparently undescribed. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences 50: 159-163.
- STRUTZENBERGER P, BREHM G, BODNER F & K FIEDLER (2010) Molecular phylogeny of *Eois* (Lepidoptera, Geometridae): evolution of wing patterns and host plant use in a species rich group of Neotropical moths. Zoologica Scripta 39: 603-620.
- TAMURA K (1992) Estimation of the number of nucleotide substitutions when there are strong transition-transversion and G + C-content biases. Molecular Biology and Evolution 9: 678-687.
- TAMURA K, STECHER G, PETERSON D, FILIPSKI A & S KUMAR (2013) MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. Molecular Biology and Evolution 30: 2725-2729.
- THOMPSON J, GIBSON T & D HIGGINS (1994) CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. Nucleic Acids Research, 22(22): 4673-4680.
- URETA E (1956) Nuevos Heteroceros (Lepidóptera) de Chile. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural. Santiago. Chile 26: 271-284.
- VAN DER HAMMEN T & A CLEEF (1983) Datos para la historia de la flora andina. Revista Chilena de Historia Natural 56: 97-107.
- WALKER F (1858) List specimens of Lepidoptera. Insect Collection of the British Museum. Part XIII- Noctuidae. London, England. 1889 p.
- WALKER F (1863) List specimens of Lepidoptera. Insect Collection of the British Museum 27: 15.
- WARREN W (1904) New American Thyrididae, Uraniulæ and Geometridæ. Novitates Zoologicae 11: 493-582.

XIA X & Z XIE (2001) DAMBE: Software Package for Data Analysis in Molecular Biology and Evolution. *The Journal of Heredity* 92(4): 371-373.

XIA X, XIE Z, SALEMI M, CHEN L & Y WANG (2003) An index of substitution saturation and its application. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26: 1-7.

XIA X (2013) DAMBE5: A comprehensive software package for data analysis in molecular biology and evolution. *Molecular Biology and Evolution* 30(7): 1720-1728



TABLAS

Tabla 1: Resumen de la historia taxonómica del género *Mallomus*

Año	Autor	Familia	Género	Observaciones
1852	Blanchard	Hepialidae	<i>Mallomus</i>	Especie tipo <i>M. ciliatus</i>
1885	Mabille	Geometridae	<i>Salpis</i>	<i>S. antennata</i> , <i>S. albipunctaria</i> y <i>S. scodionata</i>
1910	Prout	Geometridae	<i>Salpis</i>	Dividió a <i>Salpis</i> en 3 subgeneros
1969	Poole	Geometridae	<i>Dasystole</i>	5 especies nuevas
1971	Rindge	Geometridae	<i>Salpis</i>	33 especies nuevas
1973	Rindge	Geometridae	<i>Salpis</i>	Cuatro Agrupaciones
1977	Angulo	Geometridae	<i>Salpis</i>	Macho <i>Salpis lata</i> Rindge (1971) y <i>Salpis unica</i> Rindge (1971)
1983	Rindge	Geometridae	<i>Mallomus</i>	<i>Mallomus</i> es sinónimo sénior del género <i>Salpis</i> y <i>Dasystole</i>
1993	Parra & Henríquez	Geometridae	<i>Mallomus</i>	3 especies nuevas
1995	Scoble	Geometridae	<i>Mallomus</i>	52 sp. en total dentro de <i>Mallomus</i>



Tabla 2. Listado de especies utilizadas en los análisis filogenéticos basados en caracteres morfológicos y sus respectivos grupos según lo propuesto por Rindge.

Espece	Grupo	Espece	Grupo
1 <i>M. batiola</i>	I	23 <i>M. globosa</i>	III
2 <i>M. chilendaria</i>	I	24 <i>M. orbifera</i>	III
3 <i>M. mutabilis</i>	I	25 <i>M. recta</i>	III
4 <i>M. nigrivenosa</i>	I	26 <i>M. pisinna</i>	III
5 <i>M. tumida</i>	I	27 <i>M. synopsisoides</i>	III
6 <i>M. felderi</i>	I	28 <i>M. puechi</i>	III
7 <i>M. Interrupta</i>	I	29 <i>M. rubens</i>	III
8 <i>M. virgata</i>	I	30 <i>M. scodionata</i>	III
9 <i>M. dentilineata</i>	I	31 <i>M. aenea</i>	IV
10 <i>M. lata</i>	I	32 <i>M. antennata</i>	IV
11 <i>M. eudora</i>	I	33 <i>M. glabra</i>	IV
12 <i>M. venosa</i>	I	34 <i>M. occulta</i>	IV
13 <i>M. falcata</i>	II	35 <i>M. ciliatus</i>	IV
14 <i>M. infelix</i>	II	36 <i>M. clarkei</i>	IV
15 <i>M. unda</i>	II	37 <i>M. penai</i>	IV
16 <i>M. anguloi</i>	III	38 <i>M. gentilii</i>	IV
17 <i>M. daniela</i>	III	39 <i>M. tuberata</i>	IV
18 <i>M. brevis</i>	III	40 <i>M. galbanata</i>	V
19 <i>M. carneitincta</i>	III	41 <i>M. thoracica</i>	V
20 <i>M. decora</i>	III	42 <i>M. albisecta</i>	V
21 <i>M. lancea</i>	III	43 <i>M. munita</i>	V
22 <i>M. albipunctaria</i>	III	44 <i>M. lenosa</i>	V

Tabla 3. Caracteres polarizados para el análisis filogenético de las especies del género *Mallomus*.

1. Antenas del macho: pectinada (0); simple (1); bifasciculadas (2); fasciculada (3); ciliada (4).
2. Antenas de la hembra: simple (0); pectinada (1); bifasciculadas (2); fasciculada (3).
3. Línea terminal de las alas anteriores: ausente (0); débil (1); presente (2); punteada (3).
4. Margen externo de todas las alas: festoneado (0); aserrados (1); liso (2) irregular (3).
5. Tibia posterior con pincel de pelo: presente (0); ausente (1).
6. Tibia posterior con dos espolones: ausente (0); presente (1).
7. Coloración alas anteriores y posteriores: distinta (0); similar (1).
8. Mancha discal alas posteriores: presente (0); ausente (1); débil (2).
9. Venas conspicuas: presente (0); ausente (1).

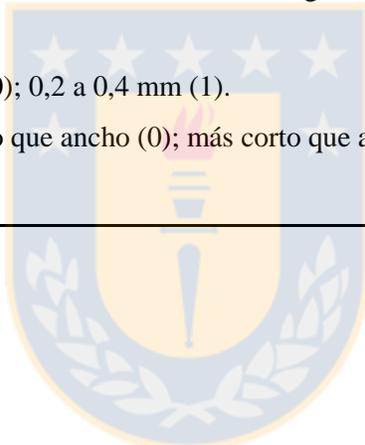
Genitalia del macho

10. Forma de las valvas: subovalada (0); subtriangulares (1); subrectangulares (2).
 11. Valvas subtriangulares: ensanchadas en la región apical (0) angostas en la región media (1); angostas en la región apical (2).
 12. Valvas subcuadrangulares: angostas en la región basal (0); rectas (1)
 13. Forma del uncus: triangular (0); curvo, puntiagudo (1); puntiagudo (2); espatulado (3).
 14. Forma del socius: alabardada (0); triangular (1); laminar (2).
 15. Forma del gnathos: circular (0); “U” (1); “V” (0); (2).
 16. Cerdas en las valvas: ausentes (0); presentes (1).
 17. Posición de las cerdas en las valvas: cucullus (0); brazo costal de la valva (1).
 18. Grosor de las cerdas del cucullus: finas (0); gruesas (1).
 19. Forma del saccus: rectangular (0); triangular (1); circular (2).
 20. Forma del anellus: espatulado (0); triangular (1); romboide (2); cuadrangular (3).
 21. Espinas en el proceso medial del gnathos: presente (0); ausente (1).
 22. Valvas con cucullus: simple (0); dilatado en forma subtriangular (1); dilatado en forma redondeado (2); angosto en comparación con el resto de la valva (3).
 23. Proceso medial de las valvas: ausente (0); presente (1).
 24. Forma del proceso medial de las valvas: espiniforme (0); rectangular (1); espatulado (2).
 25. Brazo costal en las valvas: ausente (0); presente (1).
 26. Proceso del anellus prominente y curvado: ausente (0); presente (1).
 27. Espinas en el proceso del anellus: presente (0); ausente (1).
 28. Tamaño espinas en el proceso del anellus: iguales o mayores (0); menores a 0,2 mm (1).
-

29. Cerdas en el socius: ausente (0); presente (1).
30. Largo del aedeago en relación al largo de las valvas: $\frac{1}{4}$ más largo (0); dos veces más largo (1); subiguales (2); $\frac{1}{4}$ más corto (3).
31. Espinas en la vesica: ausente (0); presente (1).
32. Posición de las espinas en la vesica: una espina (0); dos espinas (1) hilera de espinas (2).
33. Cerdas en la vesica: ausente (0); presente (1).
34. Posición de las cerdass en la vesica: un grupo de cerdas (0); dos grupos de cerdas (1).
35. Zona del harpe: esclerosada (0); membranosa (1)
36. Forma de la zona membranosa del harpe de la valva: triangular (0); redondeada (1).

Genitalia de la hembra

37. Forma del corpus bursae: elongado (0); oval (1); subtriangular (2); redondeado (3).
38. Forma de la lamela antevaginalis: subrectangular (0); subrectangular, estrecha en la región media (1); subcuadrado (2); subtriangular (3); dividida en dos zonas heterogéneas (4); subovalada (5).
39. Signum: presente (0); ausente (1).
40. Tamaño del signum : 0,5 a 0,7 mm (0); 0,2 a 0,4 mm (1).
41. Longitud del ductus bursae: más largo que ancho (0); más corto que ancho o igual (1).



Especies	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	
<i>Talca incurva</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	-	0	0	0	0	0	
<i>Malleco versicolor</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	-	0	1	2	0	-	-	0	1	0	1	0	-	0	0	1	-	1	2	1	-	1	0	1	0	2	3	1	-	0	
<i>M. batiola.</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	1	2	0	-	-	2	1	0	1	0	-	0	0	1	-	1	2	1	-	0	-	1	0	0	0	0	1	1	
<i>M. chilendaria.</i>	0	3	3	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	1	2	0	-	-	2	1	0	1	0	-	0	0	1	-	1	2	1	-	1	0	1	0	3	0	0	0	0	
<i>M. mutabilis.</i>	0	0	3	2	0	0	0	0	1	1	0	-	0	1	2	0	-	-	0	1	0	1	0	-	0	0	1	-	1	2	1	-	0	-	1	0	3	0	0	0	0	
<i>M. nigrivenosa.</i>	0	1	3	0	0	0	1	0	1	1	0	-	1	2	2	0	-	-	0	1	0	1	0	-	0	0	1	-	1	2	1	-	1	0	0	-	1	1	0	0	0	
<i>M. dentilineata.</i>	0	1	3	0	0	0	0	2	1	1	0	-	0	1	2	0	-	-	1	1	0	1	0	-	0	0	1	-	1	2	1	-	1	0	1	0	?	?	?	?	?	
<i>M. eudora.</i>	0	-	1	0	-	0	0	0	0	1	0	-	0	2	2	0	-	-	0	1	1	0	0	-	0	0	1	-	1	2	1	-	0	-	1	-	?	?	?	?	?	
<i>M. felderi.</i>	0	3	1	1	0	0	0	2	0	1	0	-	0	2	2	0	-	-	0	1	1	0	0	-	0	0	1	-	1	2	1	-	1	1	1	0	3	0	0	1	0	
<i>M. Interrupta.</i>	0	0	1	1	-	0	1	1	0	1	0	-	0	1	2	0	-	-	2	1	0	2	0	-	0	0	1	-	1	2	1	-	1	0	0	-	3	1	0	1	1	
<i>M. virgata.</i>	0	-	3	1	0	0	0	1	0	1	0	-	0	1	2	0	-	-	0	1	1	1	0	-	0	0	1	-	1	0	1	-	0	-	1	0	?	?	?	?	?	
<i>M. lata.</i>	0	3	1	2	0	0	1	2	0	1	0	-	0	1	2	0	-	-	0	1	0	1	0	-	0	0	1	-	1	2	1	-	0	-	0	-	3	0	0	0	0	
<i>M. tumida.</i>	0	3	1	0	0	0	1	0	0	1	0	-	2	2	2	0	-	-	0	1	1	2	0	-	0	0	1	-	1	0	1	-	1	1	1	0	3	0	0	0	1	
<i>M. venosa.</i>	0	1	3	1	0	0	1	0	1	1	0	-	0	1	2	0	-	-	0	1	0	1	0	-	0	0	1	0	1	2	1	-	1	1	1	0	1	0	0	0	0	
<i>M. falcata.</i>	1	0	0	2	0	0	1	1	0	0	-	-	3	0	1	0	-	-	2	2	1	0	0	-	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	-	3	2	0	0	0	
<i>M. infelix.</i>	1	0	0	1	0	0	1	2	0	0	-	-	2	0	1	0	-	-	0	2	0	0	0	-	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	-	1	2	0	0	0	
<i>M. unda.</i>	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	-	-	2	0	1	0	-	-	0	2	0	0	0	-	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	-	2	2	0	0	0	
<i>M. anguloi.</i>	3	?	0	1	1	1	1	1	0	1	1	-	2	2	2	1	0	0	2	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	?	?	?	?	?	
<i>M. daniela.</i>	0	?	3	1	1	0	0	0	0	1	1	-	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	-	?	?	?	?	?	
<i>M. brevis.</i>	0	?	0	0	1	?	1	2	0	1	1	-	2	2	2	1	0	0	2	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	-	1	0	?	?	?	?	?	
<i>M. carneitincta.</i>	4	0	0	0	0	?	1	1	0	1	1	-	1	2	2	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	3	0	0	0	
<i>M. decora.</i>	1	0	2	0	1	?	1	2	0	1	1	-	2	2	2	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	2	0	1	0	-	1	0	0	3	0	1	0	
<i>M. lancea.</i>	2	0	3	0	1	0	1	1	0	1	1	-	1	2	2	1	0	0	2	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	2	3	0	0	0	
<i>M. albipunctaria.</i>	1	0	0	0	1	0	1	2	0	1	1	-	1	2	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	2	0	0	0
<i>M. globosa.</i>	0	?	1	0	1	?	0	0	0	1	1	-	2	2	2	1	0	0	2	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	?	?	?	?	?	
<i>M. orbifera.</i>	0	?	0	2	?	?	0	2	0	1	1	-	1	2	2	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	?	?	?	?	?	
<i>M. recta.</i>	0	?	2	0	1	?	0	0	0	1	1	-	1	2	2	1	0	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	2	0	1	1	0	1	0	?	?	?	?	?	
<i>M. pisinna.</i>	0	2	1	3	1	?	0	0	0	1	2	-	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0	3	1	2	0	0	0	1	0	2	0	1	1	0	1	0	?	?	?	?	?
<i>M. synopsioides.</i>	0	2	1	3	1	?	0	0	0	1	2	-	2	2	2	1	0	0	0	0	0	0	3	1	2	0	0	0	1	0	2	0	1	1	0	1	0	?	?	?	?	?
<i>M. puechi.</i>	1	?	0	2	0	?	1	2	0	2	-	0	1	2	2	1	0	0	0	0	1	0	1	2	0	0	0	1	0	2	0	1	0	-	0	-	?	?	?	?	?	
<i>M. rubens.</i>	1	?	0	2	1	?	1	1	0	2	-	0	1	2	2	1	0	0	2	0	1	2	1	2	0	0	0	1	0	2	0	1	1	0	1	0	?	?	?	?	?	
<i>M. scodionata.</i>	1	2	1	?	?	?	1	0	0	2	-	0	2	2	2	1	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	2	1	1	1	1	?	?	?	?	?

<i>M. aenea.</i>	1	0	0	0	1	1	1	1	1	2	-	0	2	2	2	1	0	1	0	0	1	1	0	-	0	0	0	0	0	2	0	2	1	0	1	1	2	3	0	0	1
<i>M. antennata.</i>	1	0	2	0	0	?	1	0	0	2	-	0	2	2	2	1	0	1	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	2	0	-	1	1	2	3	0	0	0	
<i>M. glabra.</i>	1	0	0	0	1	1	1	0	0	2	-	0	1	2	2	1	0	1	1	0	1	0	0	-	0	0	0	0	2	0	2	0	-	1	1	1	3	0	1	1	
<i>M. occulta.</i>	1	0	0	0	1	1	1	2	0	2	-	0	1	2	2	1	0	1	1	0	0	0	0	-	0	0	0	0	2	0	2	0	-	1	1	2	3	0	0	0	
<i>M. clarkei.</i>	1	0	3	2	1	1	1	1	0	2	-	0	0	1	2	1	0	1	2	0	1	1	0	-	0	0	0	0	2	0	2	0	-	1	1	2	1	0	0	0	
<i>M. penai.</i>	1	0	3	1	0	1	1	2	0	2	-	0	0	0	0	0	-	-	1	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	2	0	-	0	-	3	?	0	1	0	
<i>M. gentilii.</i>	0	1	2	0	1	?	1	0	0	0	-	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	2	0	-	0	-	3	0	0	0	1	
<i>M. tuberosa.</i>	1	0	1	0	0	1	1	0	0	2	-	0	1	0	2	1	0	1	2	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	0	2	0	-	1	1	1	4	0	0	0	
<i>M. galbanata.</i>	1	0	3	1	1	1	0	0	0	2	-	1	3	0	2	1	1	0	2	3	0	0	0	-	1	0	0	0	0	3	0	0	0	-	0	-	1	5	0	0	0
<i>M. thoracica.</i>	1	0	3	2	1	1	1	1	0	2	-	1	3	0	2	1	1	0	2	3	0	0	0	-	1	0	0	0	0	3	0	0	0	-	0	-	?	?	?	?	?
<i>M. albisecta.</i>	1	0	0	0	1	1	1	1	0	2	-	1	3	0	2	1	1	0	2	3	0	0	0	-	2	0	0	0	0	3	0	0	0	-	0	-	?	?	?	?	?
<i>M. munita.</i>	1	0	0	0	1	1	1	1	0	2	-	1	3	0	2	1	1	0	2	3	0	0	0	-	3	0	0	0	0	3	0	0	0	-	0	-	?	?	?	?	?
<i>M. lenosa.</i>	1	0	0	0	1	1	1	2	0	2	-	1	3	0	2	1	1	0	2	3	0	0	0	-	3	0	0	0	0	3	0	0	0	-	0	-	1	5	0	0	0

Tabla 4. Matriz de datos de caracteres polarizados para el género *Mallomus*.

FIGURAS



Figura 1: Región Andina (según el esquema biogeográfico propuesto por Morrone (2002) y distribución aproximada del género *Mallomus* Grupo I, II, III, IV en naranja y Grupo V en azul.

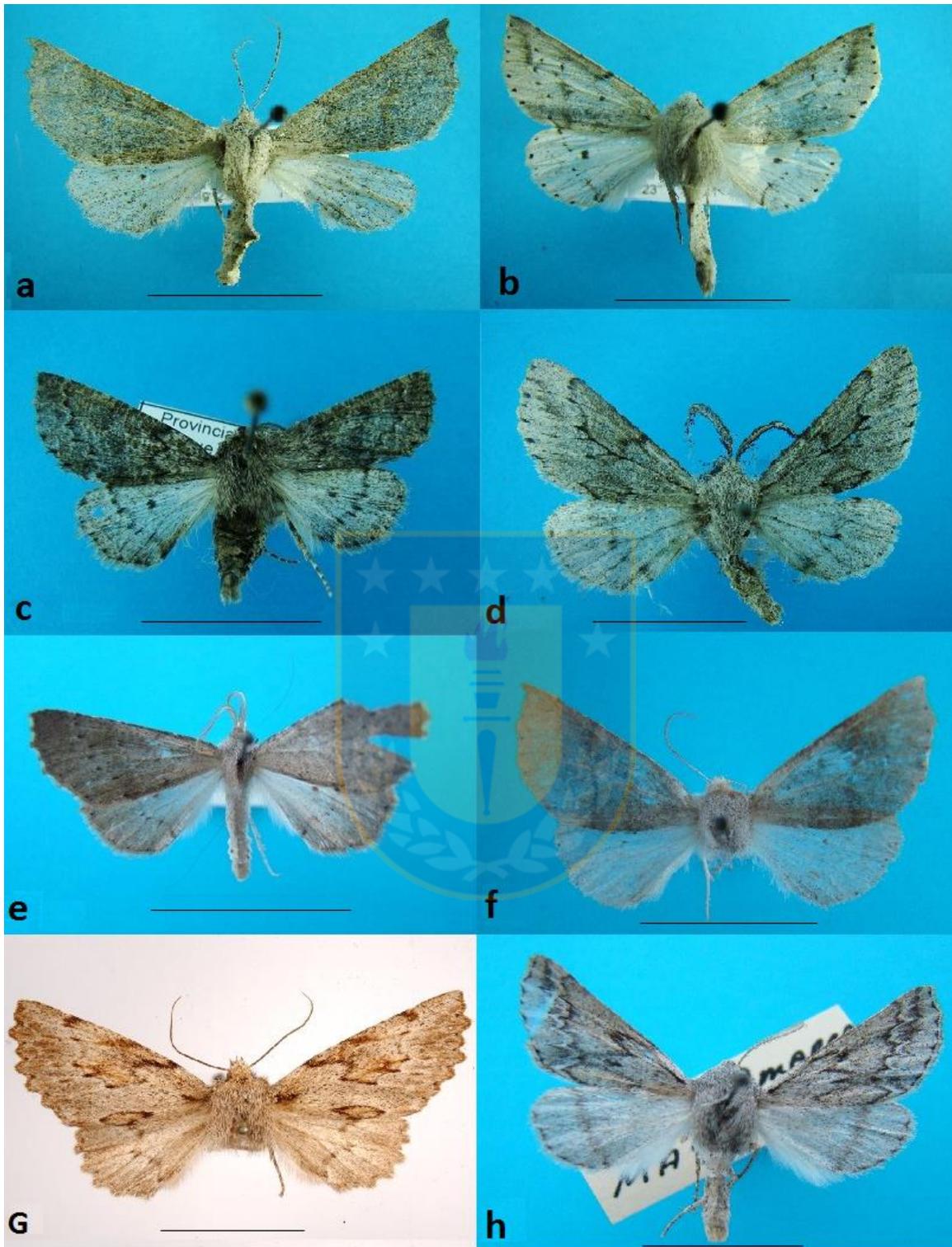


Figura 2. Especies del género *Mallomus*: a). *M. batiola*; b). *M. chilendaria*; c). *M. mutabilis*; d). *M. nigrivenosa*; e). *M. tumida*; f). *M. felderi*; G). *M. interrupta*; h). *M. virgata*. Escala 1 cm.

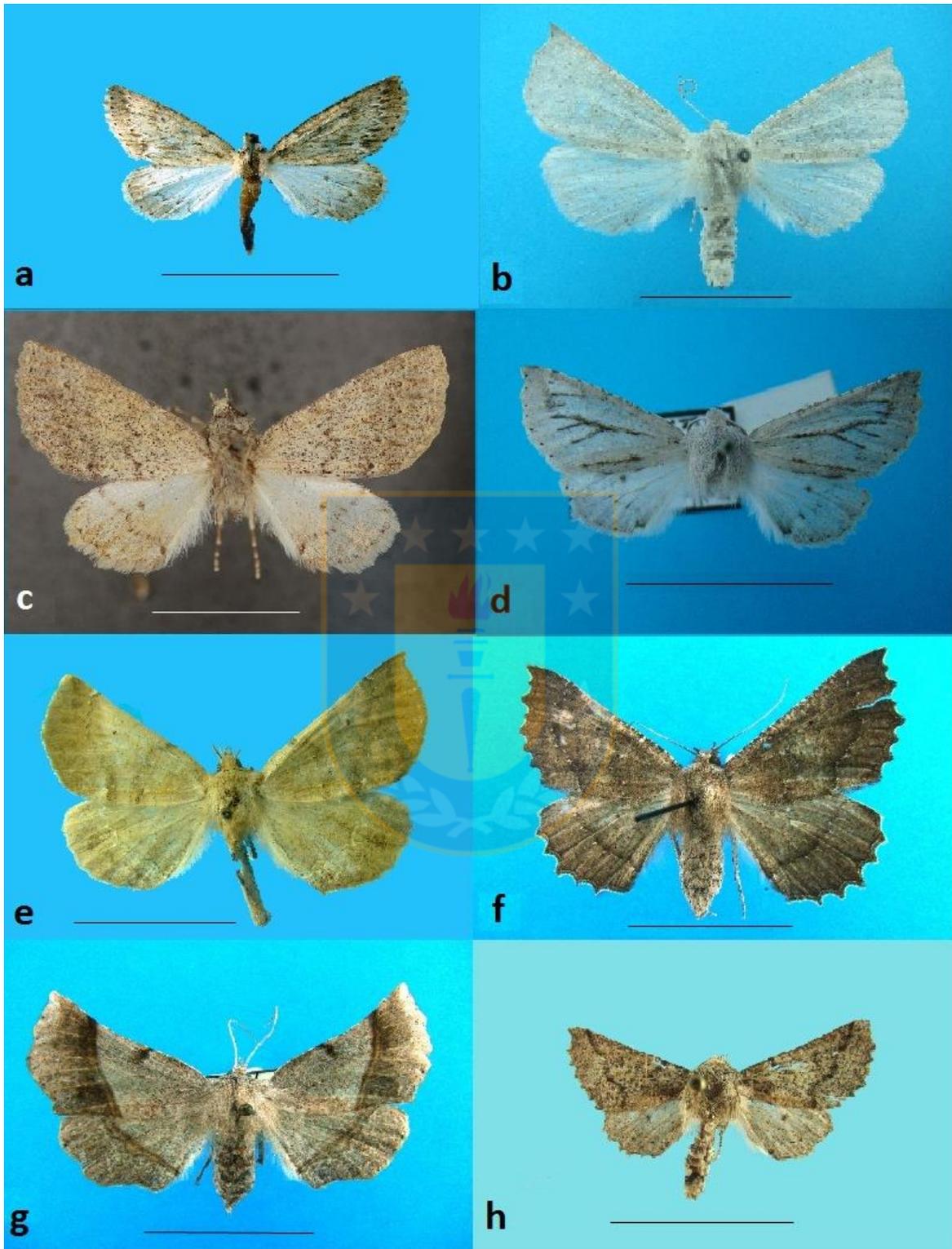


Figura 3. Especies del género *Mallomus*: a). *M. dentilineata*; b). *M. lata*; c). *M. eudora*; d). *M. venosa*; e). *M. falcata*; f). *M. infelix*; G). *M. unda*; h). *M. anguloi*. Escala 1 cm.

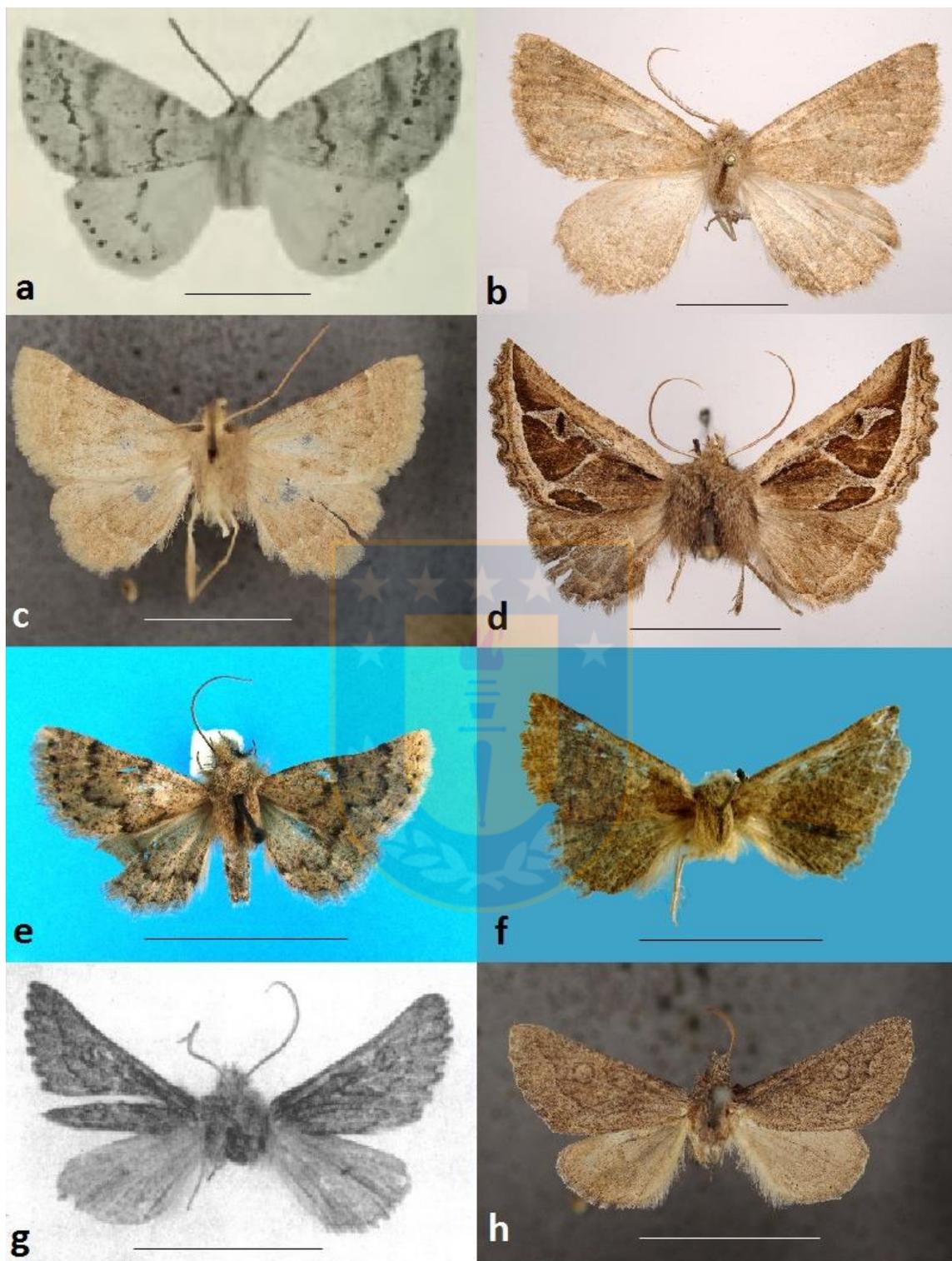


Figura 4. Especies del género *Mallomus*: a). *M. daniela* extraído Parra & Henríquez-Rodríguez; b). *M. brevis*; c). *M. carneincta*; d). *M. decora*; e). *M. lancea*; f). *M. albipunctaria*; G). *M. globosa* extraído Rindge 1971; h). *M. orbifera*. Escala 1 cm.

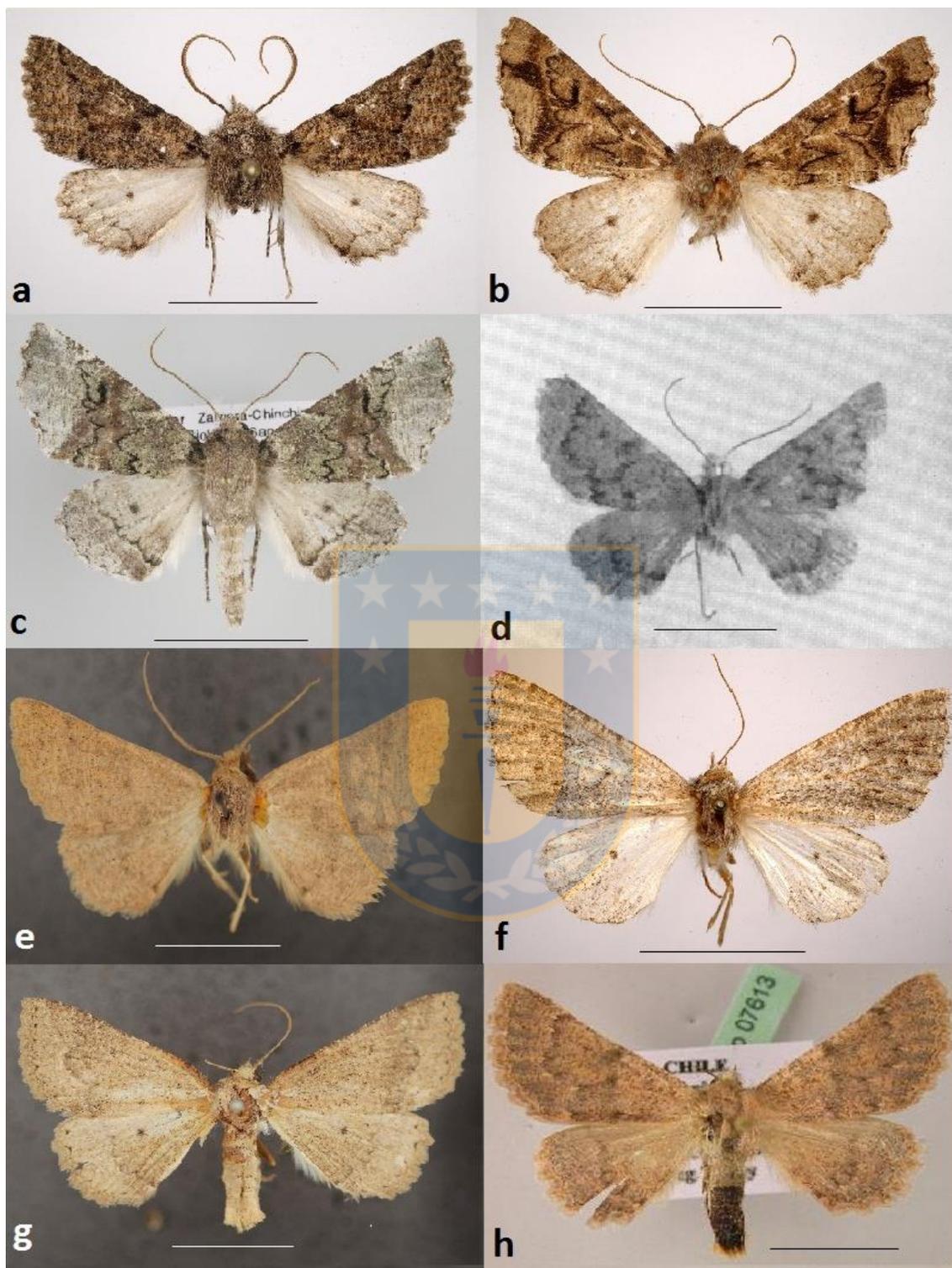


Figura 5. Especies del género *Mallomus*: a). *M. recta*; b). *M. pisinna*; c). *M. synopsisioides*; d). *M. puechi* extraído Rindge 1971; e). *M. rubens*; f). *M. scodionata*; G). *M. aenea*; h). *M. antennata*. Escala 1 cm.

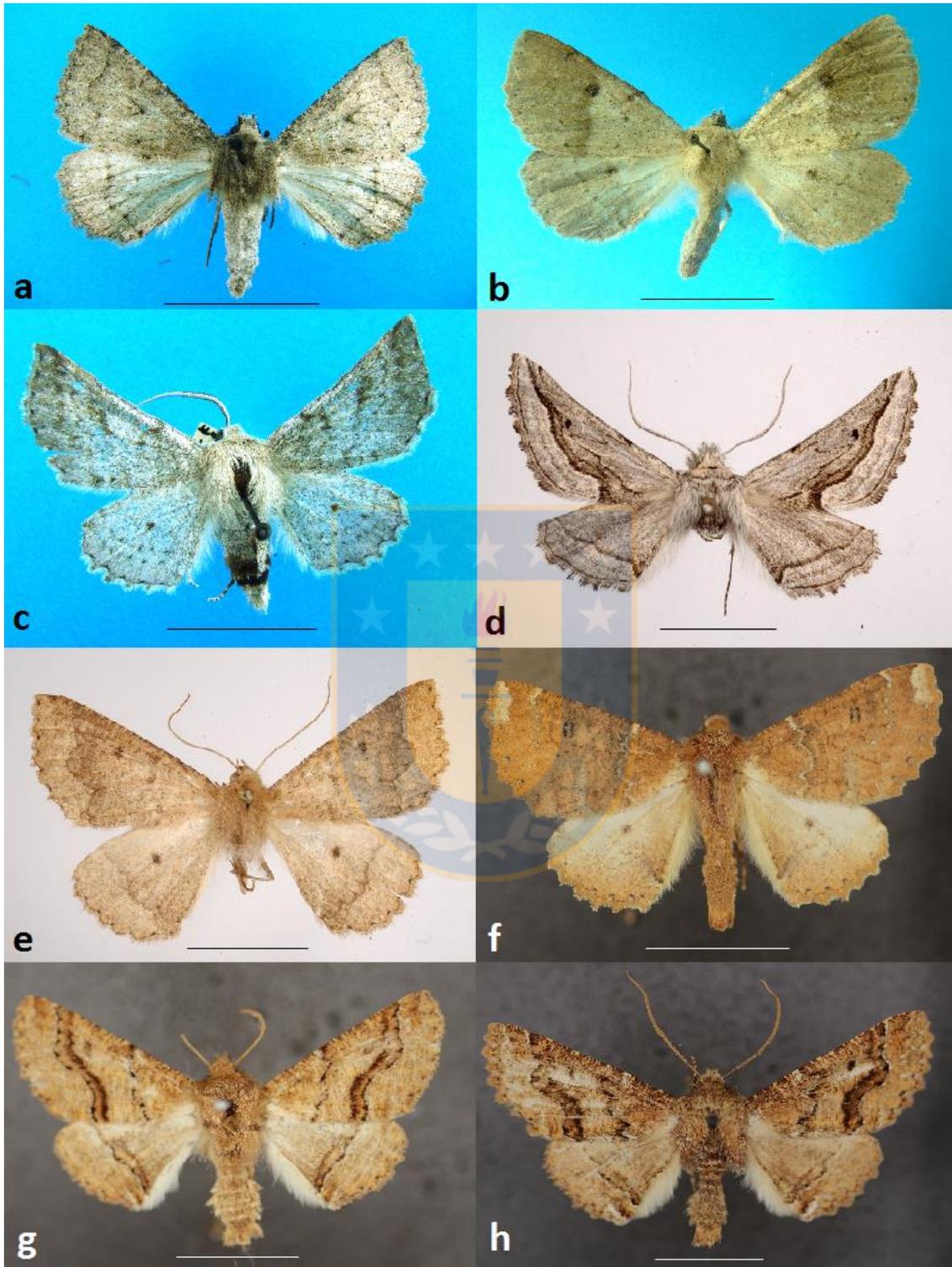


Figura 6. Especies del género *Mallomus*: a). *M. occulta*; b). *M. clarkei*; c). *M. penai*; d). *M. gentilii*; e). *M. tuberata*; f). *M. galbanata*; G). *M. thoracica*; h). *M. albisecta*. Escala 1 cm.

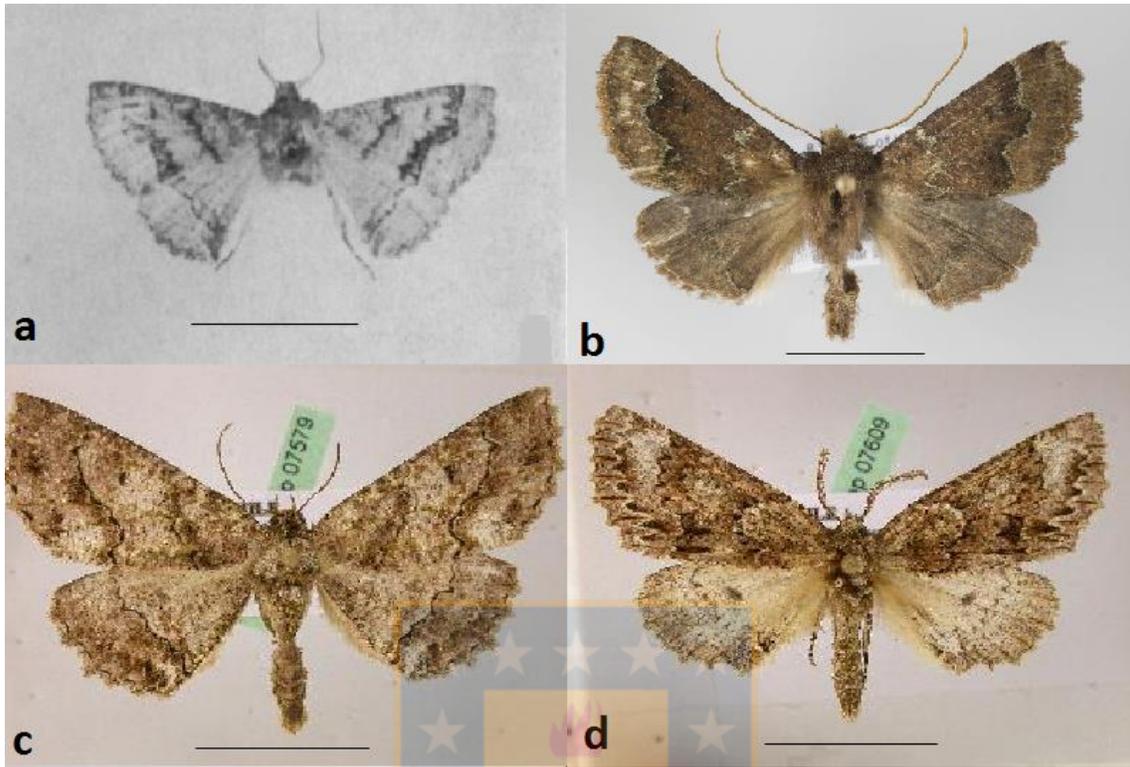


Figura 7. Especies del género *Mallomus*: a). *M. munita* extraído Poole 1969; b). *M. lenosa*. Especies utilizadas como grupos externo. c). *Malleco versicolor* d). *Talca incurva*. Escala 1 cm.

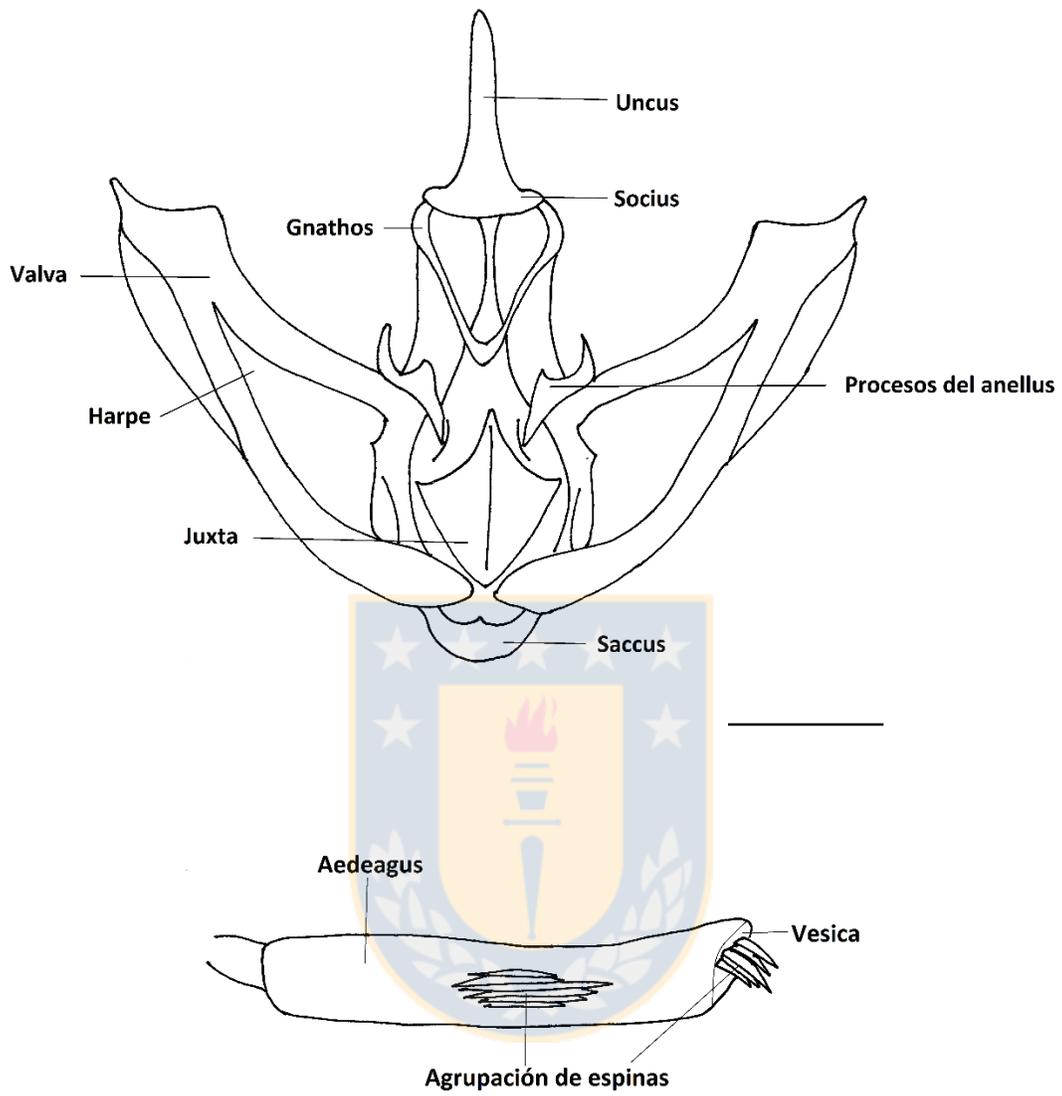


Figura 8. Armadura genital del macho de *Mallomus felderi*. El trazo indica 1 mm.

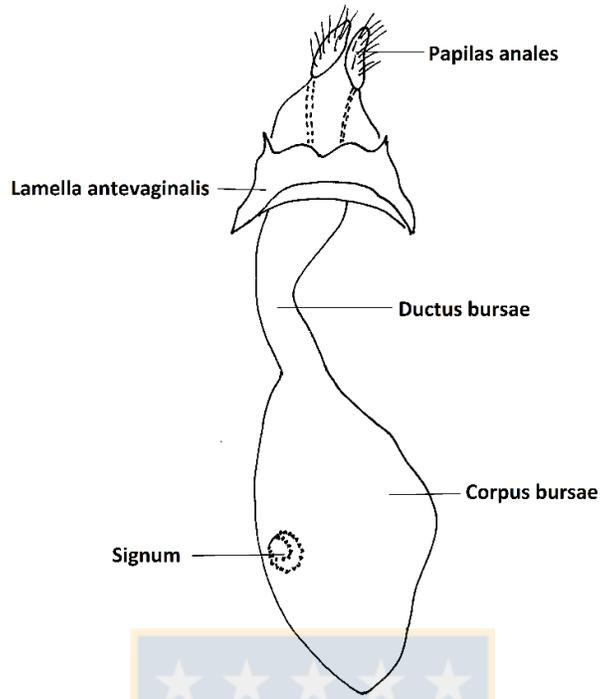


Figura 9. Armadura genital de la hembra de *Mallomus chilendaria*. El trazo indica 1 mm.

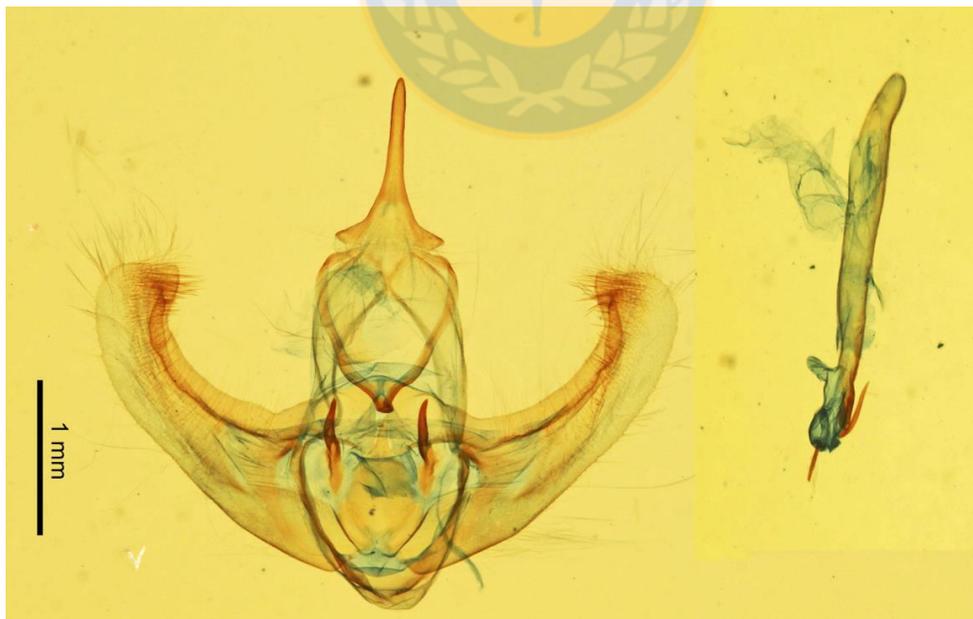


Figura 10. Armadura genital del macho de *M. interrupta*, típica del Grupo I (fide Rindge, 1971).



Figura 11. Armadura genital del macho de *M. falcata*, típica del Grupo II (fide Rindge, 1971).



Figura 12. Armadura genital del macho de *M. brevis*, típica del Grupo III (fide Rindge, 1971).



Figura 13. Armadura genital del macho de *M. aenea*, típica del Grupo IV (fide Rindge, 1971).

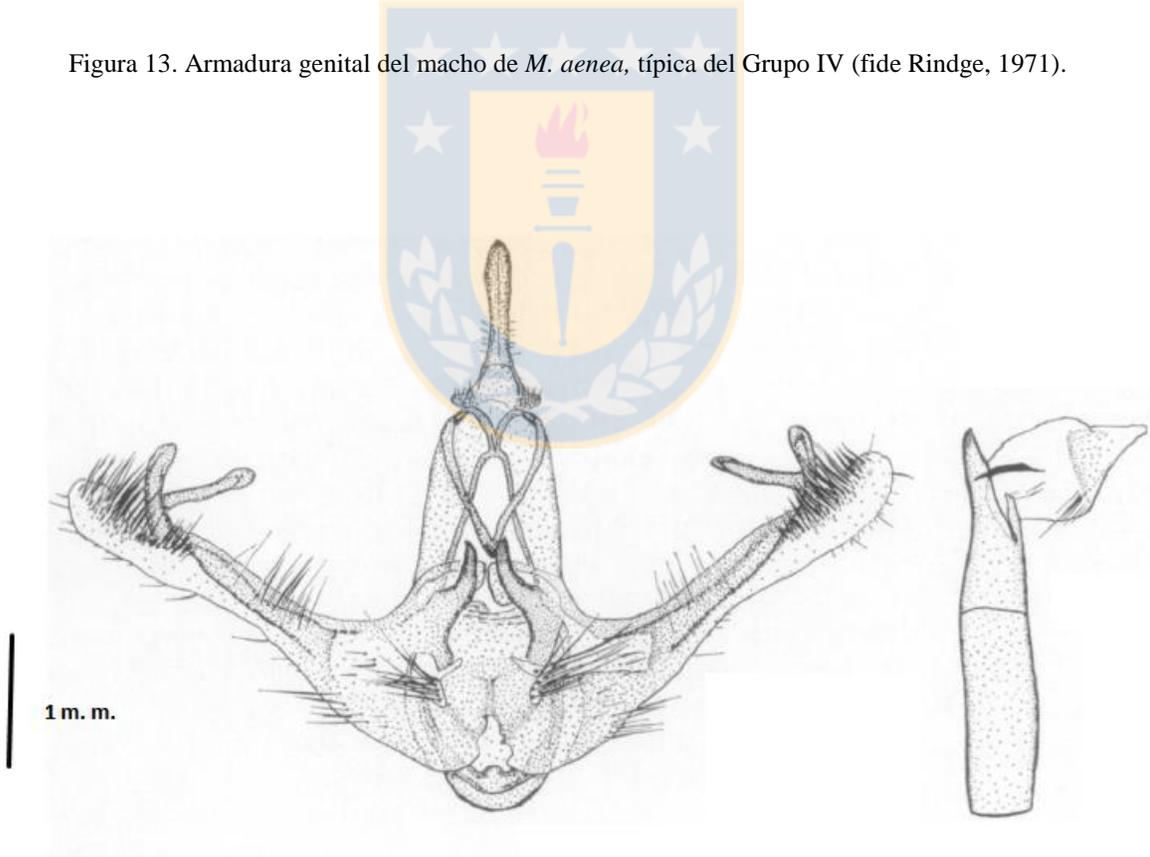


Figura 14. Armadura genital del macho de *M. galbanata*, típica del Grupo V (fide Rindge, 1971).
Extraído de Poole 1969.



Figura 15. Armadura genital del macho de *M. gentili*.



Figura 16. Armadura genital del la hembra de *M. gentili*.

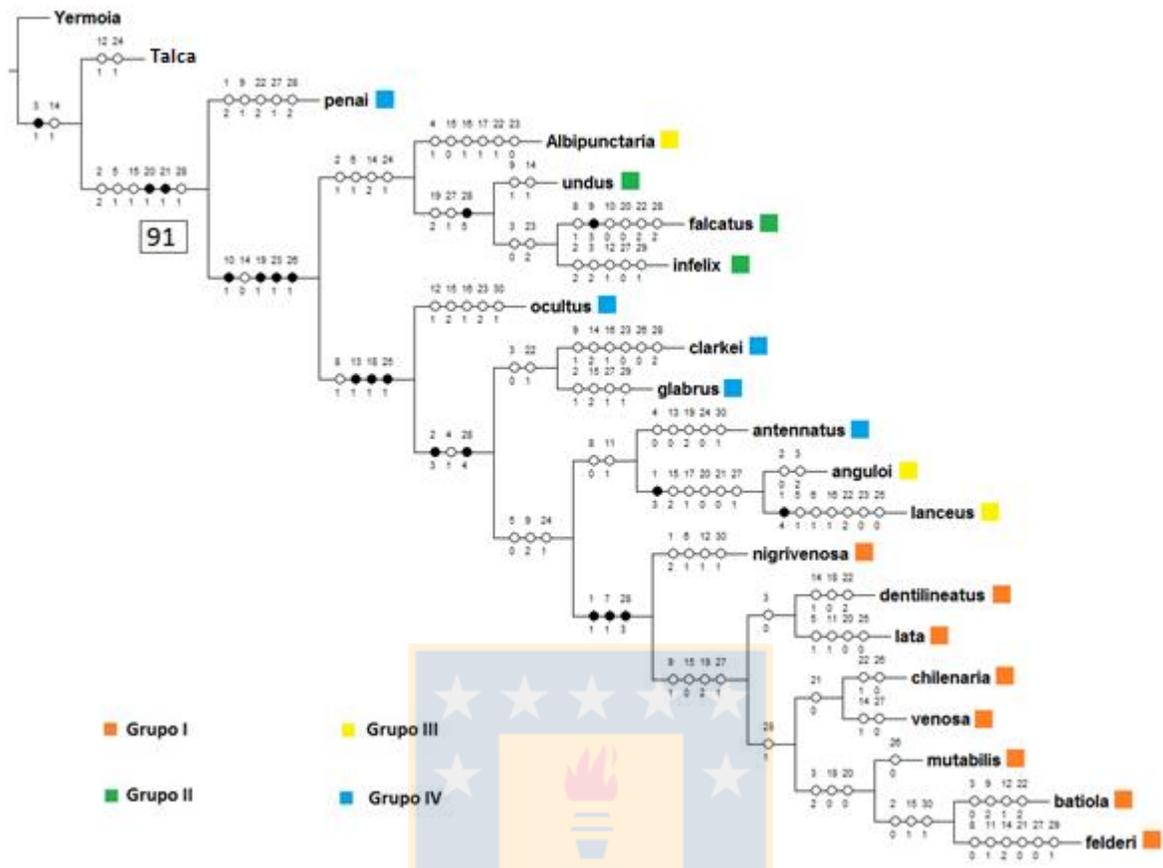


Figura 17. Hipótesis filogenética para 19 especies del género *Mallomus* (Largo=152; CI=0,30; RI=0,46). Círculos negros: sinapomorfías y autapomorfías; círculos blancos: caracteres multiestados que no representan sinapomorfías para el grupo y subgrupos. Números sobre los círculos corresponden al carácter y bajo los círculos al estado del carácter; los valores de bootstrap se ubican en cuadros en la base de los clados. Los grupos están representados por distintos colores. Extraído de Sepúlveda & Parra (2013).

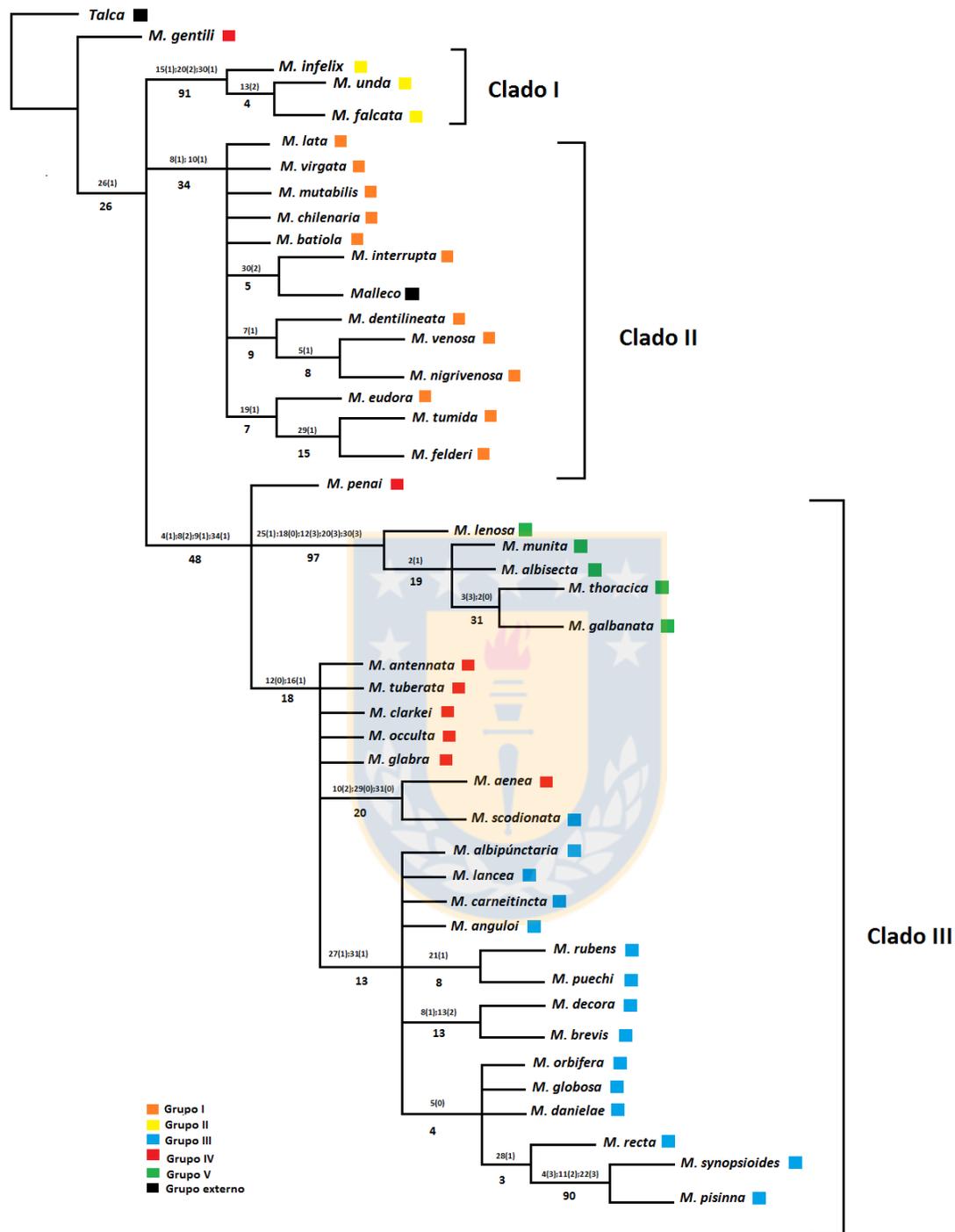


Figura 18. Hipótesis filogenética (árbol de consenso estricto) para 44 especies del género *Mallomus* (Largo=235; CI=0,46; RI=0,52). Los números corresponden al carácter y los números en paréntesis al estado de carácter; los valores de bootstrap se ubican en la base de los clados. Los grupos están representados por distintos colores.

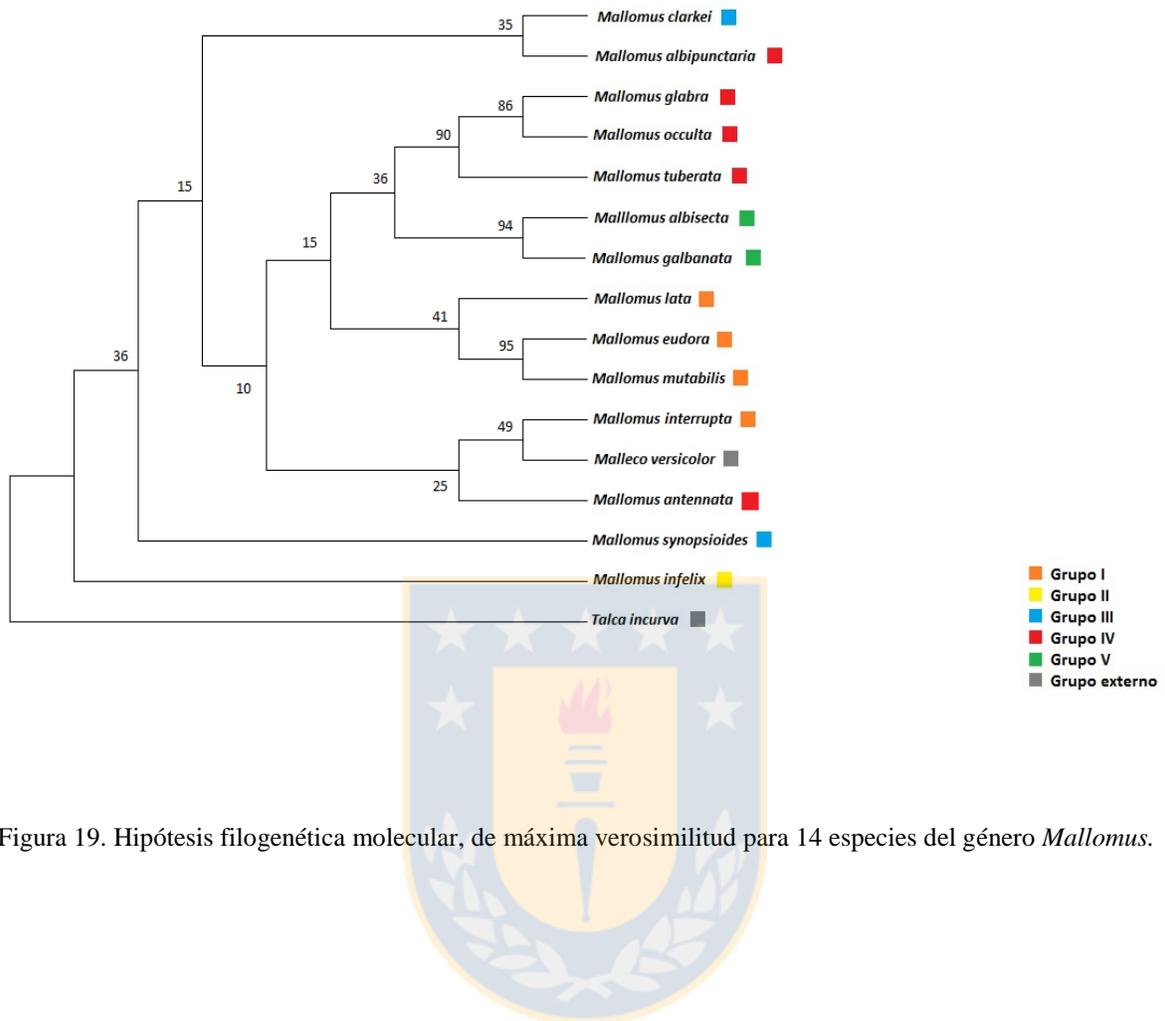


Figura 19. Hipótesis filogenética molecular, de máxima verosimilitud para 14 especies del género *Mallomus*.

ANEXO

Anexo 1. Descripción del género *Emirzarum* Sepúlveda-Zúñiga & Parra gen. nov. y de la especie *Emirzarum gentilii* nov. com. (Rindge, 1973).

Emirzarum Sepúlveda-Zúñiga & Parra gen. nov.

Tipo del género: *Emirzarum gentilii* nov. com. (Rindge, 1973)

Diagnosis.

Adulto. Cuerpo cubierto de escamas grises, blancas y negras; antenas pectinadas de aproximadamente 19 mm longitud, tibia posterior sin pincel de pelos; abdomen con una mezcla de escamas de color café grisáceo y gris. Alas anteriores alargadas, margen exterior débilmente ondulado; color gris pálido, líneas transversales débilmente representadas, excepto por la línea t. p y t.a prominentes; punto negro en la costa del ala; punto discal negro de pequeño tamaño. Alas posteriores grises; punto discal presente; región externa del ala de color blanco grisáceo, líneas transversales débilmente representadas, excepto por la línea t. p, línea terminal similar a las de las alas anteriores.

La genitalia del macho presenta un uncus alargado; socius pequeño; gnathos grande y ancho, en forma de V, área media con tres pequeñas espinas; valvas cortas, simples y con ápice ampliamente redondeado; anellus ovoide con lados esclerosados; aedeago delgado, recto, con extremo posterior esclerosado; sin procesos en el anellus; vesica con una hilera de seis espinas de longitud creciente.

La genitalia de la hembra se caracteriza por su sterigma débilmente esclerosado, lamela antevaginalis estrecha; ductus bursae grande, de forma triangular; ductus seminalis generado en la región derecha del corpus bursae; corpus bursae membranoso, con la sección posterior longitudinalmente estriada; signum muy pequeño, alrededor de 0,5 mm de diámetro, situado ventralmente en el lado derecho; apófisis posteriores de 1,1 mm de longitud.

Etimología. El nombre propuesto para este nuevo género ha sido dedicado afectuosamente a Emirza Villarroel Araneda †, abuela del primer autor, y está compuesto por el primer nombre (Emirza).

***Emirzarum gentilii* Nov. com. (Rindge, 1973). Fig. 4, 15, 16.**

Salpis gentilii Rindge, 1973. p. 23. Fig. 23, 31, 35.

Mallomus gentilii (Rindge, 1973); Rindge 1893. P. 203

Tipo: Holotipo, macho y alotipo, hembra depositados en la colección del museo americano de historia natural (AMNH), La genitalia del holotipo se encuentra en el portaobjetos N° 16981, y del alotipo en el N° 16923.

Localidad tipo: Lotena Granito, a 800 metros de altitud, provincia de Neuquén, Argentina.

Diagnosis: Esta especie destaca por su pequeño tamaño (aprox. 3.5 cm.). Los adultos se distinguen fácilmente por sus alargadas alas grises, con un patrón distintivo en la superficie de las alas anteriores, los machos y hembras son similares en su morfología externa; cabeza con una mezcla de escamas blancas alargadas grises y negras, frente amplia hinchada con escamas grises; antenas levemente pectinadas; tórax anterior con escamas alargadas negras y grises; patas color negro, blanco en los extremos de los segmentos y en las articulaciones de los tarsos, sin pincel de pelos; abdomen con una mezcla de escamas de color café grisáceo y gris. Alas anteriores alargadas, margen exterior débilmente ondulado; color gris pálido, líneas cruzadas débilmente representadas, excepto por la línea t prominente; punto negro en la costa del ala; punto discal negro de pequeño tamaño. Alas posteriores grises; punto discal presente; región externa del ala de color blanco grisáceo, línea terminal similar a las de las alas anteriores.

La genitalia del macho presenta un uncus alargado, de 1,5 mm de longitud, con ápice redondeado; socius pequeño; gnathos grande y ancho, en forma de V, área media con tres pequeñas espinas; valvas cortas, simples y con ápice ampliamente redondeado; anellus ovoide, pequeño, posteriormente con lados esclerosados; aedeago 2,2 mm de largo, delgado, recto, con extremo posterior esclerosado, vesica con una hilera de seis espinas de longitud creciente.

La genitalia de la hembra se caracteriza por su sterigma débilmente esclerosado, lamela antevaginalis estrecha; ductus bursae grande, de forma triangular, con el extremo posterior 0,9 mm de ancho; ductus seminalis generado en la región derecha del corpus bursae; corpus bursae membranoso, con la sección posterior longitudinalmente estriada; signum muy pequeño, alrededor de 0,5 mm de diámetro, situado ventralmente en el lado derecho; apófisis

posteriores de 1,1 mm de longitud.

Longitud del ala anterior: Macho, 12 a 13 mm; hembra, 13 mm

Distribución: Provincia de Neuquén, Argentina.

Tiempo de vuelo: Octubre.



Anexo 2. Lista sistemática y sinonímica del género *Mallomus* (entre paréntesis géneros en los cuales las especies fueron originalmente descritas).

Mallomus Blanchard, 1852

Salpis Mabilie, 1885

Lasiops Warren, 1895

Pseudosalpis Staudinger "1898" [1899].

Dasystole Warren, 1907

Salpis (*Antygophanes*) Prout, 1910

Salpis (*Microdontopera*) Prout, 1910

Malleco Rindge, 1971

aenea (Butler, 1882) (*Honorana*); *Salpis*

albipunctaria (Mabilie, 1885) (*Salpis*); *Pseudosalpis*

albisecta (Warren, 1904) (*Azelina*)

anguloi Parra & Henríquez-Rodríguez, 1993

única Rindge, 1971 (*Salpis*)

antennata (Mabilie, 1885) (*Salpis*)

atervenosus Parra & Henríquez-Rodríguez, 1993

batiola (Rindge, 1971) (*Salpis*)

brevis (Rindge, 1971) (*Salpis*)

carneitincta (Prout, 1910) (*Salpis*)

ciliatus Blanchard, 1852

clarkei (Sperry, 1951). (*Salpis*)

notaturia auct.: Butler, 1882 (*Honorana*)

colopholeuca (Prout, 1910). (*Dasystole*)

crepera (Rindge, 1971) (*Salpis*)

chilenaria (Felder & Rogenhofer, 1875). (*Colotois?*); *Lasiops*; *Salpis*

danielae Parra & Henríquez-Rodríguez, 1993.

lata Rindge, 1971 (*Salpis*)

decora (Rindge, 1973) (*Salpis*).

dentilineata (Butler, 1882). (*Monoctenia*); *Salpis*

eudora (Prout, 1910) (*Salpis*)

falcata (Rindge, 1971) (*Salpis*)

felderi (Butler, 1882) (*Azelina*) *Salpis*.

chilenaria ? Felder & Rogenhofer, 1875 (*Colotois* ?) Hembra.

galbanata (Dogning, 1893) (*Azelina*); *Dasystole*.

glabra (Rindge, 1971) (*Salpis*).

globosa (Rindge, 1973) (*Salpis*).

gutta (Rindge, 1971). (*Salpis*).
infelix (Butler, 1882) (*Sabulodes*); *Salpis*
inornata (Rindge, 1971) (*Salpis*)
interrupta (Rindge, 1973) (*Salpis*)
lancea (Rindge, 1971) (*Salpis*)
lata (Rindge, 1971) (*Salpis*)
lenosa (Dogning, 1894) (*Melipotis*)
munita (Dogning, 1900) (*Azelina*)
mutabilis (Rindge, 1971) (*Salpis*)
chilenaria auct; Butler, 1882 (*Monoctenia*) Mala identificación.
nigrivenosa (Rindge, 1973) (*Salpis*)
occulta (Rindge, 1971) (*Salpis*)
orbifera (Prout, 1910) (*Salpis*)
penai (Rindge, 1971) (*Salpis*)
pinnata (Bastelberger, 1908) (*Dasystole*)
pisinna (Rindge, 1973) (*Salpis*)
puechi (Dognin, 1904) (*Lasiops?*); *Salpis*
recta (Rindge, 1973) (*Salpis*)
rubens (Prout, 1910) (*Salpis*)
scodionata (Mabille, 1885). (*Salpis*)
scodionoeta (sic!) Mabille, 1889 (*Salpis*); *Pseudosalpis*
synopsioides (Dognin, 1893) (*Azelina*); *Salpis*
sticte (Rindge, 1971) (*Salpis*)
tessera (Rindge, 1971) (*Salpis*)
thoracica (Walker, 1858) (*Homoptera*); *Dasystole*
tuberata (Rindge, 1971) (*Salpis*)
tumida (Rindge, 1971) *Salpis*
unda (Rindge, 1971) (*Salpis*)
venosa (Ureta, 1956) (*Monoctenia*)
versicolor (Rindge, 1971) n. comb. (*Malleco*)
virgata (Rindge, 1971) (*Salpis*)