

Filogenia del género *Psilaspilates* (Butler 1893) (Lepidoptera: Geometridae) con la descripción de una nueva especie del bosque relicto Fray Jorge, Chile

Phylogeny of the genus *Psilaspilates* (Butler 1893) (Lepidoptera: Geometridae) and description of a new species for Fray Jorge relict forest, Chile

LUIS E. PARRA^{1*}, ROMINA VILLAGRÁN-MELLA², ESTEBAN A. HERNÁNDEZ¹ & CRISTIÁN E. HERNÁNDEZ¹

¹ Departamento de Zoología, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile.

² Center for Advanced Studies in Ecology & Biodiversity (CASEB) y Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile.

* E-mail: luparra@udec.cl

RESUMEN

Se describe una nueva especie de *Psilaspilates* Butler 1893, *P. septentrionalis* Parra sp. nov., proveniente del bosque relicto costero de *Aextoxicon punctatum* R. et P. (olivillo) del Parque Nacional Fray Jorge, Región de Coquimbo, Chile. Las especies previamente reconocidas del género se distribuyen en la zona centro-sur de Chile, así *P. septentrionalis* sp. nov. es la única con distribución en el Norte Chico de Chile. Posteriormente, se infiere la filogenia del género *Psilaspilates* usando dos aproximaciones filogenéticas: criterio de parsimonia e inferencia Bayesiana. Las especies hermanas de la nueva especie, *P. concepcionensis* y *P. stygiana*, se distribuyen en la zona centro-sur de Chile, en bosques costeros donde el olivillo también está presente. Planteamos que el ancestro del cual derivan estas especies tuvo una amplia distribución asociada a los bosques costeros de olivillo, y que en el Último Máximo Glacial se produjo el aislamiento de sus poblaciones y posterior especiación.

PALABRAS CLAVES: Ennominae, Lithinini, *Psilaspilates septentrionalis* Parra sp. nov., fragmentación, especiación.

ABSTRACT

A new species of *Psilaspilates* Butler 1893, *P. septentrionalis* Parra sp. nov., from the relict coastal forest of *Aextoxicon punctatum* R. et P. (olivillo) from the Parque Nacional Fray Jorge, Región de Coquimbo, Chile, is described. Previously known species of *Psilaspilates* distribute in the central-south of Chile; therefore, *P. septentrionalis* sp. nov. is the only species distributed in the northern Chile. Subsequently, the phylogeny of *Psilaspilates* was inferred using two approximations, maximum parsimony and Bayesian inference. The sister species of the new species, *P. concepcionensis* y *P. stygiana*, distribute in central-southern Chile, in coastal forest where olivillo is also present. We suggest that the ancestor of these three species was widely distributed in coastal olivillo forest, and that during the Last Glacial Maximum its populations become isolated and speciation occurs.

KEYWORDS: Ennominae, Lithinini, *Psilaspilates septentrionalis* Parra sp. nov., fragmentation, speciation.

INTRODUCCIÓN

El género de mariposas nocturnas *Psilaspilates* Butler (1893) se distribuye en Argentina y Chile, mayormente en los bosques templados de la vertiente occidental de la Cordillera de los Andes, al sur de los 33° (Parra 1999). El género contiene ocho especies diagnosticadas fundamentalmente por rasgos asociados a la genitalia (Parra 1999; Parra & Hernández 2010). Las especies son

y se distinguen por: 1) *P. cautinaria*, caracterizada por un anellus bilobulado; 2) *P. ceres*, con el borde anterior del saccus recto; 3) *P. concepcionensis*, presenta dos espinas en la parte terminal del ápice del gnathos; 4) *P. obscura*, con un saccus subtriangular; 5) *P. signistriata*, con anellus subcuadrangular; 6) *P. stygiana*, con el borde anterior del saccus cóncavo; 7) *P. venata*, con el signum en forma de corona; y 8) *P. catillata*, caracterizada por la presencia de un socci esférico. La mayoría de las

especies presenta una distribución amplia al sur de los 33°S, asociada a comunidades de bosque templado (Parra 1999). *Psilaspilates stygiana* es la especie de distribución más septentrional, presente sólo en bosques costeros de la región central de Chile. Sin embargo, aún existen áreas poco exploradas en las cuales podrían existir otras especies aun no descubiertas. Entre estas áreas los bosques relictos de la zona centro norte de Chile podrían albergar una diversidad de Geométridos que requiere ser estudiada, dado que en estos relictos se favorecerían procesos alopátricos y peripátricos de especiación que aumentarían la biodiversidad.

El relicto Fray Jorge es un fragmento boscoso que se sitúa en la Cordillera de la Costa de la Región de Coquimbo, Chile, y corresponde al límite norte de distribución de una comunidad boscosa costera dominada principalmente por *Aextoxicon punctatum* R. et P. (Aextoxicaceae) (Villagrán et al. 2004; Squeo et al. 2005; Gutiérrez et al. 2008). Este relicto se encuentra en una matriz de matorrales áridos, mantenido gracias a la condensación de las neblinas en las cimas de los cerros costeros, a los 30°38'S y 71°40'W a unos 450 msnm, en las denominadas Alturas de Talinay (Villagrán et al. 2004).

El origen y desarrollo del bosque de Fray Jorge, tiene estrecha vinculación con los eventos tectónicos y climáticos que afectaron el territorio de Chile durante el Terciario (bosques cálidos y húmedos procedentes del Neotrópico) y Cuaternario (expansiones y retracciones de la vegetación chilena austral durante los ciclos glaciares-interglaciares) (Villagrán et al. 2004; Squeo et al. 2005). Su aislamiento actual sería una consecuencia de los cambios ocurridos durante los ciclos glaciares-interglaciares (Pérez & Villagrán 1994), los cuales corresponderían a remanentes de poblaciones que ocuparon altitudes menores que las actuales durante las eras glaciares del Pleistoceno (Villagrán et al. 2004). Esto, en conjunción con la humedad proveniente de la cercanía del océano, proporcionó un refugio para los fragmentos de los bosques subtropicales durante la última glaciación (Villagrán et al. 2004).

En el estudio de ejemplares de geométridos procedentes del bosque relictual de Fray Jorge, se encontraron cinco imagos machos que comparten los caracteres diagnósticos del género *Psilaspilates*, y que de acuerdo al análisis morfológico corresponde a una especie no descrita. La misma se nombra y describe en este trabajo, a la vez que se infieren las relaciones filogenéticas entre las especies de *Psilaspilates*. Planteamos que el ancestro del cual deriva esta especie se distribuía en los bosques costeros de olivillo, y que en los períodos glaciares-interglaciares se produjo el aislamiento de sus poblaciones y posterior especiación.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se examinaron cinco ejemplares machos colectados en el Parque Nacional Fray Jorge. Se realizó el análisis de sus armaduras genitales siguiendo a Parra (1999). La nomenclatura de la genitalia se basó en Klots (1979) y la nomenclatura de la venación alar en Scoble (1995). Los especímenes fueron depositados en el Museo de Zoología de la Universidad de Concepción (UCCC-MZUC).

Basados en patrones de variación morfológica (21 caracteres: seis de anatomía externa y 15 de la armadura genital, 12 del macho y 3 de la hembra; Tabla 1 y 2) se estudio la filogenia de *Psilaspilates* utilizando dos enfoques filogenéticos, el criterio de optimización de máxima parsimonia (MP) e inferencia Bayesiana. En ambos análisis filogenéticos usamos a *Euclidiodes* como grupo externo, dado que este taxón tiene una relación filogenética cercana con *Psilaspilates* (Parra & Hernández 2010). La aproximación de MP se realizo en el programa PAUP* (Swofford 2002), en el cual los estados de carácter fueron tratados sin orden y con igual peso. Para encontrar el árbol filogenético de MP usamos una búsqueda exhaustiva en el espacio de árboles. Adicionalmente, la consistencia de nodos del árbol de MP fue estimada por la técnica de bootstrapping no-paramétrica (Felsenstein 1985) con 10.000 pseudoreplicas, y a través del índice de decaimiento (Bremer 1994) calculado con el programa PRAP2 (Müller 2004, 2005; Wall et al. 2008). La evolución de los caracteres fue optimizada sobre el árbol de consenso utilizando transformación acelerada (ACCTRAN) en el programa WinClada (Nixon 2002).

Nosotros usamos el método de Cadenas de Markov y Monte Carlo (MCMC) dentro de un marco Bayesiano (de ahora en adelante BMCMC) para estimar la probabilidad *a posteriori* de los árboles filogenéticos. El análisis filogenético bayesiano fue implementado en el programa BayesPhylogenies, disponible en el sitio web <http://www.evolution.rdg.ac.uk/BayesPhy.html> (Pagel & Meade 2004). El modelo de evolución utilizado fue el modelo morfológico de tiempo no-reversible (en adelante M2P) que utiliza los caracteres codificados como 0 o 1; este modelo permite que la tasa de cambio evolutivo de 0 a 1 difiera de la tasa de cambio de 1 a 0. Para la estimación *a posteriori* de los parámetros de los árboles a través de las cadenas, en este análisis se inició las Cadenas de Markov con un árbol aleatorio y probabilidad *a priori* uniforme. Aproximadamente 67.107.000 árboles filogenéticos fueron generados utilizando el procedimiento de BMCMC, muestreando cada 1.000 árboles para asegurar que las muestras sucesivas fueron independientes. Para asegurar que las cadenas de Markov alcanzaron la zona de convergencia, los valores de verosimilitud de los puntos de muestreo fueron graficados en función de las generaciones corridas en la cadena. Todos los árboles (n=50) antes del

punto en el cuál los valores de verosimilitud alcanzaron la distribución estacionaria fueron descartados; posteriormente sólo utilizamos la muestra restante para estimar la distribución *a posteriori* de probabilidad de los árboles filogenéticos. Para asegurar que el análisis no quedara atrapado en un óptimo local, cinco cadenas independientes fueron realizadas. Se considero que los análisis independientes convergieron si los valores de verosimilitud media de la zona de convergencia

fueron similares (Huelsenbeck & Bollback 2001). Por último, para obtener la hipótesis filogenética basada en probabilidades nosotros importamos la muestra de árboles de la zona de convergencia de nuestro análisis de BMCMC en el programa PAUP* (Swofford 2002), y estimamos un consenso de la regla de la mayoría de los 67,057 árboles construidos con el modelo M2P, en este árbol la frecuencia de los nodos es equivalente a la probabilidad de que el nodo sea el verdadero nodo.

TABLA 1. Caracteres polarizados para el análisis filogenético de *Psilaspilates*.

TABLE 1. Polarized characters used in the phylogenetic analysis of *Psilaspilates*.

Caracteres externos

- 1.- Color de las alas anteriores: Cremas o amarillas ocre (0); Castaño (1)
- 2.- Banda desde el ápice al tronco de las venas cubitales y mediales extendida hasta a la base del ala: presente (0); ausente (1)
- 3.- Banda basal: presente (0); ausente (1)
- 4.- Banda medial: presente (0); ausente (1)
- 5.- Banda postmedial: presente (0); ausente (1)
- 6.- Alas posteriores: claras o blanquizas (0); castaño claras (1)

Genitalia del macho

- 7.- Forma del socius: esférico (0); digitiforme (1)
- 8.- Forma del gnathos: "W" (0); "V" (1)
- 9.- Número de espinas en el ápice del gnathos: 1 espina bifurcada (0); 2 espinas simples (1); una espina simple (2)
- 10.- Anellus: bicircular (0); bilobulado (1); forma de "U" (2); subcuadrangular (3); subrectangular (4)
- 11.- Forma del proceso del anellus: cónico espiniforme (0); huso (1); subensiforme (2)
- 12.- Ápice del proceso del anellus: glabro (0); con cerdas (1)
- 13.- Longitud de la valva en relación al proceso del anellus: ca. 2 veces más que el proceso del anellus (≤ 3) (0); aprox. 3,5 veces más que el proceso del anellus ($\geq 3,5$) (1)
- 14.- Número de cristae: ca. 10 cerdas (< 15) (0); aprox. 20 cerdas (> 18) (1)
- 15.- Forma del saccus: subcuadrangular (0); subrectangular (1); subtriangular (2)
- 16.- Borde anterior del saccus: recto (0); cóncavo (1)
- 17.- Longitud del aedeagus en relación a la valva: subigual a la longitud de la valva (0); ligeramente mayor a la valva (1)
- 18.- Cornuti de la vesica: dos subgrupos de espinas, el grupo pequeño 1/3 del tamaño del grupo más largo (0); un grupo de espinas de diferentes tamaños (1)

Genitalia de la hembra

- 19.- Forma de la bursa copulatrix: esférica (0); elongada (1)
 - 20.- Forma del signum: estelado (0); corona (1)
 - 21.- Dientes de la región anterior del signum: curvados ventralmente (0); curvados dorsalmente (1)
-

TABLE 2. Matriz usada en el análisis cladístico del género *Psilaspilates*. 0: estado plesiomórfico; 1, 2, 3 y 4: estado apomórfico; -: carácter desconocido. *Euclidiodes*: grupo externo.

TABLE 2. Data matrix used in the cladistic analysis of the genus *Psilaspilates*. 0: plesiomorphic state; 1, 2, 3 and 4: apomorphic state; -: character not applicable. *Euclidiodes*: out-group.

Taxa	Caracteres																				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Euclidiodes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. catillata</i>	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	-	-	-
<i>P. cautinaria</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-
<i>P. ceres</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	2	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>P. concepcionensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1
<i>P. obscura</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	2	0	0	1	2	1	0	0	1	0	0
<i>P. signistriata</i>	1	0	1	1	1	0	1	1	1	3	2	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>P. stygiana</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1
<i>P. venata</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0
<i>P. septentrionalis</i>	1	0	1	1	1	1	0	1	2	4	1	1	1	0	1	0	1	1	-	-	-

RESULTADOS

Psilaspilates septentrionalis Parra sp. nov.

MATERIAL TIPO: Holotipo macho, Fray Jorge 21-06-2008, Esteban Hernández coll. (UCCC-MZUC). Paratipos: 4 machos, Fray Jorge 21-06-2008, Esteban Hernández coll. (UCCC-MZUC).

DIAGNOSIS: La armadura genital de *P. septentrionalis* posee los caracteres diagnósticos que permiten distinguirla de las otras especies del género: a) ápice del gnathos terminando en una sola espina; b) anellus subrectangular; y c) ápice del proceso del anellus con cerdas (Fig. 2).

DESCRIPCIÓN EXTERNA DEL MACHO (Fig. 1): Cabeza castaño cenicienta; antenas filiformes. Tórax y patas castaño cenicientas. Superficie dorsal de las alas anteriores ocre; banda subterminal aserrada, blanca; banda terminal representada por manchas puntiformes castaño oscuras difusas; mancha discal castaño oscura, uniforme, en el sector de la banda postmedial; sobre la mancha discal y, naciendo desde el margen costal, existe una franja blanca cenicienta que baja diagonalmente hasta la vena R_5 , la que luego sube dirigiéndose diagonalmente hacia el margen costal del ala en la zona subapical; bajo la mancha discal hay una delgada franja blanca cenicienta que nace en la vena Cu y que se dirige diagonalmente hacia el ápice del ala hasta tocar con el vértice de la franja descrita anteriormente; superficie ventral ocre pálida, mancha discal puntiforme, castaño oscura, con una delgada franja castaño oscura que nace en

el borde costal y que llega hasta la vena M_1 cerca del ápice del ala. Superficie dorsal de las alas posteriores cenicientas; área discal representada por una mancha puntiforme difusa, muy cerca de la banda medial; superficie ventral similar a la superficie dorsal, pero con las manchas más difusas. Abdomen similar al color de las alas anteriores.

DESCRIPCIÓN DE LA GENITALIA DEL MACHO (Fig. 2): Presenta un uncus simple, ligeramente curvo; socius esférico; gnathos en forma de “V”, con el ápice terminado en una espina; anellus subrectangular; proceso del anellus en forma de huso, recto, con cerdas; valva simple, 3,5 veces más largas que el proceso del anellus; cristae con 10 cerdas aproximadamente; saccus subrectangular, borde anterior recto; longitud del aedeagus ligeramente mayor a la longitud de la valva; cornuti de la vesica armado con un grupo de espinas de diferentes tamaños.

HEMBRA: Desconocida.

EXTENSIÓN ALAR: Medida desde de la base al ápice de 12,3 mm para los machos (n=4).

ETIMOLOGÍA: El nombre de la especie está relacionado a su distribución conocida. Dentro del género, corresponde al taxón de distribución más septentrional.

DISTRIBUCIÓN: Los ejemplares fueron capturados en fragmentos del bosque relictual del Parque Nacional de Fray Jorge, Región de Coquimbo, Chile (30°40’S).

PERÍODO DE VUELO: Los ejemplares de esta especie fueron colectados en el mes de junio, a comienzos de invierno.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO: El análisis de máxima parsimonia arrojó un sólo árbol (longitud = 86 pasos, índice de consistencia = 0,56, índice de retención = 0,46) (Fig. 3A). Los altos niveles de homoplasia (RCi 0,2576) se manifiesta en el escaso apoyo, medido como proporciones de Bootstrap, para las dicotomías visibles del árbol. El árbol de inferencia Bayesiana se muestra en la Figura 3B. Las relaciones de las especies de *Psilaspilates* tienen muy poco apoyo. El clado *con*

cepcionensis+stygiana+septentrionalis es el único sustentado moderadamente de todos los nodos internos del árbol: 59% de Bootstrap, índice de decaimiento de 3 y probabilidad *a posteriori* de 0,34. La sinapomorfia que sustenta este clado es: 13(1) valvas ca. de 3,5 veces más largas que el proceso del anellus, y 21(1) presencia de dientes curvados dorsalmente en la región anterior del signum, la que se infiere estaría presente en *P. septentrionalis* al no conocer la hembra en esta especie. El otro clado que se aprecia es: *ceres+obscura+signistriata*, la que no cuenta con apoyo de bootstrap mayor a 50%, pero tiene un índice de decaimiento de 1.



FIGURA 1. Holotipo de *P. septentrionalis* sp. n. en vista dorsal. Escala 5 mm.

FIGURE 1. Holotype of *P. septentrionalis* sp. n. in dorsal view. Scale 5 mm.

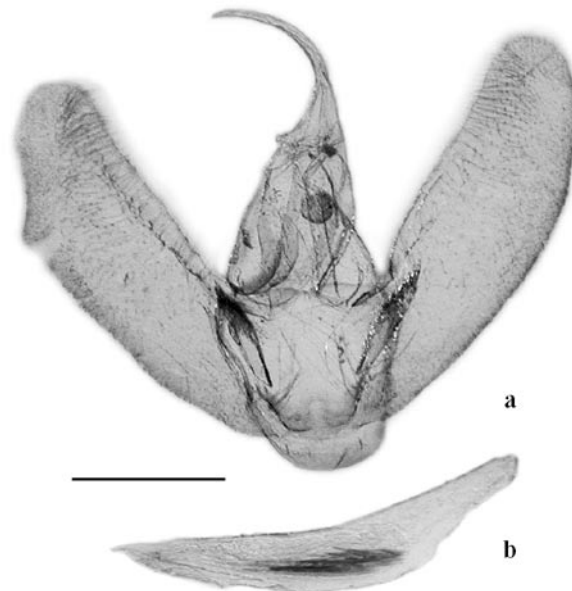


FIGURA 2. Armadura genital del macho de *P. septentrionalis* sp. n. a) Genitalia del macho en vista ventral; b) aedeagus en vista latero-ventral. Escala 0,5 mm.

FIGURE 2. Male genitalia of *P. septentrionalis* sp. n. a) Male genitalia in ventral view; b) aedeagus in lateral-ventral view. Scale 0.5 mm.

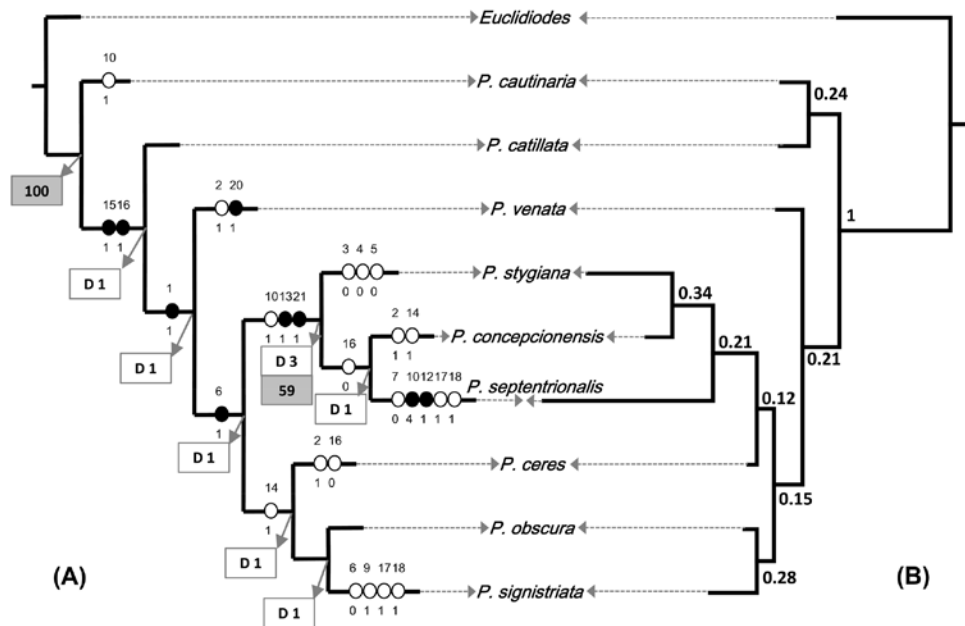


FIGURA 3. Filogenia de *Psilaspilates*. (A) Criterio de optimización de Máxima Parsimonia: único árbol de máxima parsimonia obtenido de la búsqueda exhaustiva (longitud del árbol = 86, índice de consistencia = 0,56, índice de retención = 0,46). Los círculos negros indican apomorfías (sinapomorfías o autapomorfías), los círculos blancos muestran homoplasias. La etiqueta gris muestra el porcentaje de apoyo superior a 50% de Bootstrap y las etiquetas blancas los valores del índice de decaimiento. (B) Inferencia Bayesiana: árbol de consenso de la regla de mayoría de 67,057 árboles construidos a partir del modelo M2P. Los números en los nodos son las probabilidades posteriores.

FIGURE 3. Phylogeny of *Psilaspilates*. (A) Most parsimonious tree found in the Maximum parsimony analysis (Tree length = 86, Consistency index = 0.59, Retention index = 0.46). Black circles indicate nonhomoplasious changes (synapomorphies or autapomorphies), and white circles show homoplasies. The gray node label show percentage of Bootstrap replicates greater than 50%, and the white node labels shows the decay values. (B) Bayesian inference: majority-rule consensus of 67,057 trees constructed from the M2P model. The numbers at the nodes are posterior probabilities. This is the number of times that a particular node appeared in the MCMC sample and is interpreted as the posterior belief that the node is true.

En relación a estos resultados, la especie con rasgos más ancestrales corresponde a *P. cautinaria*, mientras *P. septentrionalis* presenta mayor número de novedades evolutivas. El análisis MP muestra que la especie *P. septentrionalis* es hermana de *P. conceptionensis*. Este clado es hermano de la especie *P. stygiana*. El análisis Bayesiano muestra que *P. septentrionalis* es la especie hermana del clado *stygiana+conceptionensis*. La no congruencia observada es producto del escaso apoyo en el sustento de estos clados y en la baja probabilidad a posteriori observada. *P. septentrionalis* posee 3 autapomorfías: 9(2) ápice del gnathos con una espina; 10(4) anellus subrectangular; y 12(1) ápice del proceso del anellus con cerdas.

DISCUSIÓN

El análisis filogenético muestra que *P. septentrionalis* está más emparentada con *P. stygiana* y *P. conceptionensis*, las tres especies comparten un estado de carácter derivado en la armadura genital del macho. Al mismo tiempo, las

especies *P. stygiana* y *P. septentrionalis* tienen un patrón de maculación distinto de las restantes especies del género. El género se caracteriza externamente por el color amarillo u ocre de sus alas anteriores y a la ausencia en éstas de bandas transversales (Parra 1999). Los parecidos y la tendencia hacia los mismos cambios morfológicos en estas especies, más el patrón de distribución que éstas muestran nos permiten sugerir que estas tres entidades están emparentadas filogenéticamente (ver figura 3). *P. septentrionalis* y *P. stygiana* presentan un patrón de maculación en las alas anteriores muy diferente al patrón homogéneo observado en las otras especies del género (como el de *P. conceptionensis*). En las dos primeras las alas anteriores tienen bandas y/o manchas castaño oscuras y claras que permiten distinguirla fácilmente de las otras especies. Sin embargo, en *P. stygiana* el patrón de maculación es muy diferente al de *P. septentrionalis*, destacando la presencia de manchas castaño oscuras y amarillentas desarrolladas en toda la superficie del ala, especialmente entre las bandas basal, medial y postmedial (ver Parra 1999).

Las especies hermanas de *P. septentrionalis*, se encuentran distribuidas en la zona central de Chile. *P. conceptionensis* se encuentra mayoritariamente en la Cordillera de la Costa de la zona central de Chile, mientras que *P. stygiana* presenta un rango distribucional aproximadamente en la franja de los 33° S. El rango de distribución de estas dos especies incluye las comunidades boscosas donde existen bosquetes relictuales de *Aextoxicon punctatum* (olivillo), donde éste se constituye como elemento predominante (Smith-Ramírez *et al.* 2005). Aproximaciones sobre la asociación de los lepidópteros geométridos a la vegetación son escasas. Parra & Pascual-Toca (2003) hablan de la asociación de algunas especies de *Hasodima* y su relación a la distribución del bosque de olivillo presente en la Cordillera de la Costa en la zona centro-sur de Chile. Mundaca & Parra (2004), en un estudio sobre los Geometridae de la Isla Mocha, cuyo bosque está dominado por el olivillo, señalan que *Hasodima bartletti* es la especie dominante en los diversos muestreos estacionales que se desarrollaron. Esta especie también es un elemento importante de la lepidopterofauna encontrada en la Península de Hualpén. Bocaz & Parra (2005) y Bocaz (2004) en estudios sobre *Syncirsodes*, manifiestan la estrecha asociación de sus especies al bosque costero esclerófilo e hidrófilo dominado por *Aextoxicon punctatum*. En un reciente trabajo de Parra *et al.* (2009) sobre la filogenia de *Eucliododes* y *Hasodima* se incluye la descripción de dos especies nuevas para el bosque relicto Fray Jorge. En este estudio se plantea la estrecha relación de los taxones distribuidos en el bosque relictual de Fray Jorge con taxones distribuidos más al sur en comunidades boscosas donde el olivillo es el elemento dominante.

La información disponible sobre la distribución de las especies de *Psilaspilates*, y el estudio filogenético basado en caracteres morfológicos de la genitalia, nos permite plantear una hipótesis sobre la historia evolutiva del género. Las relaciones filogenéticas entre las especies presentes al sur de los 33° y la especie presente en Fray Jorge (30°40'S), indican un mayor parentesco entre las especies que presentan una distribución más septentrional y que se encuentran asociadas a bosques costeros donde el olivillo está presente. Planteamos que la presencia y restricción de *P. septentrionalis* al bosque de Fray Jorge se asocia a un fenómeno de especiación *in situ*. Sugerimos que existió una forma ancestral (i.e. ancestro de *P. conceptionensis*, *P. septentrionalis* y *P. stygiana*) ampliamente distribuida en bosques de olivillo durante del período interglacial previo al último máximo glacial. Esta forma ancestral habría dado origen a la nueva especie como consecuencia de la progresiva fragmentación de sus poblaciones debido a la retracción de los bosques de olivillo durante el período glacial, su posterior aislamiento en zonas de mayor humedad gracias a la presencia de neblinas costeras, que al duplicar la escasa precipitación en forma de lluvia hacen posible la presencia

del bosque de Fray Jorge (e.g., del-Val *et al.* 2006) y una flora y fauna semejante a la de los bosques templados del sur de Chile (e.g., Villagrán & Armesto 1980, Barbosa & Marquet 2002, Cornelius *et al.* 2000). El progresivo aislamiento de las poblaciones de Fray Jorge y su posterior divergencia, ya sea pasiva y/o mediada por selección natural, de la forma ancestral habría propiciado este fenómeno de especiación. Un estudio filogenético basado en caracteres moleculares, podría sumar antecedentes para dilucidar lo ocurrido con los géneros de Geometridae asociados al bosque de olivillo, entregando información sobre el tiempo de divergencia entre los taxones en relación a los eventos de diferenciación ocurridos.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Gláucia Marconato y Fernando Navarro por los valiosos comentarios que ayudaron a mejorar el presente trabajo. Al proyecto FONDAP-FONDECYT #1501-0001; ICM P05-002; "Proyecto Instrumental Científico 2001" y Proyecto DIUC 210.113.079-1.0 de la Dirección de Investigación, de la Universidad de Concepción, por el apoyo económico de este estudio; y al proyecto FONDECYT-11080110 de CEH por el uso de la plataforma computacional de alto rendimiento para los análisis Bayesianos.

BIBLIOGRAFÍA

- BARBOSA, O. & MARQUET, P.A. 2002. Effects of forest fragmentation on the beetle assemblage at the relict forests of Fray Jorge, Chile. *Oecologia* 132: 296-306.
- BOCAZ, P. 2004. Taxonomía, Bionomía y Filogenia del género *Syncirsodes* Butler 1882 (Lepidoptera: Geometridae). Tesis de Magíster, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- BOCAZ, P. & PARRA, L.E. 2005. Revisión y binomía del género *Syncirsodes* Butler 1882 (Lepidoptera: Geometridae). *Revista Chilena de Historia Natural* 78:89-111.
- BUTLER, A.G. 1893. On a small Collection of Lepidoptera from Chili. *Annals and Magazine of Natural History* 12:457-467.
- CORNELIUS, C., COFRÉ, H. & MARQUET, P.A. 2000. The effects of habitat fragmentation on bird species in a relict temperate forest in semiarid Chile. *Conservation Biology* 14:1-11.
- DEL-VAL, E., ARMESTO, J.J., BARBOSA, O., CHRISTIE, D.A., GUTIERREZ, A.G., JONES, C.G., MARQUET, P.A. & WEATHERS, K.C. 2006. Rain forest islands in the Chilean semiarid region: fog-dependency, ecosystem persistence and tree regeneration. *Ecosystems* 9:598-608.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- GUTIÉRREZ, G.A., O. BARBOSA, C.A. DUNCAN, E. DEL-VAL., E.A. HOLLY., J.G. CLIVE., P. A. MARQUET., K.C. WEATHERS & ARMESTO, J.J. 2008. Regeneration patterns and persistence of the fog-dependent Fray Jorge forest in semiarid Chile

- during the past two centuries. *Global Change Biology* 14, 161–176.
- HUELSENBECK, J. P. & J. P. BOLIBACK. 2001. Empirical and hierarchical Bayesian estimation of ancestral states. *Systematic Biology* 50: 351–366.
- KLOTS, A.B. 1979. Lepidoptera. En: Tuxen, S.L. (ed.) *Taxonomist's glossary of genitalia in insects* (second edition): 115-130. Munksgaard, Copenhagen, Denmark.
- MÜLLER, K. 2004. PRAP - computation of Bremer support for large data sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 780–782.
- MÜLLER, K. 2005. The efficiency of different search strategies in estimating parsimony jackknife, bootstrap, and Bremer support. *BMC Evolutionary Biology* 5: 58.
- MUNDACA, E. & PARRA, L.E. 2004. Geometridae (Lepidoptera) presentes en formaciones vegetacionales de la Reserva Isla Mocha (VIII Región Chile). *Gayana* 68(1):1-8.
- NIXON, K.C. 2002. Winclada ver. 0.9.99.50.mexu (BETA). Published by the author, Ithaca, New York.
- PAGEL, M. & A. MEADE. 2004. A phylogenetic mixture model for detecting pattern-heterogeneity in gene sequence or character-state data. *Systematic Biology* 53:571–581.
- PARRA, L.E. 1999. Revision of the Neotropical genus *Psilaspilates* (Lepidoptera: Geometridae). *Annals of the Entomological Society of America*. 92(4):460-472.
- PARRA, L.E. & PASCUAL-TOCA, M. 2003. Revisión taxonómica de los géneros *Oratha* Walker 1863 y *Hasodima* Butler 1882 (Lepidoptera: Geometridae). *Revista Chilena de Historia Natural* 76(1):117-128.
- PARRA, L.E. & HERNÁNDEZ, C. 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., VILLAGRAN-MELLA, R. & MARQUET, P.A. 2009. Phylogeny of the genera *Euclidiodes* and *Hasodima* (Lepidoptera: Geometridae) and description of two new species from the Fray Jorge relict forest in northern Chile. *Zootaxa* 2273:59-68.
- PÉREZ, C. & VILLAGRÁN, C. 1994. Influencia del clima en un cambio florístico, vegetacional y edáfico de los bosques de olivillo (*Aextoxicon punctatum* R. et Pav.) de la Cordillera de la Costa de Chile: implicancias biogeográficas. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 77-88.
- SCOBLE, M.J. 1995. *The Lepidoptera: form, function and diversity*. Second Edition, The Natural History Museum & Oxford University Press. xi, 404 pp.
- SMITH-RAMÍREZ, C., ARMISTO, J.J., RODRÍGUEZ, J., GUTIÉRREZ, A.G., CHRISTIE, D. & NÚÑEZ, M. 2005. *Aextoxicon punctatum*, el tique u olivillo. En: *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile* (Eds. Smith-Ramírez C., J. J. Armesto & C. Valdovinos), pp. 278-283. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- SQUEO, F.A., ARANCIO, G. & NOVOA, J.E. 2005. Área, exposición y caracterización florística del bosque relicto de Fray Jorge, Coquimbo, Chile. En: *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile* (Eds. Smith-Ramírez C., J. J. Armesto & C. Valdovinos), pp. 121-138. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- SWOFFORD, D. L. 2002. PAUP* Beta Version. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods)*. Sunderland, MA, USA: Sinauer Associated.
- VILLAGRÁN, C. & ARMISTO, J.J. 1980. Relaciones florísticas entre las comunidades relictuales del norte Chico y la zona central con el bosque del sur de Chile. *Boletín Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 37: 87-101.
- VILLAGRÁN, C., ARMISTO, J.J., HINOJOSA, L.F., CUVERTINO, J., PÉREZ, C. & MEDINA, C. 2004. El enigmático origen del bosque relicto de Fray Jorge. En: *Historia Natural del Parque Nacional Bosque Fray Jorge* (Eds. Squeo, F.A., Gutiérrez, J.R. & I.R. Hernández), pp. 3-43. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile.
- WALL, P. K.; J. LEEBENS-MACK; K. F. MÜLLER; D. FIELD; N. S. ALTMAN & C. W. DEPAMPHILIS. 2008. PlantTribes: A gene and gene family resource for comparative genomics in plants. *Nucleic Acids Research* 36: 970–976.

Recibido: 25.08.09
Aceptado: 11.11.10