

ISSN 1315-642X

ANARTIA

Publicación del Museo de Biología de la Universidad del Zulia



Ocelote (*Leopardus pardalis*) Foto: Włodzimierz Jędrzejewski



Facultad Experimental de Ciencias
Universidad del Zulia

Junio
2019

28

ANARTIA es una revista científica que publica artículos originales, en el área de las Ciencias Naturales, editada por el Museo de Biología de la Universidad del Zulia (MBLUZ), Facultad Experimental de Ciencias, Maracaibo, Venezuela.

Serán considerados para su publicación, artículos inéditos redactados en español o inglés. La revista puede ser adquirida mediante canje con publicaciones similares y/o por compra. La tarifa es individual y varía según el costo de cada edición.

El comité editorial de *Anartia* agradece a los investigadores y especialistas nacionales y extranjeros que han sido revisores y evaluadores de los trabajos científicos publicados en este número. Las revisiones críticas de nuestros manuscritos son fundamentales para el mantenimiento de los altos patrones de calidad de la revista.

ANARTIA is a scientific journal that publishes original articles in the fields of the natural sciences, edited by the Museum of Biology of the University of Zulia (MBLUZ), Experimental Faculty of Sciences, Maracaibo, Venezuela.

Unpublished articles written in Spanish or English will be considered for publication. This journal can be acquired by exchanging similar publications and/or by purchase. Prices are individual and vary according to the cost of each edition.

The editorial board of *Anartia* thanks to all those foreign and national researchers and specialists who collaborated as manuscript reviewers for this issue. The critical reviews of our manuscripts are fundamental for keeping the high standards of quality of this journal.

Editor

Tito R. Barros

Co-Editores

Gilson A. Rivas
Rosanna Calchi

Comité Editorial

Francisco J. Bisbal
Ministerio del Poder Popular para el Ambiente, El Limón, Venezuela

Ángel Fernández
Herbario IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, Venezuela

Robert C. Jadin
University of Colorado at Boulder, Colorado, EEUU

Oscar Lasso-Alcalá
Museo de Historia Natural La Salle, Caracas, Venezuela

Aurélien Miralles
Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Francia

Walter E. Schargel
The University of Texas at Arlington, Texas, EEUU

Miguel A. Campos Torres
Facultad de Humanidades y Educación, Universidad del Zulia, Maracaibo, Venezuela

Michael Jowers
CIBIO/InBIO, Universidade do Porto, Portugal

Jorge Carrillo Briceño
Paläontologisches Institut und Museum, Universität Zürich, Suiza

Los trabajos publicados en
Anartia, aparecen referidos en:
Biological Abstracts
Zoological Record
Revenct



Universidad del Zulia

Jorge Palencia
Rector

Judith Aular de Durán
Vicerrectora académica

María Guadalupe Núñez
Vicerrectora administrativa

Marlene Primera Galué
Secretaria

Facultad Experimental
de Ciencias



Merlin Rosales
Decano

José Ortega
Director de Investigación

Esta revista fue impresa en papel
alcalino
*This publication was printed on acid-
free paper that meets the minimum
requirements of the American
National Standard for Information
Sciences-Permanence for Paper for
Printed Library Materials,
ANSI Z39.48-1984*



Esta publicación contó con auspicios
de Hall S. Dillon II, de Dorn Color,
Cleveland, Ohio, EEUU.

Fotografía:

Cunaguaro u ocelote (*Leopardus pardalis* L.) registrado con cámara trampa en el Hato Piñero, llanos venezolanos. El cunaguaro es la especie de felino más común en Venezuela. Su distribución incluye un reducido grupo de individuos en la Isla de Margarita. Esta población, y otra residente en Trinidad representan las únicas de carácter insular que se conocen. Al menos la de Margarita posee rasgos morfológicos distintivos. Por algún tiempo esta población se había creído restringida a la Península de Macanao; no obstante, la presencia de la especie también se detectó recientemente en los cerros de Paraguachoa, porción oriental de Margarita. Esta población se encuentra seriamente amenazada por diversas causas, entre ellas la pérdida de su hábitat (minería y tala), cacería de algunas de sus presas potenciales (conejos y perdices) y muerte de individuos por armas de fuego a mano de cazadores.

Foto: Włodzimierz Jędrzejewski.- Los editores.

SE ACEPTAN CANJES

Los manuscritos deben enviarse como datos adjuntos por correo electrónico a:
Tito R. Barros (tbarros@fec.luz.edu.ve) o **Gilson A. Rivas** (grivas@fec.luz.edu.ve).

Cualquier correspondencia en físico que esté relacionada con *Anartia*
también podrá dirigirse a:

ANARTIA. Universidad del Zulia, Facultad Experimental de Ciencias,
Museo de Biología de LUZ (MBLUZ). Apartado 526. Maracaibo 4011, Estado Zulia,
Venezuela. Tel. Fax ++58 0261 4127755.

Diseño de portada:
Juan Bravo
bravjuan@gmail.com

Diagramación e impresión:
Ediciones Astro Data, S.A.
edicionesastrodata@gmail.com
Maracaibo - Venezuela.

Contenido

5 Editorial

REVISIÓN

7 Cuantificando la variación de las formas: aplicaciones de la morfometría geométrica alar de Lepidoptera (Insecta)

Abimel Moreno

ARTÍCULOS

18 Impact of prey availability and competitive interactions with hunters on the ocelot *Leopardus pardalis* (Linnaeus, 1758) population in Macanao Peninsula, Margarita Island, Venezuela

María Abarca, Jon Paul Rodríguez, Margarita Lampo
& Włodzimierz Jędrzejewski

26 Generic reassignments of satyrine butterflies from Colombia and Venezuela (Lepidoptera: Nymphalidae)

M. Gonzalo Andrade-C., Ángel L. Vilorio, Efraín R. Henao-Bañol
& Jean-François Le Crom

SELECCIÓN DEL EDITOR

47 Ostras comestibles (Mollusca, Bivalvia) de las costas marítimas de Venezuela

Oliver Macsotay

RESEÑA HISTÓRICA

82 Karl Peter Trebbau Millowitsh, educador ambiental y creador de zoológicos. Una breve biografía y bibliografía comentada

Gilson A. Rivas & Jorge M. González

NOTAS

92 Primer registro del ecotipo oceánico de delfín nariz de botella *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821) en Venezuela

Sergio Cobarrubia-Russo, Manuela Gómez, Cassandra Pereira,
Alimar Molero-Lizarraga & Beatriz López-Sánchez

-
- 94 Primer registro de depredación de *Mannophryne vulcano* (Amphibia, Anura) por el cangrejo de agua dulce *Rodriguezus iturbei* (Crustacea, Brachyura) en Venezuela

Beatriz López-Sánchez, Cassandra Pereira
& Enrique Quintero-Torres

RECENSIONES

- 98 *Leenders, Twan*: Amphibians of Costa Rica. A field guide

César L. Barrio-Amorós

- 103 *Rivas, Gilson A., Mayke de Freitas, Hinrich Kaiser, César L. Barrio-Amorós & Tito R. Barros*: Amphibians of the Península de Paria: a pocket field guide

John D. Lynch

- 104 *Aguilera Socorro, Orangel Antonio*: Peces fósiles del Caribe de Venezuela. Venezuelan fossil fishes from the Caribbean

Ángel L. Viloría

- 106 *Sánchez-Villagra, Marcelo R. (ed.)*: Venezuela paleontológica. Evolución de la biodiversidad en el pasado geológico

Ángel L. Viloría

OBITUARIO

- 108 Lazare Botosaneanu: 1927-2012

Ángel L. Viloría

- 113 Instrucciones a los Autores

Editorial

Anartia apareció en 1988 como un folleto de carácter ocasional que serviría principalmente de alternativa para difundir localmente el trabajo científico del personal asociado al Departamento de Biología de la Facultad Experimental de Ciencias de esta Universidad del Zulia. Durante 17 años se mantuvo de esta manera, y se publicaron 19 números hasta el año 2005. Más tarde, en el 2009, *Anartia* cambió a un formato de mayor dimensión, pero manteniendo su condición monográfica, de un artículo por revista y número. Se dio entonces más cabida a autores provenientes de otras instituciones y ámbitos. Un cambio trascendental ocurrió durante el 2012 cuando la publicación, volviendo al formato de un octavo, adquirió el verdadero diseño de revista científica recabando una colección de artículos por número, y estrenando portada ilustrada a color. Esta transformación la hizo más atractiva y la sintonizó con los modelos de publicación periódica universalmente aceptados en el mundo científico, y por lo tanto abiertos a un público más amplio. Con este último tamaño de 15×10 cm aparecieron cinco ediciones entre 2012 y 2018, por lo que naturalmente fue adquiriendo también su periodicidad anual.

El equipo editorial de *Anartia* ha decidido en 2019 realizar un nuevo esfuerzo de trabajo para cambiar el estilo de su diagramación, no sólo con la intención de hacerla más inclusiva y satisfacer la demanda de un número cada vez más grande de autores, sino también para expandir su capacidad informativa, permitiendo con su conversión al tamaño carta, la posibilidad de incluir más artículos por cada número y admitir textos de mayor longitud. El tamaño carta es más amigable y económico para el manejo gráfico de los archivos electrónicos que van a publicación temprana en línea y también para la impresión individual de artículos por parte de los lectores. En lo operativo la revista número 28 ha designado tres nuevos miembros en su comité editorial, que a su vez enriquecen con sus especialidades profesionales las posibilidades de trabajo del propio comité.

Se han publicado hasta el 2018, 61 artículos que involucran 98 autores. Veintinueve especies animales (9 mariposas, 4 escarabajos, 5 arañas, un escorpión, 6 cangrejos, dos peces, una rana y una serpiente) y cuatro géneros de arác-

nidos han sido descritos en sus páginas. Los temas tratados en sus artículos incluyen aspectos zoológicos, ecológicos, de botánica, paleontología, ficología, conservación, antropología e historia de las ciencias, entre otros.

Este número abre con la revisión de un tema de actualidad en muchos campos de la biología, la morfometría geométrica. La misma se enfoca con detalle en la cuantificación de la variación de la forma de las alas de las mariposas y otros lepidópteros. Entre los artículos que ofrecen resultados de investigación científica original se ha incluido un estudio sobre la relación depredador-presa en el caso de pequeños felinos en la isla de Margarita donde nosotros los seres humanos entramos en franca competencia por la presión de cacería, muchas veces ilegal, sobre las mismas presas de estos mamíferos dramáticamente amenazados. Sin duda las poblaciones insulares del ocelote venezolano, por ser casi desconocidas, son dignas de mejores programas educativos y de conservación.

El trabajo sobre mariposas de Colombia y Venezuela revela un nuevo empuje organizativo en el que se encuentra la alta sistemática entomológica. Varios especialistas de estos dos países reclasifican una serie de mariposas satíridas, erigiendo para ellas cuatro géneros en los cuales reposicionan diez especies previamente descritas. Una revisión taxonómica que será de consulta obligatoria entre los numerosos especialistas que hoy existen para este carismático grupo animal.

En la segunda ocasión de escoger un manuscrito inédito, sección que denominamos "Selección del Editor", incluimos a continuación un artículo que cataloga las especies de ostras comestibles de las costas de Venezuela del paleontólogo y malacólogo Oliver Macsotay, emérito investigador de notable trayectoria científica, quien mantenía este documento celosamente guardado, después de haber invertido en él largo tiempo y gran esfuerzo en campo y laboratorio. El editor le agradece públicamente haber escogido este medio para su oportuna publicación.

En vista de la necesidad de difundir conocimiento sobre el desarrollo histórico de las ciencias naturales, y dada la contagiosa proclividad a este tema de quienes escriben para las páginas de *Anartia*, se ha fundado en esta entrega

la sección “Reseña Histórica”, un espacio para desarrollar temas de historia de las ciencias y rendir tributo a sus protagonistas. Se despliega aquí un trabajo sinóptico sobre el zoólogo, educador y divulgador científico Pedro Trebbau y su obra pionera en Venezuela. Sin temor a equivocarnos es Trebbau uno de los instauradores de la conservación de la fauna silvestre y un entusiasta con madera de actor cinematográfico que logró los primeros programas educativos para el conocimiento y preservación de la fauna silvestre en Venezuela, así como la difusión y desarrollo de modernas ideas sobre el Zoológico y su función como institución civil para la investigación y la educación.

Como notas cortas de interés se presentan hoy dos colaboraciones importantes; una es la novedosa reseña del ecotipo oceánico de una especie de cetáceo en las costas venezolanas, y la segunda es el reporte de la interacción depredador-presa entre una especie de cangrejo dulceacuícola y una rana al norte de nuestro país.

Cuatro documentos han sido objeto de nuestras reseñas, dos referentes a la paleontología del territorio venezolano y otros dos dedicados a la herpetología, uno de estos últimos se trata de un vistoso desplegable sobre las ranas de la Península de Paría en el oriente de Venezuela y el otro es un libro sobre los anfibios de Costa Rica. Quienes hacen estas reseñas son lectores calificados por lo que redundaría añadir otros comentarios.

Esta edición de *Anartia* se ha publicado en un contexto socioeconómico y político difícil, el cual ha superado nuestras expectativas de país. Las condiciones precarias en las que persiste la Universidad del Zulia no se reflejarán en la revista, por cuanto el esfuerzo para seguir a flote, límite en nuestras propias capacidades, ha hecho necesario sustraernos en cuerpo y alma de una realidad poco menos que desoladora. *Anartia* sigue ilesa, producto del rescate y cuidado que hacen, con dedicación, fe y no pocas gestiones fuera del ámbito universitario, los miembros de su Comité Editorial, a quienes debemos profundo agradecimiento.

Queremos también honrar a la señora Neva Mora, nuestra impresora desde 1988, y a su equipo de trabajo en Ediciones Astrodata, en el que destaca María Eugenia Andara. Su energía y su fuerza, acantonadas en conocimientos de filosofía oriental, nos han permitido conectarnos y crear una alianza imperdible para seguir creando esta revista. Ellas no sólo son motivación para nuestra actividad sino también luces brillantes que sobreviven la ofensa histórica y alumbran la esperanza de un momento mejor en la Maracaibo claroscuro y solitaria del 2019. La alianza con Astrodata ha resultado cabalística para el destino de *Anartia*.

Gilson Rivas & Tito Barros

Cuantificando la variación de las formas: aplicaciones de la morfometría geométrica alar de Lepidoptera (Insecta)

Abimel Moreno^{1,2}

¹Museo del Instituto de Zoología Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay, Edo. Aragua, Venezuela.

²Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), km 11 carretera Panamericana, Altos de Pipe, Edo. Miranda, Venezuela.

Correspondencia: abimoreno16@gmail.com

(Recibido: 24-07-2018 / Aceptado: 15-01-2019)

INTRODUCCIÓN

En biología muchas preguntas están relacionadas con la forma, entre los aspectos que pueden ser abordados mediante el estudio de esta se incluyen: adaptación de estructuras a factores geográficos o condiciones ambientales locales, cambios de la forma durante el desarrollo ontogenético, naturaleza y origen del polimorfismo (dimorfismo sexual y otros polimorfismos dentro de las poblaciones), taxonomía (asignación de individuos a los taxones, diferencias dentro y entre diferentes taxones), enfermedades y diversificación evolutiva (Marcus 1990, Zelditch *et al.* 2004). En este sentido, la existencia de técnicas para describir y comparar formas es fundamental. Inicialmente, la clasificación taxonómica de los organismos y el entendimiento de muchos procesos biológicos, se basaron en la descripción de la morfología (Adams *et al.* 2004). A principios del siglo XX la biología comparada empezó su transición de un campo descriptivo a una ciencia cuantitativa, en la que el análisis morfológico tuvo una similar revolución cuantitativa (Adams *et al.* 2004, Benítez & Püschel 2014).

La morfometría es el estudio cuantitativo de las formas biológicas y su covariación con otras variables (Adams *et al.* 2004, Webster & Sheets 2010). Para Bookstein (1982) es la fusión empírica de la geometría y la biología. Tradicionalmente estuvo basada en la aplicación de análisis estadísticos univariados y multivariados a medidas de grupos de variables como distancias lineales entre dos puntos anatómicos (largo, ancho y alto), proporciones y ángulos (Adams *et al.* 2004, Dujardin 2011); enfoque que en la actualidad se conoce como morfometría tradicional (MT).

Recientemente, avances teóricos y computacionales han cambiado el enfoque de los procedimientos morfométricos al análisis de coordenadas cartesianas de puntos anatómicos (hitos) que definen las formas bajo estudio (Slice 2007, Dujardin 2011). Este nuevo enfoque, denominado morfometría geométrica (MG), requiere de técnicas rigurosas basadas en una teoría matemática coherente capaz de capturar la información geométrica de las formas, ofreciendo análisis robustos, completos y concisos, además de herramientas gráficas para la cuantificación y visualización de la variación morfológica intra e interespecífica (Slice 2007, Benítez & Püschel 2014).

La morfología de las alas de los insectos ha sido ampliamente utilizada en estudios taxonómicos, ecológicos y evolutivos (Hernández *et al.* 2010); estas representan excelentes modelos para el estudio de la variación morfológica por varias razones. Algunas de ellas están relacionadas con los métodos en MG, otras con los diversos problemas que pueden ser abordados mediante el estudio de la morfología de las alas dada su importancia en una gran variedad de aspectos de la vida de los insectos, tales como dispersión, búsqueda de pareja, mecanismos de defensa, búsqueda de alimentos y regulación térmica (Hernández *et al.* 2010). Adicionalmente, el proceso de su desarrollo está bien estudiado y tanto su tamaño como su forma son características de alta plasticidad (Soto *et al.* 2008).

El análisis de la forma del ala de los insectos mediante MG ha sido muy utilizado en especies de importancia médica para la discriminación e identificación de especies (Calle 2008), en estudios de la variabilidad intraespecífica asociada a diferentes condiciones ambientales (Prudhomme *et al.* 2016), estructuración espacial de poblaciones

(Schachter-Broide *et al.* 2004) y filogenia (Soto-Vivas *et al.* 2011). Adicionalmente se ha utilizado como un indicador de estrés ante cambios ambientales mediante estudios de inestabilidad del desarrollo, usando como medida la asimetría fluctuante (Dujardin 2008, Soto *et al.* 2008; Sanzana *et al.* 2013).

En el caso del orden Lepidoptera, a pesar de ser conocido por su gran diversidad en la morfología de las alas, existen pocos estudios de este tipo, los cuales están centrados principalmente en el estudio de la variación intraespecífica (plasticidad fenotípica) y el dimorfismo sexual (Zhong *et al.* 2016). El objetivo de la presente revisión es dar una visión general sobre el uso de la MG en el estudio de las alas de lepidópteros en diferentes contextos; destacando la utilidad de estos métodos en la resolución de problemas en los que la morfología tiene un papel importante. Organización del texto: se presenta una muy breve introducción a la MG (para mayor detalle ver Bookstein 1996, Zelditch 2004, Slice 2007, Toro *et al.* 2010, Klingenberg 2015, Gunz & Mitteroecker 2013), seguida de una discusión sobre la utilidad y ventajas del uso del ala de los insectos en este tipo de estudios, finalmente se presentan y discuten algunos ejemplos de la aplicación de la MG del ala en el estudio de la biología y ecología de lepidópteros.

MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA

La MG consiste en la caracterización de las formas en términos de las coordenadas cartesianas de puntos anatómicos de referencia (“*hitos*”). Si una configuración de hitos cubre la mayoría de las partes anatómicas más importantes en una estructura, la posición relativa de los hitos puede proveer una caracterización razonable de la forma de la estructura analizada (Klingenberg 2015). Se reconocen dos enfoques conceptual y estadísticamente separados (Dujardin *et al.* 2014): 1) MG de hitos discretos, basada en la posición relativa de hitos “verdaderos” y 2) MG de contornos, la cual consiste en capturar los contornos de las formas a través de una secuencia de “*pseudo-hitos*”. Los hitos verdaderos son considerados geométrica y/o anatómicamente homólogos. Varios niveles de homología han sido reconocidos con base en la precisión con la que un hito puede ser localizado en cada individuo (hitos tipo I, II y III definidos por Bookstein 1991, citado por Zelditch *et al.* 2004, Dujardin *et al.* 2014).

Un tipo especial de hitos llamados “*semi-hitos deslizantes*”, permiten la caracterización de líneas o contornos entre dos hitos verdaderos; estos difieren de los pseudohitos, los cuales también describen contornos pero no dependen de la presencia de hitos verdaderos (Dujardin *et al.* 2014). Existen una serie de herramientas que permiten analizar

hitos, semihitos y pseudohitos, las cuales difieren en los detalles de cómo la geometría del objeto es representada matemáticamente. No obstante, la mayoría de los métodos transforman los puntos y contornos en “coordenadas de la forma”, las cuales son variables que pueden ser analizadas mediante procedimientos estadísticos convencionales (Lawing & Polly 2010).

El enfoque más común en la literatura es el uso de hitos discretos alineados mediante un Análisis Generalizado de Procrustes (AGP). El objetivo del AGP es eliminar la información no inherente a la forma (localización, escala y orientación), buscando la correspondencia de hitos homólogos entre las múltiples configuraciones y una configuración promedio o consenso, de manera que sólo queden las diferencias que no pueden ser removidas, sin importar el alineamiento que se haga entre configuraciones (Zelditch *et al.* 2004, Klingenberg 2015). Este procedimiento se lleva a cabo en tres pasos. En primer lugar, se escalan todas las configuraciones a un mismo tamaño. La medida de tamaño utilizada es el tamaño centroide, la raíz cuadrada de la sumatoria de las distancias entre los hitos y su centro de gravedad (el centroide, definido por los promedios de las coordenadas). Seguidamente se trasladan las configuraciones a un centro de gravedad común, y finalmente se rotan para minimizar la suma de las desviaciones al cuadrado entre hitos homólogos.

Luego del AGP, las coordenadas alineadas, llamadas coordenadas de Procrustes, describen la localización de cada espécimen en un espacio curvo conocido como el espacio de la forma de Kendall (para una descripción más detallada de los espacios morfométricos ver Zelditch *et al.* 2004). El espacio de Kendall para un número particular de hitos es un espacio multidimensional en el cual cada forma posible está representada por un punto y las distancias entre puntos son las distancias de Procrustes (la raíz cuadrada de la sumatoria de las desviaciones al cuadrado entre hitos homólogos) (Zelditch *et al.* 2004). Es un espacio complejo, sin embargo, la mayoría de los análisis no se llevan a cabo en él, ya que es posible aproximar localmente el espacio de Kendall por un espacio tangente lineal, en el cual se pueden realizar cualquier tipo de análisis estadísticos multivariados (Klingenberg 2015).

¿POR QUÉ EL ALA DE LOS INSECTOS COMO OBJETO DE ESTUDIO?: VENTAJAS DE SU USO EN MG

Las alas de los insectos son consideradas un objeto de estudio sumamente atractivo. En Pterygota, comportamientos relacionados con la reproducción, la localización de sitios de oviposición y alimentación, así como la evasión de depredadores son dependientes de la eficiencia y

habilidad en el vuelo (Breauker *et al.* 2010; Hernández *et al.* 2010). Es de esperarse por ende que el diseño de la morfología funcional del vuelo en insectos alados se encuentre bajo fuertes presiones selectivas. De manera que el estudio de la variabilidad encontrada en la forma de estas estructuras puede proveer información sobre relación entre dicha variación y limitaciones funcionales o filogenéticas (Ferreira 2014).

Genéticamente, el ala exhibe una alta heredabilidad en la naturaleza, siendo su tamaño generalmente asociado con el tamaño del cuerpo y la conformación con la habilidad de vuelo (Obando 2011). El estrés ambiental puede afectar la expresión del genoma, especialmente en las alas, las cuales exhiben un grado de variabilidad considerable a nivel intra e interespecífico (Bai *et al.* 2015). En este sentido, las alas representan excelentes modelos para el estudio de procesos genéticos y del desarrollo, que, en conjunto con procesos ecológicos y evolutivos, moldean las variaciones morfológicas observadas en las poblaciones naturales (Bai *et al.* 2015). En la morfología del ala, tanto la conformación como el tamaño pueden ser usados como indicadores de cambios cuando está expuesta a diferentes condiciones ambientales (Hernández, 2010).

Por otra parte, las alas constituyen estructuras ideales para el análisis morfogeométrico. Los puntos donde las venas se encuentran con el borde del ala y las intersecciones entre venas (Fig. 1) representan hitos anatómicos que satisfacen los mejores criterios de escogencia (Breuker *et al.* 2010, Obando 2011). Dadas las características del desarrollo del ala, estos puntos satisfacen el criterio de homología, además pueden ser fácilmente localizados en distintos especímenes, disminuyendo el error del observador en el proceso de digitalización. Al ser el ala una estructura plana, todos los hitos yacen en un mismo plano y en la mayoría de los casos, se cuenta con un buen número de hitos que pueden ser escogidos, de manera que la configuración diseñada provea una cobertura adecuada de la forma del ala.

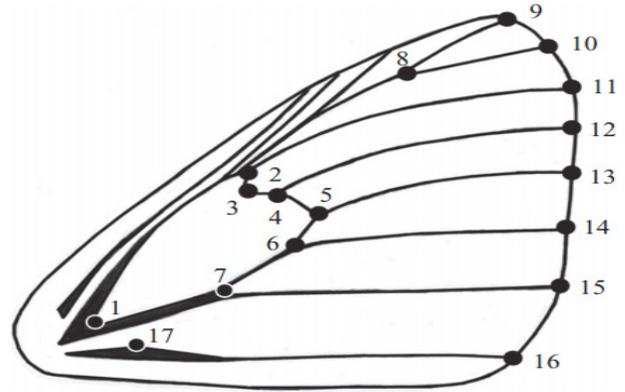


Figura 1. Posición de 17 hitos anatómicos en el ala derecha de *Auca coctei* (Nymphalidae) (Sanzana *et al.* 2013).

MG EN ALAS DE LEPIDOPTERA

La figura 2 muestra las familias que han sido objeto de estudio en este tipo de trabajos. De 15 familias, sólo cuatro corresponden a mariposas (Nymphalidae, Pieridae, Papilionidae y Lycaenidae), siendo la familia Nymphalidae la más estudiada. En el caso de las polillas, se ha estudiado un mayor número de familias. En relación a los aspectos metodológicos, sólo cinco trabajos utilizaron el enfoque de contornos (Albutra *et al.* 2012, Jones *et al.* 2013; Pecháček *et al.* 2014, Chávez & Cruz, 2016, Zhong *et al.* 2016), el resto utilizaron MG de hitos discretos. En todos los casos se utilizó como método de superposición el AGP.

La mayor parte de estos trabajos están enfocados en ciertos aspectos ecológicos y evolutivos (Fig. 3), e incluyen el uso de la asimetría fluctuante como medida de la inestabilidad del desarrollo ante el estrés ambiental (Hoffmann *et al.* 2002, Habel *et al.* 2012a, Habel *et al.* 2012b, Benítez *et al.* 2015, Juhász *et al.* 2016), el estudio de la variabilidad fenotípica intraespecífica asociada a diversos factores bióticos y abióticos, como el dimorfismo sexual (Zahiri *et al.*

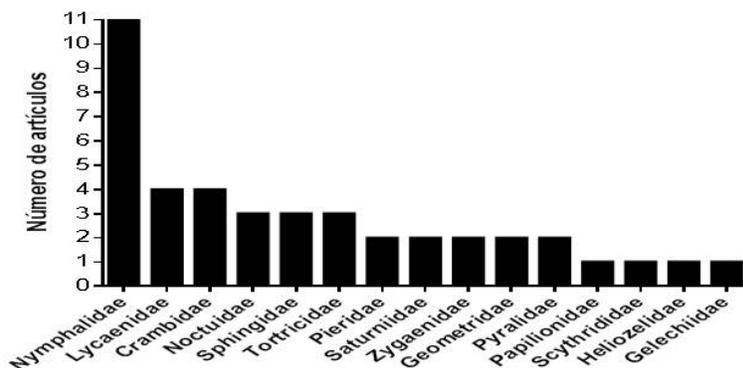


Figura 2. Número de artículos publicados por familia.

2006, Mozaffarian *et al.* 2007a, Mozaffarian *et al.* 2007b, Breuker *et al.* 2007, Oliveira 2008, Breuker *et al.* 2010, Hernández *et al.* 2010, Khiaban *et al.* 2010, Benítez *et al.* 2015, Jorge *et al.* 2011, Khaghaninia *et al.* 2011, Obando 2011, Albutra *et al.* 2012, Garzón 2012, Habel *et al.* 2012a, Habel *et al.* 2012b, Sanzana *et al.* 2013, Jones *et al.* 2013, Bereczki *et al.* 2014, Berns 2014, Khaghaninia *et al.* 2014, Jeratthitikul *et al.* 2014, Pecháček *et al.* 2014, Bai *et al.* 2015, Ferreira *et al.* 2015, Torres *et al.* 2015, Juhász *et al.* 2016), la caracterización de la variación morfológica dentro de un taxón específico y sus implicaciones ecológicas (Céspedes *et al.* 2014, Zhong *et al.* 2016) y el estudio de patrones filogeográficos (Dincă *et al.* 2011, Von Reumont *et al.* 2011).

Un pequeño número de trabajos se centran en la delimitación de taxones (Roggero & Passerin 2005, Mutanen *et al.* 2007, Nath & Devi 2009, Knurek 2010, Barão *et al.* 2014, Cañas-Hoyos *et al.* 2014, Ferreira 2014, Jeratthitikul *et al.* 2014, Chávez & Cruz 2015, Pzrzybytowicz *et al.* 2015). En las siguientes secciones se presentan los distintos usos que se la ha dado a la MG alar de lepidópteros.

INESTABILIDAD DEL DESARROLLO Y ASIMETRÍA

La Estabilidad del Desarrollo (ED) hace referencia a las capacidades intrínsecas de un individuo para resistir perturbaciones durante su desarrollo, se define como la capacidad de un organismo para producir un fenotipo predeterminado por un diseño corporal adaptativo que ha sido modelado por condiciones genéticas y ambientales específicas (Benítez & Parra, 2011, Benítez & Püschel 2014, Benítez *et al.* 2015). Por el contrario, la tendencia de un sistema de desarrollo a producir cambios morfológicos en respuesta a perturbaciones aleatorias se denomina Inestabilidad del Desarrollo (ID) o Ruido del Desarrollo (RD) (Benítez & Parra 2011, Benítez *et al.* 2015). Estos conceptos han sido utilizados para evaluar la respuesta fenotípica ante el estrés ambiental, siendo la Asimetría Fluctuante (AF) la medida más utilizada para estimar la ID (Benítez & Püschel 2014, Benítez *et al.* 2015).

El principio subyacente en el uso de la AF como medida de la ID es que los lados de un organismo con simetría bilateral pueden ser vistos como réplicas independientes de un mismo desarrollo, es decir, los factores determinantes del desarrollo del lado I y D son idénticos, de esta manera, es esperable que en condiciones ideales exista una simetría perfecta (Benítez & Parra 2011, Benítez & Püschel 2014, Benítez *et al.* 2015). No obstante, los procesos del desarrollo no son enteramente determinísticos, por el contrario, tienen un componente inherente de variación aleatoria,

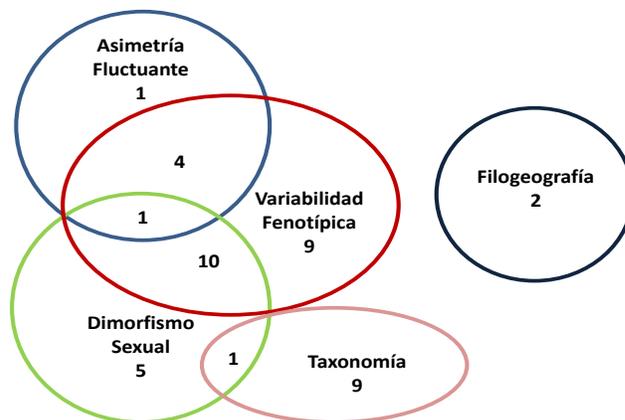


Figura 3. Número de artículos publicados por tópico entre los años 2002 y 2016. De una búsqueda en Google Académico con la combinación de palabras clave “*geometric morphometrics moths and butterflies wings*”, se obtuvieron 32 artículos sobre MG en alas de lepidópteros. Con base en lo obtenido en la primera búsqueda se utilizaron adicionalmente las siguientes combinaciones de palabras clave: “*geometric morphometrics fluctuating asymmetry Lepidoptera*”, “*geometric morphometrics phenotypic plasticity Lepidoptera*”, “*geometric morphometrics species delimitation Lepidoptera*” y “*shape variation Lepidoptera*”, obteniéndose 10 artículos adicionales.

por lo que la expresión de una característica morfológica que se espera, en promedio, sea expresada de cierta manera, bajo el control de un genoma particular, bajo condiciones ambientales particulares y para el lado del cuerpo en cuestión, puede sufrir desviaciones en mayor o menor grado respecto a lo esperado (Klingerberg 2015).

Las desviaciones antes mencionadas, por lo general, ocurren diferencialmente en cada lado del cuerpo, dando lugar a cierto grado de asimetría. La tendencia de las diferencias I-D a estar desviadas de cero se conoce como Asimetría Direccional (AD) (Fig. 4b), el desarrollo diferencial de una característica morfológica sobre los lados I y D; el componente aleatorio o residual de la asimetría es la AF (Fig. 4), la cual hace referencia a pequeñas desviaciones de un “fenotipo ideal” respecto al desarrollo simétrico de características morfológicas (Swaddle 2003, Klingenberg 2015).

En relación a los aspectos metodológicos involucrados en el estudio de la asimetría, cabe destacar que las alas son estructuras con simetría coincidente, es decir, están presentes como dos copias separadas, una a cada lado del cuerpo. En este contexto, las herramientas de MG son empleadas de una manera bastante sencilla, se refleja la configuración de hitos de uno de los lados de manera que las configuraciones coincidan, manifestándose la asimetría como las diferencias en las configuraciones de las copias izquierda

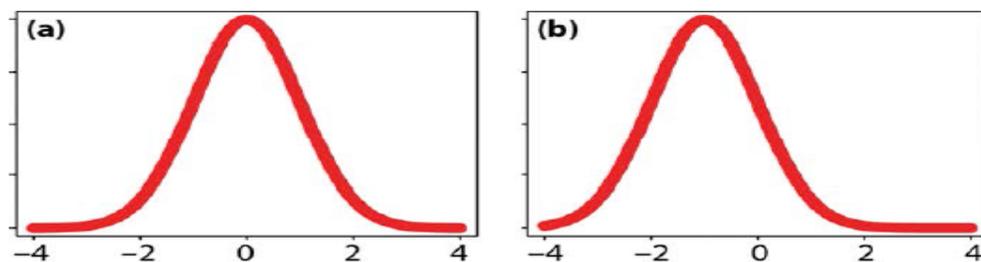


Figura 4. Distribuciones de frecuencia de las diferencias I-D para: a) Asimetría fluctuante “pura”, las diferencias I-D siguen una distribución en forma de campana con media cero. b) Asimetría direccional y asimetría fluctuante, las diferencias I-D están distribuidas alrededor de una media diferente de cero, indicando asimetría direccional. La dispersión de las diferencias I-D individuales alrededor de esta media es la asimetría fluctuante. Las unidades en los ejes son arbitrarias (Klingenberg 2015).

y derecha (Klingenberg & McIntyre 1998; Klingenberg 2015). Las diferencias son puestas a prueba mediante un ANOVA de Procrustes (Klingenberg & McIntyre 1998); el modelo considera la identidad de los especímenes como un factor de efectos aleatorios y a los lados (I-D) como un factor de efectos fijos. Los efectos principales del primero denotan la variación individual, mientras que los efectos principales del factor “lado” expresan AD. Por su parte, la interacción “lado x espécimen” serviría como una medida de AF, esto es, las desviaciones de cada asimetría individual del promedio total de asimetría en la forma bajo estudio (Klingenberg & McIntyre 1998).

La AF ha sido ampliamente utilizada como medida de inestabilidad del desarrollo, no obstante existe una creciente evidencia de que esta no es un indicador consistente de estrés (Juhász *et al.* 2016). Existe una gran cantidad de factores genéticos y ambientales que pueden incrementar el ruido en el desarrollo y la asimetría, y claramente no existe una relación directa entre asimetría, genética y estrés ambiental; la asimetría en una característica puede resultar de factores diferentes a los que causan asimetría en otra característica (Swaddle 2003). Si bien la MG ha resultado una herramienta poderosa en la detección de AF en lepidópteros, los resultados obtenidos no son esclarecedores respecto a su relación con factores ambientales estresantes.

Por ejemplo, Juhász *et al.* (2016) no encontraron evidencia de que una mayor variabilidad en factores climáticos produzca mayores niveles de AF en las alas de la mariposa *Melitaea athalia* Rottentburg (Nymphalidae). De manera similar, el grado de aislamiento de una población, no parece tener efectos sobre el grado de AF observado en las alas de *Parnassius apollo* Linnaeus (Papilionidae) (Habel 2012a). Así mismo, Hoffman *et al.* (2002) no encontraron un aumento de la AF en grupos de *Helicoverpa punctigera* Wallengren (Noctuidae) sometidos a estrés por bajas temperaturas y aplicación de pesticida. En contraste, existen diferencias en los niveles de AF encontrados en

el ala anterior de la polilla Neotropical *Macaria mirthae* Parra & Hausmann (Geometridae) asociada a dos hospederos diferentes (Benítez *et al.* 2015). Esta polilla es nativa del norte de Chile y se alimenta preferencialmente de la fabácea *Acacia macrarantha* Willd (Fabaceae), observándose un cambio de hospedero hacia la especie introducida *Leucaena leucocephala* De Wit (Fabaceae). Los niveles de AF encontrados resultaron mayores en las poblaciones que se alimentan de la especie exótica, lo cual sugiere la menor calidad de *L. leucocephala* como hospedero para el desarrollo larval de la especie (Benítez *et al.* 2015).

VARIABILIDAD FENOTÍPICA

La variación morfológica es un tema de interés en ecología y evolución. Las diferencias fenotípicas de los organismos son consideradas como una respuesta a cambios ambientales interactuando con la variabilidad genética (Obando 2011). Dentro de los aspectos estudiados mediante la MG alar de lepidópteros, el estudio de la variabilidad fenotípica ha recibido una atención considerable en comparación con otro tipo de estudios, proporcionando evidencia sobre una variabilidad morfológica intraespecífica en respuesta a diferencias en diversos factores bióticos y abióticos (Khaghaninia *et al.* 2014). La MG ha sido de gran utilidad en detectar y describir cuantitativamente esta variación morfológica presente en poblaciones, así como indagar sobre el origen, la naturaleza y los factores que alteran los patrones de dicha variabilidad.

Se han encontrado diferencias en la forma y tamaño del ala entre poblaciones de la misma especie atribuidas a factores ambientales como la latitud, altitud, temperatura y la velocidad del viento. Sanzana *et al.* (2013) encontraron una correlación negativa entre el tamaño centroide (TC) del ala de *Auca coctei* Guérin (Nymphalidae) y la latitud; al estar relacionado el tamaño del ala con el tamaño del animal, puede decirse que se presenta en el caso de esta

especie un situación inversa a lo establecido por la ley de Bergmann en homeotermos. La altitud resultó ser la única variable que afectó significativamente las variables morfológicas del ala de *Tecia solanivora* Povolny (Gelechiidae) (Hernández *et al.* 2010), estando asociadas las polillas de mayor tamaño a mayores altitudes. De manera similar, Juhász *et al.* (2016) encontraron una correlación positiva entre la temperatura y el TC en *M. athalia*.

Khaghaninia *et al.* (2014) describieron diferencias morfométricas estacionales en las alas de *Cydia pomonella* Linnaeus (Tortricidae). Las alas anteriores son más cortas y estrechas y las posteriores largas y amplias en la forma de invierno en comparación con la forma de verano, estas diferencias resultaron más conspicuas en hembras, las cuales, en esta especie, al parecer son más efectivas en la dispersión. Según estos autores, la conformación del ala encontrada en la forma de invierno es más adecuada para el vuelo en condiciones extremas. En relación a este último punto, las alas de *C. pomonella* en regiones con altas velocidades del viento presentó una forma similar a la descrita anteriormente (Khaghaninia *et al.* 2011).

Bai *et al.* (2015) evaluaron la variación de la forma del ala en 15 poblaciones de *Pieris rapae* Linnaeus (Pieridae) en relación con la heterogeneidad ambiental presente en las montañas Qinling (China). Un análisis de variantes canónicas dividió a las poblaciones en dos grandes grupos, un grupo sur y un grupo norte, representando las montañas Qinling el límite entre ambos, lo cual demuestra el papel de estas montañas como una barrera que ha causado una fragmentación intraespecífica. Adicionalmente, un análisis de agrupamientos (“cluster”) dividió a las poblaciones en cuatro grupos, los cuales son consistentes con los cuatro tipos de ambiente principales en la zona. Las diferencias en la forma del ala mostraron una alta correlación con la distancia geográfica, mientras más pequeña la distancia entre poblaciones, menores diferencias entre estas. De manera similar, Mozaffarian *et al.* (2007b), encontraron una correlación entre las distancias morfológicas y geográficas en las poblaciones iraníes de *Ectomyelois ceratoniae* Zeller (Pyrilidae).

Otro factor cuyo efecto sobre la morfometría alar ha sido estudiado es la planta hospedera. Las hembras de *Neoleucinodes elegantalis* Gueneé (Crambidae) presentaron diferencias en la conformación del ala en relación a sus dietas con solanáceas silvestres y cultivadas (Obando 2011). Khiaban *et al.* (2010) encontraron diferencias en la forma y el tamaño del ala anterior de *Helicoverpa armigera* Hübner (Noctuidae) entre poblaciones asociadas con tomate, algodón, maíz y garbanzo.

La varianza en la forma y tamaño del ala y su relación con factores bióticos ha recibido una menor atención. Breuker

et al. (2007) encontraron que la relación entre la forma del ala y la dispersión es específica del sexo en *Melitaea cinxia* Linnaeus (Nymphalidae), solo en las hembras se presentaron diferencias en los individuos que se dispersaban y los que no. Jones *et al.* (2013) encontraron una variación considerable en la forma del ala de distintos morfotipos de *Heliconius numata* Cramer (Nymphalidae), una especie que mimetiza los patrones de coloración de varias especies del género *Melinaea* Hübner (Nymphalidae). Las diferencias observadas fueron más conspicuas entre los morfotipos f. *silvana* y f. *elegans*, observándose un paralelismo con las diferencias observadas entre las respectivas especies de *Melinaea* que estos morfotipos imitan, sugiriendo una posible variación en la forma asociada al mimetismo (Jones *et al.* 2013).

Estudios sobre la variabilidad fenotípica se ha realizado también a nivel interespecífico. Zhong *et al.* (2016) cuantificaron la variación en tamaño y forma del ala posterior en 76 especies de Saturniidae distantemente relacionadas. La forma del ala posterior en Saturniidae es altamente variable y tiene implicaciones en la ecología de las especies, especialmente en la interacción depredador-presa. En el estudio se incluyeron 52 géneros en 5 subfamilias con un amplio rango geográfico. Se distinguieron seis grupos morfológicos que no siguen las relaciones filogenéticas de las especies, lo que sugiere una evolución convergente en la forma del ala posterior; estos grupos se presentaron en un gradiente que va desde alas relativamente pequeñas y redondeadas hasta alas grandes con colas largas y delgadas. Se cree que estas colas tienen una función anti-depredadores, al parecer estas colas largas hacen parecer al individuo de mayor tamaño ante el mecanismo de ecolocación de los murciélagos (Janzen 1984, citado por Zhong *et al.* 2016).

Por su parte, Céspedes *et al.* (2014) indagaron sobre la correspondencia entre la forma del ala y los comportamientos de vuelo observados en 21 especies de Haeterini (Nymphalidae, Satyrinae). En las especies incluidas en el análisis estuvieron representados los cinco géneros de la tribu, los cuales presentan diferencias en la altura y comportamiento del vuelo; cuatro géneros planean cerca del suelo y un género aletea muy por encima del nivel del suelo. Se encontró una segregación entre “planeadoras” y “no planeadoras”, siendo los patrones de variación observados congruentes con la aerodinámica de animales en “efecto suelo”.

DIMORFISMO SEXUAL

Las diferencias en caracteres morfológicos entre sexos es un fenómeno común dentro del reino animal, siendo uno de los aspectos más conspicuos el tamaño corporal (Bení-

tez 2013). En insectos, por lo general las hembras son más grandes que los machos, lo cual les da ventajas adaptativas como una mayor fecundidad y mejor cuidado parental. No obstante, en algunos casos los machos son más largos pero tienen menor masa relativa (Benítez 2013). Por otra parte, es muy frecuente que las diferencias entre sexos no sean tan obvias o los individuos sean muy pequeños, lo cual implica que la determinación del dimorfismo sexual en grupos de insectos requiere de técnicas de medida mucho más complejas, como es el caso de la MG (Benítez 2013). Diferencias en la morfología del ala entre sexos de una misma especie, puede ser un reflejo de diferencias en la capacidad de vuelo, lo cual podría tener mucho significado, por ejemplo, en el monitoreo y control de especies plaga (Albutra *et al.* 2012).

Se han detectado diferencias entre sexos en la conformación del ala de las especies *Auca coctei*, *Tecia solanivora*, *Cydia pomonella*, *Neoleucinodes elegantalis*, *Tongeia fischeri* Eversmann (Lycaenidae), *Heliconius numata*, *Heliconius erato* Linnaeus (Nymphalidae), *Chilo suppressalis* Walker (Crambidae), *Melitaea cinxia*, *Danaus plexippus* Linnaeus (Nymphalidae), *Schirpophaga innotata* Walker (Crambidae), *Ectomyelois ceratoniae*, *Dryas iulia* Fabricius (Nymphalidae); también en siete especies de esfingidos, en varios taxones dentro de Haeterini y dentro de los géneros *Hamadryas* Hübner (Nymphalidae) y *Synneuria* Mabille (Geometridae) (Zahiri *et al.* 2006, Breuker *et al.* 2007, Mozaffarian *et al.* 2007, Oliveira 2008, Hernández *et al.* 2010, Benítez *et al.* 2011, Jorge *et al.* 2011, Obando 2011, Albutra *et al.* 2012, Garzón 2012, Jones *et al.* 2013, Sanzana *et al.* 2013, Berns 2014, Céspedes *et al.* 2014, Jeratthitikul *et al.* 2014, Khaghaninia *et al.* 2014, Ferreira *et al.* 2015, Torres *et al.* 2015). Por su parte, los resultados en relación al dimorfismo sexual en el tamaño del ala no son tan homogéneos; Benítez *et al.* (2011) y Jorge *et al.* (2011) no detectaron diferencias entre hembras y machos en el tamaño de las alas de *H. erato* y *Synneuria* sp., respectivamente.

Una de las aplicaciones más espectaculares de la MG es la visualización de las formas y la localización de los cambios que sufre entre individuos o grupos. En este contexto, Ferreira (2015) describió las diferencias en la forma de las alas entre sexos de siete especies de esfingidos; indicando que la forma del ala anterior de los machos tiende a ser más recta y larga con ápices triangulares, mientras que el ala posterior tiende a ser más amplia y corta; observándose un patrón opuesto en hembras. Este autor señala que la forma de las alas anteriores en machos está asociada a un vuelo rápido con poca capacidad de maniobra y la de las hembras con una alta maniobrabilidad y poca velocidad. El patrón opuesto en las alas posteriores de ambos sexos

podría ser una compensación que les confiere velocidad a las hembras y maniobrabilidad a los machos (Ferreira 2015). De manera similar Oliveira (2008) señaló que el ala de los machos de *Dryas iulia alcionea* tiene una forma aerodinámicamente diseñada para un vuelo rápido en línea recta, mientras que las hembras poseen alas diseñadas para el revoloteo.

TAXONOMÍA

Una de las necesidades primarias en entomología es la distinción de especies, especialmente de especies crípticas (Dujardin 2008). Muchas de las preguntas relacionadas con procesos de especiación y diversificación, manejo de poblaciones y conservación de especies dependen de una designación taxonómica precisa a nivel de especies (Knurek 2010, Barão *et al.* 2014). En muchos casos los caracteres morfológicos utilizados para la delimitación de especies, por sí solos, no son suficientes en ciertos grupos taxonómicos (Barão *et al.* 2014). En el caso de Lepidoptera, frecuentemente especies muy cercanas presentan caracteres morfológicos muy similares, haciendo difícil su identificación (Roggero & Passerin 2005, Mutanen *et al.* 2007, Knurek 2010, Barão *et al.* 2014).

Adicionalmente, puede existir una gran variación morfológica dentro de grupos de especies (Prieto *et al.* 2011) y los caracteres usados en las descripciones a veces son variables continuas que pueden representar clinas geográficas, y por tanto existir solapamiento en los valores de estos caracteres entre diferentes especies, lo que dificulta la distinción entre variaciones intra e interespecíficas (Barão *et al.* 2014). En este sentido, los trabajos de MG alar reflejan la capacidad de estas técnicas para caracterizar la variación morfológica y detectar evidencia sutil de especies biológicas que pueden causar problemas cuando sólo se toman en cuenta los caracteres tradicionalmente utilizados en la taxonomía de estos grupos.

Por ejemplo, la MG del contorno del ala permitió la validación de las especies *Heliozela resplendella* Stainton y *Heliozela hammoniella* Sorhagen (Heliozelidae), cuya taxonomía había sido inestable por un largo tiempo, llegando a ser consideradas una única especie (Mutanen *et al.* 2007). Las relaciones inferidas a partir de la variación en la forma del ala de poblaciones de *Tongeia fischeri* reflejaron su clasificación en subespecies, concordando estos resultados con estudios moleculares previos (Jeratthitikul *et al.* 2014). El poder discriminante de la MG también ha sido utilizado para establecer sinonimias entre especies controversiales; Barão *et al.* (2014) mediante un enfoque taxonómico integrativo en donde se incluyó MG de hitos discretos de las alas de *Philaethria pygmalion* Röber y *Phi-*

laethria wernickei Fruhstorfer (Nymphalidae) concluyeron que estas especies no pueden ser delimitadas y propusieron su sinonimia (Barão *et al.* 2014).

Roggero & Passerin (2005) cuantificaron la variación morfológica del ala de dos poblaciones del grupo “*Scythris obscurella*” (Scythrididae) (una en los Valles de Aosta y otra en los Alpes Marítimos, Francia), lográndose la separación de dos especies (Fig. 5). Este grupo comprende unas 10 especies, cuya apariencia uniforme dificulta la asignación de individuos a las diferentes especies que lo conforman, siendo el examen de los genitales el método más confiable para su identificación (Roggero & Passerin 2005).

Resulta interesante resaltar el hecho de que a partir del examen de los genitales, se determinó que todos los individuos de los Alpes Marítimos correspondían a *S. cuspidella*, mientras que en la muestra del Valle de Aosta la gran mayoría pertenecían a la especie *S. speyeri* y unos pocos a *S. cuspidella*. Estos últimos corresponden a los especímenes agrupados en el grupo de los Alpes Marítimos en la Figura 5, lo cual es indicativo de la confiabilidad del ala como carácter en la identificación de estas especies, siempre que se empleen herramientas capaces de capturar de manera precisa la variación en la forma, como es el caso de la MG.

La MG también ha resultado una herramienta promisoriosa en el manejo de plagas, donde una identificación correcta es primordial. Cañas-Hoyos *et al.* (2014) caracterizaron la variación en la conformación del ala, logrando la distinción de las razas de la plaga principal del maíz *Spodoptera frugiperda* Smith (Noctuidae) (raza del maíz y raza del arroz). Estas ya habían sido caracterizadas por medio de marcadores moleculares, no obstante no presentan

diferencias morfológicas evidentes. Según estos autores, la relevancia en su correcta identificación, radica en la observación de aislamiento reproductivo y diferencias en la susceptibilidad al control químico y biológico, lo que sugiere un proceso de especiación vía asociación planta-huésped. Por su parte, la MG de hitos discretos en el ala anterior del taladrador Europeo del maíz *Ostrinia nubilalis* Hübner (Crambidae), permitió una muy buena discriminación entre esta especie y otras tres especies con la cual es frecuentemente confundida en campo, pudiendo ser utilizados los datos de la clasificación en un software de identificación automatizada (Przybytowicz *et al.* 2015).

Otro grupo que ha recibido atención en relación a la cuantificación de la variación en la morfología del ala es la familia Sphingidae. Ferreira (2014) caracterizó los patrones de variación morfológica dentro de esta familia, encontrando que la conformación del ala posterior resulta un carácter excelente en la discriminación entre subfamilias y tribus. Por su parte, el contorno del ala de los esfingidos *Pseudosphinx tetrio* Linnaeus, *Agrius cingulata* Fabricius, *Cocytius duponchel* Poey, *Pachylia ficus* Linnaeus, *Manduca rustica* Fabricius y *Protambulix strigilis* Linnaeus también resultó ser excelente en la discriminación de estas especies (Chávez & Cruz 2015), aunque el número de individuos por especie incluidos en el análisis fue bastante bajo.

A pesar de la utilidad reflejada en los ejemplos anteriores, es importante resaltar que no existe un criterio riguroso para atribuir las diferencias observadas a un proceso de especiación o a un proceso adaptativo local que no involucre especiación. Según Dujardin (2008), si bien no existe un criterio métrico que marque la diferencia entre especies,

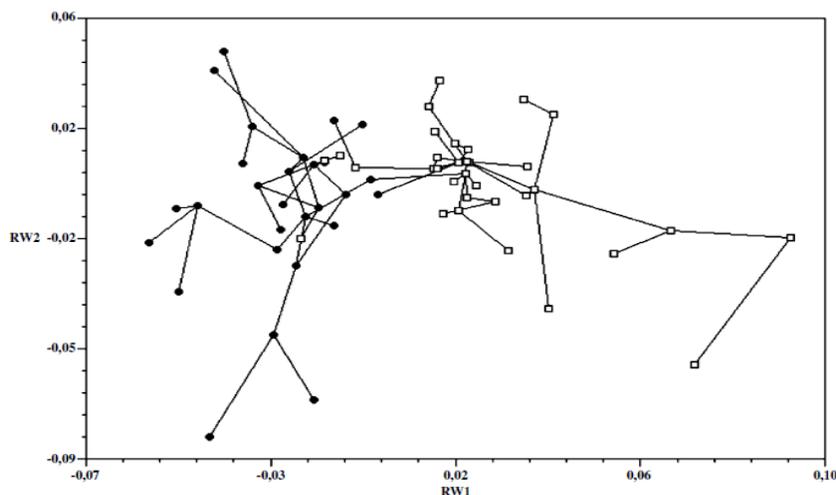


Figura 5. Resultado del análisis de componentes principales realizado sobre las variables de conformación del ala (Relative warps analysis) de dos poblaciones de *S. obscurella*. Círculos negros: población de los Alpes marítimos. Cuadros blancos: población de los Valles de Aosta (Roggero & Passerin 2005).

es importante considerar algunas ideas, ninguna de las cuales resulta completamente en la solución del problema.

Una de estas consideraciones es la magnitud de las diferencias; el grado de las diferencias interespecíficas es mucho mayor en relación a las diferencias intraespecíficas correspondientes, incluso de aquellas observadas en poblaciones a través de un rango geográfico amplio. Cuando existen diferencias consistentes, libres de efecto alométrico, es indicativo de que hay diferencias no atribuibles al tamaño, lo cual no es común en poblaciones de la misma especie, a menos que existan diferencias ecológicas importantes. Otro punto importante es la localización anatómica de las diferencias, aquellas diferencias ubicadas en regiones anatómicas que representen barreras mecánicas reproductivas, como en el caso de los genitales, tienen más significado evolutivo que cualquier otra. Finalmente, el hecho de que los grupos comparados sean simpátricos o alopátricos puede proveer información adicional.

Finalmente, otro uso que se le ha dado a la MG, aún menos extendido que los casos anteriores, es como herramienta auxiliar en la reconstrucción de la historia filogeográfica de varias especies. Mediante un enfoque que combina la MG con análisis moleculares se han descrito patrones filogeográficos complejos de las especies *Polyommatus celina* Austaut, *Polyommatus icarus* Rottemburg (Lycaenidae) (Dincă *et al.* 2011) y del complejo de especies *Zygaena transalpina* (Zygaenidae) (Von Reumont *et al.* 2011).

CONCLUSIONES

La MG resulta una herramienta sumamente eficiente, precisa y económica para la cuantificación de la variación morfológica, pudiendo detectar diferencias muy sutiles entre las formas bajo estudio, resultando de gran utilidad en las ciencias biológicas donde muchas de las preguntas están relacionadas con la forma.

A pesar del avance en el desarrollo de estas herramientas en los últimos años, en el caso de la morfología alar de Lepidoptera, el uso de estas aún no han adquirido popularidad en estudios taxonómicos, recibiendo una mayor atención el estudio de la variabilidad fenotípica asociada a diferentes factores, incluido el dimorfismo sexual.

El valor potencial de la MG del ala para abordar preguntas relacionadas con la taxonomía y ecología de lepidópteros se evidencia claramente en la bibliografía consultada.

REFERENCIAS

Adams D., J. Rohlf & D. Slice. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology* 71: 5–16.

Albutra Q. B., M. A. Torres & C. G. Demayo. 2012. Outline and landmark based geometric morphometric analysis in describing sexual dimorphism in wings of the white stem borer (*Schirpophaga innotata* Walker). *International Journal of Bioflux Society* 4: 5–13.

Bai Y., L. Bin Ma, S. Xu & G. Wang. 2015. A geometric morphometric study of the wing shapes of *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae) from the Qinling Mountains and adjacent regions: An environmental and distance-based consideration. *Florida Entomologist* 98: 163–169.

Barão K. R., G. L. Gonçalves, O. H. Mielke, M. R. Kronforst & G. R. Moreira. 2014. Species boundaries in *Philaethria* butterflies: an integrative taxonomic analysis based on genitalia ultrastructure, wing geometric morphometrics, DNA sequences, and amplified fragment length polymorphisms. *Zoological Journal of the Linnean Society* 170: 690–709.

Benítez H. A. & L. E. Parra. 2011. Asimetría fluctuante: una herramienta morfo-funcional para medir estabilidad del desarrollo. *International Journal of Morphology* 29: 1459–1469.

Benítez H. A., L. E. Parra, E. Sepúlveda & M. J. Sanzana. 2011. Geometrics perspectives of sexual dimorphisms in the wing shape of Lepidoptera: the case of *Synneuria* sp. (Lepidoptera: Geometridae). *Journal of the Entomological Research Society* 13: 53–60.

Benítez H. A. & T. A. Püschel. 2014. Modelando la varianza de la forma: morfometría geométrica aplicaciones en biología evolutiva. *International Journal of Morphology* 32: 998–1008.

Benítez H., H. Vargas & T. Püschel. 2015. Left-right asymmetry and morphological consequences of a host shift in the oligophagous neotropical moth *Macaria mirthae* (Lepidoptera: Geometridae). *Journal of Insect Conservation* 19: 589–598.

Berezcki J., J. Toth, G. Sramko & Z. Varga. 2014. Multilevel studies on the two phenological forms for Large Blue (*Maculinea arion*) (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 52: 32–43.

Berns A. 2014. A geometric morphometric analysis of wing shape variation in monarch butterflies *Danaus plexippus*. The University of Michigan. [Tesis de Maestría].

Bookstein F. L. 1982. Foundations of morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 451–70.

Breuker C. J., P. M. Brakefield & M. Gibbs. 2007. The association between wing morphology and dispersal is sex-specific in the glanville fritillary butterfly *Melitaea cinxia* (Lepidoptera: Nymphalidae). *European Journal of Entomology* 104: 445–452.

Breuker C. J., M. Gibbs, S. Van Dongen, T. Merckx & H. Van Dyck. 2010. The use of geometric morphometrics in studying butterfly wings in an evolutionary ecological context. Pp.: 271–287. In: Elewa, A. M. T. (ed.). *Morphometrics for Non-morphometricians*. Springer Verlag.

Calle D. A., M. L. Quiñones, H. F. Erazo & N. Jaramillo. 2008. Discriminación de once especies de *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) presentes en Colombia. *Biomédica* 28: 371–385.

Cañas-Hoyos N., E. J. Márquez & C. I. Saldamando-Benjumea. 2014. Differentiation of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera:

- Noctuidae) corn and rice strains from Central Colombia: a wing morphometric approach. *Annals of the Entomological Society of America* 107: 575–581.
- Céspedes A., C. M. Penz & P. J. De Vries. 2014. Cruising the rain forest floor: butterfly wing shape evolution and gliding in ground effect. *Journal of Animal Ecology* 84: 808–816.
- Chávez B. & D. Cruz. 2016. Valor taxonómico del ala en seis especies de esfingidos (Lepidoptera: Sphingidae). *Revista Cubana de Ciencias Biológicas* 4: 99–104.
- Dincă V., L. Dapporto & R. Vila. 2011. A combined genetic-morphometric analysis unravels the complex biogeographical history of *Polyommatus icarus* and *Polyommatus celina* common blue butterflies. *Molecular Ecology* 20: 3921–3935.
- Dujardin J. P. 2008. Morphometrics applied to medical entomology. *Infection, Genetics and Evolution* 8: 875–890.
- Dujardin J. P. 2011. Modern morphometrics of medically important insects. Pp.: 473–501. In: Tibayrenc, M. (ed.). *Genetics and evolution on infectious disease*. Amsterdam: Elsevier.
- Dujardin J. P., D. Kaba, P. Solano, M. Dupraz, K. D. McCoy & N. Jaramillo-O. 2014. Outline-based morphometrics, an overlooked method in arthropod studies?. *Infection, Genetics and Evolution* 28: 704–714.
- Ferreira W. 2014. Padrões de variação morfológica nas asas de Sphingidae (Lepidoptera: Bombycoidea): efeitos alométricos, filogenéticos e dimorfismo sexual. Brasília: Universidad de Brasília, 67 pp. [Tesis de Maestría].
- Ferreira W., N. Ferreira, D. Vieira, A. Aires & I. Rezende. 2015. Sexual dimorphism and allometric effects associated with the wing shape of seven moth species of Sphingidae (Lepidoptera: Bombycoidea). *Journal of Insect Science* 15: 107–115.
- Garzón I. 2012. Phylogenetic relationships and character evolution of the Neotropical butterfly genus *Hamadryas* (Nymphalidae: Biblidinae). University of New Orleans, 111 pp. [Tesis de Doctorado].
- Gunz P. & P. Mitteroecker. 2013. Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. *Italian Journal of Zoology* 24: 103–109.
- Habel J. C., M. Reuter, C. Drees & J. Pfaender. 2012a. Does isolation affect phenotypic variability and fluctuating asymmetry in the endangered Red Apollo? *Journal of Insect Conservation* 16: 571–579.
- Habel J. C., J. O. Engler, D. Rödder & T. Schmitt. 2012b. Contrasting genetic and morphologic responses on recent population decline in two burnet moths (Lepidoptera, Zygaenidae). *Conservation Genetics* 13: 1293–1304.
- Hernández N., A. R. Barragán, S. Dupas, J. Silvain & O. Dangles. 2010. Wing shape variations in an invasive moth are related to sexual dimorphism and altitude. *Bulletin of Entomological Research* 100: 529–541.
- Hoffmann A., E. Collins E. & R. Woods. 2002. Wing shape and wing size as indicators of environmental stress in *Helicoverpa punctigera* (Lepidoptera: Noctuidae): comparing shifts in means, variances, and asymmetries. *Environmental Entomology* 31: 965–971.
- Jones R. T., Y. Le Poul, A. C. Whibley, C. Mérot, R. H. French-Constant & M. Joron. 2013. Wing shape variation associated with mimicry in butterflies. *Evolution* 67: 2323–2334.
- Jorge L., P. Cordeiro-Estrela, L. B. Klaczko, G. R. Moreira & A. V. L. Freitas. 2011. Host-plant dependent wing phenotypic variation in the neotropical butterfly *Heliconius erato*. *Biological Journal of the Linnean Society* 102: 765–774.
- Juhász E., Z. Végvári, J. P. Tóth, K. Pecsénye & Z. Varga. 2016. Climate-induced changes in the phenotypic plasticity of the Heath Fritillary *Melitaea atharia* (Lepidoptera: Nymphalidae). *European Journal of Entomology* 113: 104–112.
- Jeratthitikul E., M. Yago & T. Hikida. 2014. Sexual dimorphism and intraspecific variation in wing size and shape of *Tongeia fischeri* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Entomological Science* 17: 342–352.
- Khaghaninia S., S. A. Mohammadi, A. M. Sarafrazi, K. Iranine & R. Zahiri. 2011. Geometric morphometrics study on geographic dimorphism of codling moth *Cydia pomonella* (Lepidoptera, Tortricidae) from North West of Iran. *Vestnik Zooloġii* 45: 20–28.
- Khaghaninia S., S. A. Mohammadi, A. M. Sarafrazi, K. Iranine, E. Ebrahimi & R. Zahiri. 2014. An analysis of seasonal dimorphism in codling moths, *Cydia pomonella*, from Iran using geometric morphometrics. *Bulletin of Insectology* 67: 43–50.
- Khiaban N. G. M. Z., K. H. Irani, M. S. Hejazi, S. A. Mohammadi & N. Sokhandan. 2010. A geometric morphometric study of the host populations of the Pod Borer, *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in some parts of Iran. *Munis Entomology & Zoology* 5: 140–147.
- Klingenberg C. y G. S. McIntyre. 1998. Geometric morphometrics of developmental instability: analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods. *Evolution* 52: 1363–1375.
- Klingenberg C. P. 2015. Analyzing fluctuating asymmetry with geometric morphometrics: concepts, methods and applications. *Symmetry* 7: 843–934.
- Knurek E. 2007. Taxonomic and population status of the Clayton's Cooper butterfly (*Lycaena dorcas claytoni*). The University of Maine. [Tesis de Maestría].
- Lawing A. M. & D. P. Polly. 2010. Geometric morphometrics: recent applications to the study of evolution and development. *Journal of Zoology* 280: 1–7.
- Marcus L. F. 1990. Traditional morphometrics. In: Rohlf, F. J. & F. L. Bookstein (eds.) Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop. Ann Arbor, University of Michigan Museum of Zoology Special Publication 2.
- Mozaffarian F., A. Sarafrazi & G. Nouri. 2007a. Sexual dimorphism in the wing shape and size of the Carob Moth, *Ectomyelois ceratoniae* (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Entomological Society of Iran* 26: 61–73.
- Mozaffarian F., A. Sarafrazi, G. Nouri & A. Ariana. 2007b. Morphological variation among Iranian populations of the Carob Moth, *Ectomyelois ceratoniae* (Zeller 1839) (Lepidoptera: Pyralidae). *Zoology in the Middle East* 41: 81–91.

- Mutanen N., J. Itämies & L. Kaila. 2007. *Heliozela resplendella* (Stainton, 1851) and *H. hammoniella* Sorhagen, 1885: two valid species distinguishable in the genitalia of both sexes and life histories (Heliozelidae). *Nota Lepidopterologica* 30: 79–92.
- Nath R. & D. Devi. 2009. Venation pattern and shape variation in wing of *Antheraea assamensis* (Lepidoptera: Saturniidae) of Assam, India. *International Journal of Tropical Insect Science* 29: 70–78.
- Obando V. 2011. Variabilidad morfológica de *Neoleucinodes elegantalis* (Gueneé): perforador de fruto de solanáceas de importancia económica. Medellín: Universidad Nacional de Colombia. 80 pp. [Tesis de Maestría].
- Oliveira N. 2008. Variação sazonal de tamanho, morfometria e comportamento de acasalamento em *Dryas iulia alcionea* (Lepidoptera, Nymphalidae, Heliconiinae) e suas implicações na evolução do dimorfismo sexual. Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul. [Tesis de Doctorado].
- Pecháček P., D. Stella, P. Keil & K. Kleisner. 2014. Environmental effects on the shape variation of male ultraviolet patterns in the Brimstone butterfly (*Gonepteryx rhamni*, Pieridae, Lepidoptera). *Naturwissenschaften* 101: 1055–1063.
- Prieto C., E. Micó & E. Galante. 2011. Molecules, wing pattern and distribution: an approach to species delimitation in the “*Ioxurina* group” (Lepidoptera: Lycaenidae: *Penaincisalia*). *Neotropical Entomology* 40: 553–559.
- Prudhomme J., C. Cassan, M. Hide, C. Toty, N. Rahola, B. Vergnes, J. P. Dujardin, B. Alten, D. Sereno & A. L. Bañuls. 2016. Ecology and morphological variations in wings of *Phlebotomus ariasi* (Diptera: Psychodidae) in the region of Roquedur (Gard, France): a geometric morphometrics approach. *Parasites and Vectors* 9: 578–590.
- Pzrzybytowicz L., M. Pniak & A. Tofilski. 2015. Semiautomatic identification of European corn borer (Lepidoptera: Crambidae). *Journal of Economic Entomology* 109: 195–199.
- Roggero A. & P. Passerin. 2005. Geometric morphometric analysis of wings variation of two populations of *Scythris obscurella* species-group: geographic or interspecific differences? (Lepidoptera: Scythrididae). *SHILAP Revista de Lepidopterología* 130: 101–112.
- Sanzana M. J., L. E. Parra, E. Sepúlveda-Zúñiga & H. Benítez. 2013. Latitudinal gradient effect on the wing geometry of *Auca coctei* (Guerín) (Lepidoptera, Nymphalidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 57: 411–416.
- Schachter-Broide, J., J. P. Dujardin, U. Kitron & R. E. Gürtler. 2004. Spatial structuring of *Triatoma infestans* (Hemiptera, Reduviidae) populations from Northwestern Argentina using wing geometric morphometry. *Journal of Medical Entomology* 41: 643–649.
- Slice D. 2007. Geometric morphometrics. *Annual Review of Anthropology* 36: 261–281.
- Soto I. M., V. P. Carreira, E. M. Soto & E. Hasson. 2008. Wing morphology and fluctuating asymmetry depend on the host plant in cactophilic *Drosophila*. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 598–609.
- Soto-Vivas A., J. Liria & E. De Luna. 2011. Morfometría geométrica y filogenia en Rhodniini (Hemiptera: Reduviidae) de Venezuela. *Acta Zoologica Mexicana* 27: 87–102.
- Swaddle J. P. 2003. Fluctuating asymmetry, animal behavior, and evolution. *Advances in the Study of Behavior* 32: 169–205.
- Toro B., G. Manriquez & I. Suazo. 2010. Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: de la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *International Journal of Morphology* 28: 977–990.
- Torres M., M. A. Rodríguez, B. Lavandero & E. Fuentes-Contreras. 2015. Body mass and wing geometric morphology of the Codling Moth (Lepidoptera: Tortricidae) according to sex, location and host plant in the region of Maule, Chile. *Ciencia e Investigación Agraria* 42: 397–406.
- Von Reumont B., J. F. Struwe, J. Schwarzer & B. Misof. 2011. Phylogeography of the burnet moth *Zygaena transalpina* complex: molecular and morphometric differentiation suggests glacial refugia in Southern France, Western France and micro-refugia within the Alps. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 50: 38–50.
- Webster M. & D. Sheets. 2010. A practical introduction to landmark-based geometric morphometrics. Pp.: 163–168. In: *Quantitative methods in palaeobiology. Paleontological Society short course*. October 30th 2010.
- Zahiri R., A. Zarafrazi, L. Salehi & G. J. Kunkel. 2006. A geometric morphometric study on the populations of Rice Stem Borer, *Chilo suppressalis* Walker (Lepidoptera: Crambidae) in Northern Iran. *Zoology in the Middle East* 38: 70–84.
- Zelditch M. L., D. L. Swiderski, D. Sheets & W. L. Fink. 2012. *Geometric morphometrics for biologists. A Primer*. London: Elsevier, 443 pp.
- Zhong M., G. Hill, J. P. Gómez, D. Plotkin, J. R. Barber & A. Y. Kawahara. 2016. Quantifying wing shape and size of saturniid moths with geometric morphometrics. *Journal of the Lepidopterists' Society* 70: 99–107.

Impact of prey availability and competitive interactions with hunters on the ocelot *Leopardus pardalis* (Linnaeus, 1758) population in Macanao Peninsula, Margarita Island, Venezuela

Impacto de la disponibilidad de presas e interacciones competitivas con cazadores en una población de cunagueros, *Leopardus pardalis* (Linnaeus, 1758), de la Península de Macanao, Isla de Margarita, Venezuela

María Abarca, Jon Paul Rodríguez, Margarita Lampo & Włodzimierz Jędrzejewski

Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Apdo. 20632, Caracas 1020-A, Venezuela.

Correspondencia: M. Abarca: mrabarca2@gmail.com

(Recibido: 02-02-2018 / Aceptado: 12-04-2018)

ABSTRACT

Carnivores strongly depend on prey populations due to their high metabolic rates and food demands, thus the spatial distribution of carnivores is often related to prey distribution. However, human impacts often reduce carnivore populations and limit their distribution. We studied the impact of prey distribution and hunting on the unique, isolated population of the ocelot *Leopardus pardalis* in the Macanao Peninsula of Margarita Island. By means of camera trapping and tracking we collected records of ocelots, rabbits *Sylvilagus floridanus* and partridges *Colinus cristatus* as well as records of hunting (mostly gun cartridges and traps set for rabbits and partridges) along 20 transects in various habitats, and we documented the activities of hunters. We developed a set of multiple regression models to analyse the relative impacts of prey and hunting on the number of ocelot records and compared these models with AICc (corrected Akaike Information Criterion). The best model included only two prey variables, records of rabbits and partridges, and predicted well the spatial distribution of ocelots ($R^2 = 0.56$). However, the second model ($R^2 = 0.62$) included the negative impact of hunting on ocelot distribution and got almost equal statistical support. We also found direct evidence of ocelots killed by hunters in retaliation for stealing prey from hunters' traps. We conclude that for the preservation of this unique island population of ocelots it is most important to ensure effective protection of the habitats that provide prey and to control hunting.

Keywords: carnivores, conservation, impact of hunting.

RESUMEN

Los carnívoros dependen directamente de las poblaciones de sus presas debido a sus altas tasas metabólicas y demanda de alimento, mientras que su distribución espacial a menudo se encuentra relacionada con la distribución de sus presas. Sin embargo, cada vez es más frecuente que el impacto humano reduzca las poblaciones de carnívoros, limitando así su distribución geográfica. Se estudió el impacto sobre la distribución de las presas y cacería sobre una población aislada de *Leopardus pardalis* en la Península de Macanao, Isla de Margarita, Venezuela. Por medio de fototrampeo y seguimiento, se obtuvieron registros de cunagueros, conejos (*Sylvilagus floridanus*) y perdices (*Colinus cristatus*), así como también indicios de cacería (registro de presencia de cazadores, cartuchos usados y trampas para conejos y perdices). Fueron analizadas 20 transectas en varios tipos de hábitats y se documentaron las actividades de distintos cazadores. Se desarrolló un modelo de regresión múltiple para analizar el impacto relativo sobre las presas y las actividades de cacería sobre el número de registros de felinos. Estos modelos se compararon usando una rutina estadística conocida como el Criterio de Información Akaike (AICc por sus siglas en inglés). El modelo más adecuado o ajustado solo usó dos variables de presas: registros de conejos y perdices.

El modelo seleccionado predijo bien la distribución espacial de los cunaguaros ($R^2 = 0.56$). Sin embargo, se encontraron evidencias de caza de cunaguaros, la cual es ejecutada por cazadores en retaliación hacia los felinos por robarles las presas de sus trampas. Se concluye que para la preservación de esta única población insular de cunaguaros es importante garantizar la protección efectiva de los hábitats que proporcionan las presas para estos felinos, así como el control de la cacería.

Palabras clave: carnívoros, conservación, impacto de cacería.

INTRODUCTION

The abundance and distribution of animal species is directly related to the availability and distribution of food resources (Krebs 2001). A relationship between food abundance and density and distribution of animals has been frequently documented for herbivores and carnivores. Carnivores strongly depend on their prey populations because of their high metabolic rates and high food demands (Carbone *et al.* 1999). However, human activities have marked effects on animal populations, and carnivores are usually the most affected (Purvis *et al.* 2000, Ceballos & Ehrlich, 2002). Various species of carnivores are declining worldwide, with hunting being one of the major drivers (e.g., Woodroffe 2000, Cardillo *et al.* 2004, Ripple *et al.* 2014, Jedrzejewski *et al.* 2017a, b). The reasons for hunting carnivores can vary between species and regions, but they are usually hunted for trophies, for the monetary value of their skins and fangs, or as retaliation if they kill domestic animals (Robinson & Bennett 2004, Henschel *et al.* 2011, Wilkie *et al.* 2011). Less often, carnivores are hunted for consumption of their meat (Jedrzejewski *et al.* 2017b).

Animal populations inhabiting islands are particularly vulnerable to human impacts. Because they are often isolated, migration cannot compensate for the mortalities caused by humans. The high vulnerability of island populations is a challenge for conservation. Good understanding of threats and factors that are causing population declines are very important for successful conservation actions (Purvis *et al.* 2000, Sanz 2007).

The geological history that has formed the Margarita Island has been reflected in its particular faunistic composition. Margarita and Trinidad are the only islands in the Caribbean with populations of native ocelot *Leopardus pardalis* (Meiri *et al.* 2004). The uniqueness of this island is also indicated by the occurrence of some endemic species, as the skunk *Conepatus semistriatus* and deer *Odocoileus margaritae* (Molina & Molinari 1999, Molinari 2007).

The main goal of this study was to investigate the relative importance of prey abundance and hunting on the spatial distribution of ocelots in the Macanao Peninsula of Margarita Island. Additionally, we wanted to investigate

how frequent the hunting is in Macanao in general, which species are hunted, what hunting methods are used and how they interfere with ocelot population, and what are the motivations to kill ocelots.

METHODS

The study area (100 km², from 10°57'54" N, 64°12'37" W to 11°2'36" N, 64°20'42" W) was located in the central part of Macanao, a 330 km² peninsula on the western part of Margarita Island, approximately 38 km north from the mainland Venezuelan coast in the Caribbean. Annual temperatures are above 25° C and annual rainfall varies between 125 and 500 mm. Most of Macanao has rough relief with various hills, canyons, and a mid-elevation mountain range (740 m) in the center. The vegetation is composed mostly of dry scrub, columnar cactus scrub, and tropical dry forests in the lower and middle elevations, and deciduous forests and a small patch of semi-cloudy forest at higher altitudes (Hoyos 1985, González *et al.* 2001, González 2007). The human population of Macanao is about 20,935 people (INE, 2014), distributed in 15 villages along the coast and one village in the mountains. Various human activities, particularly open-sky sand mining, have substantially modified the areas around the coast. For this reason, animal populations are confined to the central part of the Peninsula, where they take refuge in the mid and higher elevations (González *et al.* 2001, Sanz 2007). The "La Restinga" National Park protects some coastal areas in the north-east of Macanao.

Ocelots have been reported in Macanao, but not on the eastern part of Margarita Island (Bisbal 2001, Sánchez 2006). Among the potential prey species of the ocelot, the endemic subspecies of eastern cotton tail rabbit *Sylvilagus floridanus margaritae*, and the striped partridge *Colinus cristatus* (Emmons 1987, Ludlow and Sunquist 1987) are present in Macanao and also hunted for meat (Chapman & Flux 2008, Fergusson-Laguna 2008). The speckled spiny tree-rat (*Pattonomys semivillosus*) and various species of reptiles can supplement the ocelot's diet (Bisbal 1986, Ludlow & Sunquist 1987, Wang 2002).

We established 20 transects 0.6 to 3.6 km long (mean 2.0 km), usually along trails or streams and river beds. The

transects were located in the three main habitat types, proportionally to the share of these habitats in the study area: 1) forests (includes dry, semi-cloudy, riparian forest, 2) *cardonal* (includes columnar cacti scrub, grassland, cultivation and sandpits), and 3) dry scrub (Sanz 2004).

The study was conducted during two 23-day visits, in February and July, 2010. During each visit, we walked all the transects and recorded any signs of presence (visual observations, tracks, and feces) of ocelots and their main prey (rabbits and partridges). We also recorded the presence of hunters or any other evidence of hunting (cartridge remains or traps) (Bennett *et al.* 1940, Palomares *et al.* 2001). We also installed camera traps (Reconyx, Eco-tone, and Steelcamp) along the transects: 38 cameras in February and 31 in July. We attempted to distribute the cameras proportionally to the length of the transects, at similar distances between the cameras. However, because some cameras failed, we only obtained images from 30 cameras in February and 14 in July. The cameras worked 18 days on average. On the images, we counted records of ocelots, their prey (rabbits and partridges) as well as hunters. If an animal of the same species or a human was registered by a camera more than once during 30 minutes, we counted it as a single record (Kelly 2008, Kelly & Holub 2008).

For each transect we calculated indices of relative abundance of each species (ocelots, rabbits, and partridges) by combining all their records (tracks, groups of feces, visual observations, camera records) and dividing this number by

transect length. Similarly, we calculated hunting indices (number of cartridges or hunters observed during walks, and records of hunters by camera traps) and trapping indices (number of rabbit or partridge traps) (Rios-Uzeda *et al.* 2006, Monroy-Vilchis *et al.* 2008, Harmsen *et al.* 2010). In the further analysis we treated the number of ocelots per kilometer as a dependent variable and numbers of rabbits, partridges, records of gun hunting, and records of traps (each expressed in numbers per 1 km of transect) as independent (predictive) variables.

To explore which factors (those related with prey abundance or those with hunting) are associated with the spatial distribution of ocelots in Macanao, we calculated Pearson correlations between all variables. Also, we built a set of multiple regression models with all possible combinations of predictive variables and compared these models using the corrected Akaike Information Criterion (AICc) (Burnham & Anderson 2002). Additionally, we also inquired of hunters met in the field about cases of ocelot hunting and their motivations to hunt ocelots.

RESULTS

We obtained 46 records of ocelots, 273 of rabbits, and 38 of partridges. Records of hunters' activities were also common: we found 40 signs of hunting with guns (mostly cartridges but also photos of hunters from camera traps, Fig. 1). Additionally, we recorded 55 traps (53 set for rabbits and 2 for partridges) along the transects (Figs. 2a, b,



Figure 1. Hunters photographed by a camera trap in Chacaracual, Macanao Peninsula.



Figure 2. Common traps found along trails in the Macanao Peninsula. (a) Loop trap type “corralito” used to catch rabbits; (b) loop trap type “portillo” used to catch rabbits, (c-d) loop trap used for partridge – in the middle of the tray the hunter places water and the animal is caught when it passes through the only entrance to drink. The stealing of prey from these traps by ocelots can be also a reason for retaliatory killing of ocelots by hunters.

and c). Numbers of ocelot records were correlated with the number of rabbit or partridge records (Pearson $r = 0.52$ and 0.65 , respectively), but not with records of gun hunting or records of traps (Pearson $r = -0.06$ and 0.04 , respectively, Table 1).

The best multiple regression model, with the lowest AICc value, included only the prey variables (numbers of records of rabbits and partridges) ($R^2 = 0.56$, $SE = 0.66$, $p < 0.001$) (Table 2, 3). However, the second model that included gun hunting records, got only slightly lower support ($\Delta AICc = 0.49$, $R^2 = 0.62$, $SE = 0.63$, $p = 0.007$), al-

though the regression coefficient for hunting was not significantly different from zero in this model (Tables 2 and 3). During our field work, we also found direct evidences of ocelot hunting: a skull of a hunted ocelot in a hunter’s house and a hunter’s hide-out with hanging remains of a killed partridge, obviously as bait for ocelots, found in the forest. We also found one dead ocelot, with signs of being killed by a gunshot (Fig. 3). Additionally, three people encountered during field walks testified to ocelot hunting in Macanao. As the main motivation they declared retaliation to stealing hunters’ prey from traps by ocelots. They

Table 1. Pearson correlations between records of ocelots, rabbits, partridges, hunting with guns, and traps set by hunters (each N/km of transect), collected along our 20 transects in the Macanao Peninsula (Margarita Island) in February and July of 2010.

Variables	Ocelots	Rabbits	Partridges	Gun hunting	Traps
Ocelots	1.00				
Rabbits	0.52	1.00			
Partridges	0.65	0.25	1.00		
Gun hunting	-0.06	0.37	0.07	1.00	
Traps	0.04	0.14	-0.03	0.44	1.00

Table 2. Comparison of multiple linear regression models predicting number of ocelot records on 20 transects in Macanao Peninsula. Dependent and predictive variables expressed as N records/km of transect. AICc denotes the corrected Akaike Information Criterion (see Methods).

Model No	Predictive variables in the model	AICc	Δ AICc	AICc weighth
1	Rabbits, Partridges	47.31	0	0.40
2	Rabbits, Partridges, Gun hunting	47.8	0.49	0.31
3	Partridges	49.59	2.28	0.13
4	Rabbits, Partridges, Traps	50.93	3.62	0.06
5	Rabbits, Partridges, Gun hunting, Traps	51.21	3.9	0.06
6	Partridges, Gun hunting	52.41	5.1	0.03
7	Rabbits	54.05	6.74	0.01

Table 3. Parameters of the two best-fitting multiple regression models of numbers of ocelot records on 20 transects in Macanao Peninsula in 2010.

Effect	Coefficient	Standard Error	t	p-Value
A. Top model, Δ AICc = 0				
Constant	0.523	0.20	2.64	0.017
Rabbits	0.051	0.02	2.31	0.034
Partridges	0.209	0.06	3.30	0.004
B. Second model, Δ AICc = 0.49				
Constant	0.607	0.20	3.10	0.007
Rabbits	0.064	0.022	2.85	0.012
Partridges	0.206	0.060	3.41	0.004
Gun hunting	-0.194	0.118	-1.65	0.119

also testified to consuming ocelot meat and occasional selling ocelot skins in Macanao.

DISCUSSION

The close relationship between the abundance of ocelots and number of rabbits and partridges indicates that ocelots probably often consume these prey species in Macanao, al-

though there have been no direct studies on ocelot food preferences on this island. Other carnivore studies have also shown strong correlations between the distribution of carnivores and their prey (e.g. Jędrzejewska & Jędrzejewski 1998, Palomares *et al.* 2001, Karanth *et al.* 2004). This suggests that persistence of the ocelot population in Macanao is strongly dependent on the effective protection of habitats important for rabbits and partridges.



Figure 3. Photo of an ocelot killed by hunters, found during the field work, Boca Chica, Macanao Peninsula.

Hunting appears to be frequent and widespread in Macanao and includes hunting with guns and trapping. Importance of hunting for the ocelot population was confirmed by our modeling as well as by the direct evidences of killed ocelots and interviews with hunters. Our models indicate that hunting can influence ocelot distribution and possibly ocelot numbers in certain habitats. The main reason to kill ocelots appears retaliation to stealing hunters' prey from traps. Other studies demonstrated that hunting can pose a real danger for carnivore populations, often being one of the main causes of their extirpations (e.g. Ceballos & Ehrlich 2002, Wilkie *et al.* 2011). Retaliatory killing induced by conflicts between humans and carnivores can be especially effective in reducing or eliminating carnivore populations (Jędrzejewski *et al.* 2017b). Taking into account that the population of ocelots in Macanao is isolated and must be very small because of the small area of the island – any increase of hunting could pose a real threat for further persistence of ocelots on Margarita Island.

We conclude that for the preservation of this unique island population of ocelots it is most important to ensure an effective protection of habitats that provide prey for ocelots and to control hunting.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was funded by the Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Idea Wild (2007),

Latin American Student Fellowship from American Society of Mammalogists (2007), and the Iniciativa de Especies Amenazadas-PROVITA (2007-2008, 2010-2011). We are grateful to José Manuel Briceño-Linares and Pablo A. Millán from PROVITA in Macanao for their logistic support during the field work. We are also grateful to María de Lourdes González (Malú), Romauro Vásquez y Gonzalo Medina for their help during field work. We would like to thank Enrique González from IVIC's Department of Scientific Photography for his help with the processing of photos. We thank Grisel Velásquez and Sergio Zambrano for their help with preparing the maps for the field work.

REFERENCES

- Bennett, L. J., P. F. English & R. McCain. 1940. A study of deer populations by use of pellet-group counts. *The Journal of Wildlife Management* 4: 398–403.
- Bisbal, F. J. 1986. Food-habits of some Neotropical carnivores in Venezuela (Mammalia, Carnivora). *Mammalia* 50: 329–339.
- Bisbal, F. J. 2001. *Vertebrados terrestres del Estado Nueva Esparta*. Maracay: Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales.
- Burnham, K P & D. R. Anderson. 2003. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer Science & Business Media
- Carbone, C., G. M. Mace, S. C. Roberts & D. W. Macdonald. 1999. Energetic constraints on the diet of terrestrial carnivores. *Nature* 402: 286–288.

- Cardillo, M., A. Purvis, J. Bielby, G. M. Mace, W. Sechrest & J. L. Gittleman. 2004. Human population density and extinction risk in the world's carnivores. *PLoS Biol* 2: e197.
- Ceballos, G. & P. R. Ehrlich. 2002. Mammal population losses and the extinction crisis. *Science* 296: 904–907.
- Chapman, J. A. & J. E. C. Flux. 2008. Introduction to the Lagomorpha. In: Alves P. C., N. Ferrand & K. Hackländer (eds.): *Lagomorph biology*: Berlin / Heidelberg: Springer.
- Emmons, L. H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a Neotropical rain-forest. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20: 271–283.
- Fergusson-Laguna, A. 2008. El aprovechamiento sustentable de la diversidad biológica en Venezuela. Pp.: 185–204. In: Machado-Allison A. (ed.): *Simposio Investigación y Manejo de Fauna Silvestre en Venezuela en homenaje al Dr. Juhani Ojasti*. Caracas: Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales.
- González, L. A., A. Prieto & P. Cornejo. 2001. Estado actual de los mamíferos terrestres en la Isla de Margarita, Venezuela. *Saber* 13: 87–96.
- González, V. 2007. La vegetación de la Isla de Margarita y sus interrelaciones con el ambiente físico. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 167: 131–161.
- Harmsen, B. J., R. J. Foster, S. Silver, L. Ostro & C. P. Doncaster. 2010. Differential use of trails by forest mammals and the implications for camera-trap studies: a case study from Belize. *Biotropica* 42: 126–133.
- Henschel, P., L. T. B. Hunter, L. Coad, K. A. Abernethy & M. Mühlenberg. 2011. Leopard prey choice in the Congo Basin rainforest suggests exploitative competition with human bush meat hunters. *Journal of Zoology* 285: 11–20.
- Hoyos-F., J. 1985. *Flora de la isla Margarita, Venezuela*. Caracas: Sociedad y Fundación La Salle de Ciencias Naturales. Editorial Texto.
- Instituto Nacional Estadística. República Bolivariana de Venezuela. 2014. *XIV Censo nacional de población y vivienda. Resultados por Entidad Federal y Municipio del Estado Nueva Esparta*. 95 pp.
- Jeźdrzejewska, B. & W. Jeźdrzejewski. 1998. *Predation in vertebrate communities: the Białowieża Primeval Forest as a case study*. Ecological Studies 135. Germany: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Jeźdrzejewski, W., E. O. Boede, M. Abarca, A. Sánchez-Mercado, J. R. Ferrer-Paris, M. Lampo, G. Velásquez, R. Carreño, Á. L. Viloria, R. Hoogesteijn, H. S. Robinson, I. Stachowicz, H. Cerda, M. del Mar Weisz, T. R. Barros, G. A. Rivas, G. Borges, J. Molinari, D. Lew, H. Takiff & K. Schmidt. 2017a. Predicting carnivore distribution and extirpation rate based on human impacts and productivity factors; assessment of the state of jaguar (*Panthera onca*) in Venezuela. *Biological Conservation* 206: 132–142.
- Jeźdrzejewski, W., R. Carreño, A. Sánchez-Mercado, K. Schmidt, M. Abarca, H. S. Robinson, E. O. Boede, R. Hoogesteijn, Á. L. Viloria, H. Cerda, G. Velásquez & S. Zambrano-Martínez. 2017b. Human-jaguar conflicts and the relative importance of retaliatory killing and hunting for jaguar (*Panthera onca*) populations in Venezuela. *Biological Conservation* 209: 524–532.
- Karanth, K. U., N. S. Kumar, J. D. Nichols, W. A. Link & J. E. Hines. 2004. Tigers and their prey: predicting carnivore densities from prey abundance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 4854–4858.
- Kelly, M. J. 2008. Design, evaluate, refine: camera trap studies for elusive species. *Animal Conservation* 11: 182–184.
- Kelly, M. J. & E. L. Holub. 2008. Camera trapping of carnivores: trap success among camera types and across species, and habitat selection by species, on Salt Pond Mountain, Giles County, Virginia. *Northeastern Naturalist* 15: 249–262.
- Krebs, C. J. 2001. *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. San Francisco: Benjamin Cummings-Addison Wesley Longman Inc.
- Ludlow, M. E. & M. E. Sunquist. 1987. Ecology and behavior of ocelots in Venezuela. *National Geographic Research* 3: 447–461.
- Meiri, S., T. Dayan & D. Simberloff. 2004. Body size of insular carnivores: little support for the island rule. *The American Naturalist* 163: 469–479.
- Molina, M. & J. Molinari. 1999. Taxonomy of Venezuelan white-tailed deer (*Odocoileus*, Cervidae, Mammalia), based on cranial and mandibular traits. *Canadian Journal of Zoology* 7: 632–645.
- Molinari, J. 2007. Variación geográfica en los venados de cola blanca (Cervidae, *Odocoileus*) de Venezuela, con énfasis en *O. margaritae*, la especie enana de la Isla de Margarita. *Memoria de la Fundación la Salle de Ciencias Naturales* 167: 29–72.
- Monroy-Vilchis, O., O. Sánchez, U. Aguilera-Reyes, P. Suárez & V. Urios. 2008. Jaguar (*Panthera onca*) in the State of Mexico. *The Southwestern Naturalist* 53: 533–537.
- Palomares, F., M. Delibes, E. Revilla, J. Calzada & J. M. Fedriani. 2001. Spatial ecology of Iberian lynx and abundance of European rabbits in southwestern Spain. *Wildlife Monographs* 148: 1–36.
- Purvis, A., J. L. Gittleman, G. Cowlishaw & G. M. Mace. 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 267: 1947–1952.
- Rios-Uzeda, B., H. Gómez & R. B. Wallace. 2006. Habitat preferences of the Andean bear (*Tremarctos ornatus*) in the Bolivian Andes. *Journal of Zoology* 268: 271–278.
- Ripple, W. J., J. A. Estes, R. L. Beschta, C. C. Wilmers, E. G. Ritchie, M. Hebblewhite, J. Berger, B. Elmhagen, M. Letnic & M. P. Nelson. 2014. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science* 343: 1241484.
- Robinson, J. G. & E. L. Bennett. 2004. Having your wildlife and eating it too: an analysis of hunting sustainability across tropical ecosystems. Pp.: 397–408. In: *Animal Conservation Forum*. Cambridge University Press.
- Sánchez, J. 2006. *Inventario de fauna de la Península de Macanao, Estado Nueva Esparta. Serie Informes Técnicos ONDB/*

- IT/424. Maracay: Ministerio del Ambiente. Viceministerio de Conservación Ambiental. Oficina Nacional de Diversidad Biológica. Centro Nacional de Conservación de Recursos Genéticos. Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande, 22 pp.
- Sanz, V. 2004. Ecología de *Amazona barbadensis* (Aves: Psittacidae). Caracterización y uso de hábitat en la Península de Macanao (Isla de Margarita) a diferentes escalas espaciales y temporales. Caracas: Universidad Central de Venezuela.
- Sanz, V. 2007. ¿Son las áreas protegidas de la Isla de Margarita suficientes para mantener su biodiversidad? Análisis espacial del estado de conservación de sus vertebrados amenazados. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 167: 111–130.
- Wang, E. 2002. Diets of ocelots (*Leopardus pardalis*), margays (*L. wiedii*), and oncillas (*L. tigrinus*) in the Atlantic Rainforest in southeast Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 37: 207–212.
- Wilkie, D. S., E. L. Bennett, C. A. Peres & A. A. Cunningham. 2011. The empty forest revisited. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223: 120–128.
- Woodroffe, R. 2000. Predators and people: using human densities to interpret declines of large carnivores. *Animal Conservation* 3: 165–173.

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:E561593A-FC19-4512-B6D2-B6386360BF00>

Generic reassignments of satyrine butterflies from Colombia and Venezuela (Lepidoptera: Nymphalidae)

Reasignaciones genéricas de mariposas satírinas de Colombia y Venezuela (Lepidoptera: Nymphalidae)

M. Gonzalo Andrade-C.¹, Ángel L. Viloría², Efraín R. Henao-Bañol^{1,4}
& Jean-François Le Crom³

¹Instituto de Ciencias Naturales - ICN, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.

²Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), km 11 carretera Panamericana, Altos de Pipe, Edo. Miranda, Venezuela.

³Calle 45 N° 9-42, ofic. 202, Edif. Carlec, Bogotá, Colombia.

⁴Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. Calle 20, No. 5-44, Bogotá, D. C., Colombia

Correspondencia: M. G. Andrade-C.: mgandradec@unal.edu.co

(Recibido: 05-03-2018 / Aceptado: 08-11-2018)

ABSTRACT

Four genera of butterflies belonging to the Nymphalidae: Satyrinae are erected, diagnosed, described and discussed in order to reassign ten species recently classified within the genus *Magneuptychia* Forster, several of which occur in Colombia and Venezuela: *Nubila* Viloría, Andrade & Henao, **gen. nov.** (to include *Euptychia gera* Hewitson, *E. metagera* Butler, *E. moderata* Weymer, *E. nortia* Hewitson, *E. purusana* Aurivillius and *E. segesta* Weymer), *Macrocissia* Viloría, Le Crom & Andrade, **gen. nov.** (including *Neonympha iris* C. Felder & R. Felder and *Euptychia inani* Staudinger), *Colombeia* Viloría, Andrade & Le Crom, **gen. nov.** (including *Euptychia mycalesis* Röber) and *Omacha* Andrade, Viloría, Henao & Le Crom, **gen. nov.** (including *Magneuptychia pax* Huertas, Lamas, Fagua & Willmott). Additionally, *Euptychia tiessa* Hewitson is transferred to the genus *Satyrotaygetis* Forster, which is revised. Eleven new combinations are established, one new synonym is proposed and two species are reinstated.

Keywords: *Cissia*, *Colombeia* **gen. nov.**, *Euptychia*, *Huberonympha*, *Macrocissia* **gen. nov.**, *Magneuptychia*, *Neonympha*, *Nubila* **gen. nov.**, *Omacha* **gen. nov.**, *Satyrotaygetis*, *Splendeuptychia*, *Stevenaria*.

RESUMEN

Se erigen, diagnostican, describen y discuten cuatro géneros de mariposas pertenecientes a las Nymphalidae, Satyrinae, con el fin de reubicar diez especies recientemente clasificadas dentro del género *Magneuptychia* Forster, varias de las cuales se encuentran en Colombia y Venezuela: *Nubila* Viloría, Andrade & Henao, **gen. nov.** (para incluir *Euptychia gera* Hewitson, *E. metagera* Butler, *E. moderata* Weymer, *E. nortia* Hewitson, *E. purusana* Aurivillius y *E. segesta* Weymer), *Macrocissia* Viloría, Le Crom & Andrade, **gen. nov.** (incluyendo *Neonympha iris* C. Felder & R. Felder y *Euptychia inani* Staudinger), *Colombeia* Viloría, Andrade & Le Crom, **gen. nov.** (incluyendo *Euptychia mycalesis* Röber) y *Omacha* Andrade, Viloría, Henao & Le Crom, **gen. nov.** (incluyendo *Magneuptychia pax* Huertas, Lamas, Fagua & Willmott). Adicionalmente se transfiere *Euptychia tiessa* Hewitson al género *Satyrotaygetis* Forster, el cual se revisa. Se establecen once nuevas combinaciones, se propone un nuevo sinónimo y se restituyen dos especies.

Palabras clave: *Cissia*, *Colombeia* **gen. nov.**, *Euptychia*, *Huberonympha*, *Macrocissia* **gen. nov.**, *Magneuptychia*, *Neonympha*, *Nubila* **gen. nov.**, *Omacha* **gen. nov.**, *Satyrotaygetis*, *Splendeuptychia*, *Stevenaria*.

INTRODUCTION

The apparent polyphyletic and paraphyletic natures of the genus *Magneuptychia*, as loosely diagnosed by Forster (1964), has been pointed out by Murray & Prowell (2005: 72), Marín (2011: 13, 84); Marín *et al.* (2011: 9, 10; 2017: 768, 774, 781, 182) and Costa *et al.* (2016: 200). The latter authors discussed this historical case in some detail and designated a Neotype for *Papilio libye* Linnaeus, the type species of *Magneuptychia* Forster. This nomenclatural act, followed by a comparative study of morphology and the consideration of genetic evidence available through phylogenies recently published by molecular scientists, allowed for the establishment of the boundaries of the genus based on morphological singularities of its type species and the application of basic logic. Thus, Costa *et al.* (2016) recognized only three nominal species within the genus: *M. libye*, *M. libyoidea* Butler and *M. lethra* Möschler (plus one yet to be described), and explicitly excluded 36 taxa from *Magneuptychia*. Notwithstanding the foregoing, recent work by a number of experts has deliberately chosen to disdain such taxonomic proposal (Huertas *et al.* 2016, Marín *et al.* 2017, Zacca *et al.* 2017), even if their results may appear contradictory with their approaches.

In inventorying and classifying the satyrine butterfly fauna of our countries, Colombia and Venezuela, we have dealt with the generic allocation of a number of species formerly assigned to *Magneuptychia*. In this article we erect, diagnose, describe and discuss four genera belonging to the Nymphalidae, Satyrinae, in which we reassign ten species: *Nubila* Viloría, Andrade & Henao, **gen. nov.** (for *Euptychia gera* Hewitson, *E. metagera* Butler, *E. moderata* Weymer, *E. nortia* Hewitson, *E. purusana* Aurivillius and *E. segesta* Weymer), *Macrocissia* Viloría, Le Crom & Andrade, **gen. nov.** (for *Neonympha iris* C. Felder & R. Felder and *Euptychia inani* Staudinger), *Colombeia* Viloría, Andrade & Le Crom, **gen. nov.** (for *Euptychia mycalesis* Röber) and *Omachia* Andrade, Viloría, Henao & Le Crom, **gen. nov.** (for *Magneuptychia pax* Huertas, Lamas, Fagua & Willmott). Additionally, we transfer *Euptychia tiessa* Hewitson to the genus *Satyrotaygetis* Forster, which is revised.

MATERIALS AND METHODS

Apart from collateral biological evidence gathered from published sources and considered in the discussion of this article to support our systematic hypotheses, this study is solely based upon the common practices of comparative morphology: observation, recognition and interpretation of homologies. The resulting taxonomy constructed with the information thus generated obeys logical inference of

set theory. We classify in the same category one or more species that share similar and equivalent morphological traits. Each group of species embraced by the four entities herein treated as new genera share common distinctive phenotypic characters in wing venation and wing visual pattern, as well as in the shape and proportions of certain major structures of the male genitalia. The sharing of those morphological traits appears sufficiently informative for our purposes and makes cohesive each of the proposed species groups. Therefore, their taxonomy coherent and plausible, but by no means exempt of further test by appropriate modern genetic techniques.

In this work we recognize fourteen species and allocate them in five genera. In the past, those species had been described as, or arbitrarily ascribed, to *Euptychia* Hübner (1818), *Splendeuptychia* Forster (1964) and/or *Magneuptychia* Forster (1964).

Members of *Euptychia*, as defined in modern taxonomy exhibit some, possibly unique, morphological characters (Singer *et al.* 1983, Murray 2001, Viloría 2007, Neild *et al.* 2014), that are entirely absent in our four new genera.

In part for this reason, morphological diagnoses for the new genera established in this paper are almost entirely based on comparisons with *Splendeuptychia* and *Magneuptychia*. In few cases we exceptionally invoke characters distinctive for the genera *Cissia* Doubleday (1848), *Satyrotaygetis* Forster (1964), *Huberonympha* Viloría & Costa (in Costa *et al.* 2016) and *Stevenaria* Viloría *et al.* (in Costa *et al.* 2016). However, elementary structures of the wing pattern characteristic for all ten genera are abstracted in comparative Table 1. In our opinion other satyrine butterfly genera known in the American continent bear not enough resemblance to the taxa herein treated and they have not been taken into consideration.

Nomenclatural acts in this work follow the provisions of the latest edition of the International Code of Zoological Nomenclature (ICZN 1999).

Technical procedures

Morphological examinations were performed on dry museum specimens kept in standard entomological cabinets. As indicated for each case, they are in the custody of individuals or institutions mentioned in the abbreviations section, below. When necessary for study, a limited number of samples were dissected, chemically treated according to the purpose by following well known protocols, and their structures cleaned under magnification with appropriate microdissecting tools by standard methods and preserved either in liquid (ethanol/glycerin for genitalia) or in fixing media (euparal in glass slides for diaphanized wings). Most of this entomological material had been collected by some

of the authors in multiple expeditions to several natural regions of Colombia and Venezuela. In those cases the butterflies were set, labeled, dissected and generally studied and photographed locally by each author. When necessary we have used magnifying optic devices and various sources of artificial illumination, like several brands and models of stereomicroscopes (Leica, Wild, Olympus) with coupled cameras, both lucid and photographic, for producing precision drawings and colour pictures, respectively. Manual 35 mm digital photographic cameras have also been used to record all specimens examined and their data labels.

Abbreviations

comb. nov.: *combinatio nova*; **e. g.:** *exempli gratia*;
FWL: Forewing length; **gen. nov.:** *genus novo*; **gen. rev.:** genus revised; **ICN:** Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., Colombia; **i. e.:** *id est*; **IVIC:** Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Centro de Ecología, Altos de Pipe, Venezuela; **JFLC:** Collection of Jean-François Le Crom, Bogotá, Colombia; **MALUZ:** Museo de Artrópodos, Facultad de Agronomía, La Universidad del Zulia, Maracaibo, Venezuela; **MC:** Collection of Mauro Costa, Caracas, Venezuela; **MHNUC:** Museo de Historia Natural, Universidad de Caldas, Manizales, Colombia; **MIZA:** Museo del Instituto de Zoología Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay, Venezuela; **NHMUK:** The Natural History Museum, London, United Kingdom; **MNKB:** Museum für Naturkunde, Berlin, Germany; **SMTD:** Staatssammlung Museum für Tierkunde, Dresden, Sajonia, Germany; **ZSM:** Zoologisches Staatssammlung München, Munich, Germany; **sp. restit.:** *speciebus restituit*; **syn. nov.:** *synonymum novo*; **TL:** Type locality.

RESULTS

Nubila Viloría, Andrade & Henao, **gen. nov.** (Figs. 1, 2, 10, 11, 12)

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:act:5C8ACA7D-8F2D-4FEB-BC57-984013C375C5>

Type species: *Euptychia gera* Hewitson, 1850; herein designated.

Diagnosis

Butterflies of small to medium size (FWL: 17.5-23 mm), superficially comparable in size and general aspect to

those of *Splendeuptychia* Forster *sensu stricto**. However, it differs from the latter by having two well defined forewing underside central bands in postbasal and discal positions (faint and thin, postbasal and postdiscal in *Splendeuptychia*, the latter much more divergent towards the tornus). Hindwing ocellus prominent on Cu1, with two pupillae in *Nubila*, only one in *Splendeuptychia*. Differs from *Magneuptychia* Forster *sensu stricto*** by having a smaller size and by lacking the sixth ocellus on the anal margin on the hindwing underside. Forewing vein R2 emerges very close to the root of R3+R4+R5 at the anterior distal extremity of the discal cell (similarly in *Cissia* Doubleday, *Colombeia*, **gen. nov.** and *Macroscissia*, **gen. nov.**); in *Magneuptychia*, *Satyrotaygetis* Forster, *Stevenaria* Viloría *et al.* and *Huberonympha* Viloría & Costa, R2 emerges well before the end of the discal cell, closer to the root of R1; Sc ends at two fifths of the length of the Costa, as in *Stevenaria* (but approximately at the middle point of the Costa in *Cissia*, *Magneuptychia*, *Satyrotaygetis*, *Huberonympha*, *Colombeia*, **gen. nov.** and *Macroscissia*, **gen. nov.**). Forewing crossvein m1-m2, forming a distinct angle that points basad, from this angle emerges a short, but distinct recurrent veinlet, into the discal cell. Both angle and veinlet missing in *Cissia*, *Magneuptychia* and *Huberonympha*, but present in *Satyrotaygetis*, *Stevenaria*, *Colombeia*, **gen. nov.** and *Macroscissia*, **gen. nov.** (see below). Male genitalia with saccus slender, about same length as uncus (similarly to *Satyrotaygetis*, which exhibits more robust saccus and uncus; slightly shorter than uncus in *Macroscissia*, **gen. nov.**, notably shorter than uncus in *Cissia*, *Magneuptychia*, *Splendeuptychia*, *Huberonympha* and *Omachia*, **gen. nov.**; much longer than uncus in *Stevenaria*); valvae simply subtriangular (similar to *Splendeuptychia* and *Huberonympha*, but not quite as elongated as in *Magneuptychia*; not subrectangular as in *Cissia*, not hooked as in *Stevenaria*, not spine-tipped as in *Satyrotaygetis*, *Colombeia*, **gen. nov.** and *Macroscissia*, **gen. nov.**, not tricuspid at the tip as in *Omachia*, **gen. nov.**); aedeagus shorter than uncus, a character not shared with any of the nine genera herein compared with.

Description

Antennae relatively short, reaching to one third of the costa. *Forewings* subtriangular, apex and tornus rounded, *hindwings* suboval, outer margin slightly sinuous. *Venation* (Figs. 1, 2): forewing subcosta notably swollen at

* It is our criterion that only its type species, *Euptychia ashna* Hewitson (1869), and *Euptychia ambra* Weymer (1911), strictly qualify to belong to *Splendeuptychia* Forster. Other species allocated in that genus by several authors, as arranged in Warren *et al.* (2012b) are in need of generic re-assignment.

** As re-defined by Costa *et al.* (2016).

basal half, gradually diminishing until third quarter its length, ending at two fifths of costa; R1 independently emerging at distal quarter of discal cell, ending within third fifth of the costa; R2 independent, emerging much closer to root of R3-R5 than to R1; root of R3, R4 and R5 emerging from anterior extremity of discal cell; R5 ending at apex; R3 and R4 ending more or less equidistant from the end of R2 and R5; M1, M2, M3, Cu1 and Cu2 all independent, emerging from the discal cell; crossvein m1-m2 forming a distinct angle pointing basad; a short but distinct recurrent veinlet emerging from its angle inside the discal cell; m2-m3 longer than m1-m2, slightly curved distad; root of Cubitals notably swollen at basal half, closing the cell at base with the swollen basal portion of Sc; A2 not inflated, independent, slightly sinuous at basal third; discal cell about half of wing length. Hindwing humeral present, but short and diffuse; all principal veins independent; Sc + R1 emerging at base of cell, ending at two thirds of costa; Rs ending at apex; A2 and A3 independent but their basal portions running together for about one fifth of A3, then diverging; m3-cu1 nearly half length of m1-m2, m2-m3 and cu1-cu2 about one and a half the length of m1-m2; discal cell about three fifths of wing length. *Ocellar pattern* as described in Table 1. *Male genitalia* (Figs. 10-12): tegumen dome-like, relatively small (shorter than uncus); base of uncus lanceolate, clearly distinguished from tegumen; subunci well formed, almost as long as uncus, robust at base; vinculum stylized but strong; appendices angulares regularly developed but not very conspicuous; saccus flattened dorsoventrally, laterally slender, tubular, slightly curved upwards, shorter than uncus; valvae subtriangular, externally covered by short setae, only finely irregular along the dorsal edge between the ampulla and the cucullus; aedeagus shorter than uncus, thickset.

Derivatio nominis

As an adjective *Nubila* means “clear” in Latin, but it also means “clouds” as a substantive. Both meanings evoke visual reminiscences of the white colour pattern of the males of *Euptychia gera* Hewitson, its sexually dimorphic, type species. Among its known congeners, appropriately defined here by other relations of homology, males of *E. metagera* Butler are the only representatives in the group to share a comparable whitish aspect.

Species belonging to Nubila

Nubila gera (Hewitson, 1850), **comb. nov.**
 [*Euptychia gera* Hewitson, MS, pl. 63, fig. 4 (female)],
nomen nudum

Euptychia gera Hewitson, 1850: 439-440 [female]
 [TL: Amazon]
Neonympha gera (Hewitson); Herrich-Schäffer, 1865: 70.
Euptychia gera Hewitson; Westwood, 1850: pl. 63, fig. 4, 1851: 373; Butler, 1867a: 494; 1868: 35; 1877: 121; Kirby, 1871: 54; 1879: 134; Weymer, 1911: 215; Gaede 1931: 447; Lamas, 1969: 346; Lewis, 1973, 1987: 233, pl. 58, fig. 2 (male); d’Abrera, 1988: 770, 771, row [8] figs. [1] (male dorsal), [2] (male [sic] dorsal)(misidentification of *E. metagera* Butler, female), row [9] figs. [1] (female dorsal), [2] (male ventral), 874; 2001: 183, pl. 137, fig. 17 (male); Overal & da Silva, 2002: 532; Shou *et al.*, 2006: 84.
Euptychia hiemalis Butler, 1867a: 494 [male]. [TL: Amazons]
Euptychia hiemalis Butler; Butler, 1867b: 109, pl. 12, fig. 4; 1868: 35; 1877: 121; Kirby, 1871: 54; Druce, 1876: 213; Weymer, 1911: 215; Aurivillius, 1929: 158; Gaede, 1931: 451; d’Abrera, 1988: 789, 874.
Euptychia metaleuca distinguenda Bryk, 1953: 58-59 [female] [TL: Manaos, sv. Amaz.] (synonymy established by Lamas, 2004: 220)
 [*Magneuptychia gera* (Hewitson); Forster, 1964: 126, 127 fig. 153 (male genitalia) (misidentification)]
Splendeuptychia distinguenda (Bryk); Forster, 1964: 130.
Magneuptychia gera (Hewitson); Brown, 1991: 376; T. & L.: Racheli, 2001: 329; Brévignon, 2008: 73, 82, 84, 93, pl. 4, figs. 39a, 39b (male genitalia), 39c; Pascal *et al.*, 2015: 108. 111 fig. F (male); Huertas *et al.*, 2016: 7.
Magneuptychia gera gera (Hewitson); Lamas, 2004: 220; Rodríguez & Miller, 2013: 210.
M.[agneuptychia] gera (Hewitson); Costa *et al.*, 2016: 199.
 [¿?] *gera* Hewitson; Costa *et al.*, 2016: 204.
 [¿?] *hiemalis* Butler; Costa *et al.*, 2016: 204.

Nubila metagera (Butler, 1867), **comb. nov.**

Euptychia metagera Butler, 1867a: 494 [male]. [TL: Ega, U. Amazons]
Euptychia metagera Butler; Butler, 1867b: 109, pl. 11, fig. 4; 1868: 35; 1877: 121; Kirby, 1871: 54; Weymer, 1911: 215; Gaede, 1931: 454; d’Abrera, 1988: 770, 771, figs. [1] (male syntype, dorsal), [2] (male ventral), 875.
Euptychia nortia abrahami Bryk, 1953: 63 [female]
 [TL: Tarocúa, Sv. Amaz.] (synonymy established by Lamas, 2004: 220); Costa *et al.*, 2016: 199 (as a synonym)

- Splendeuptychia abrahami* (Bryk); Forster, 1964: 130.
[*Euptychia gera* Butler; d'Abrera, 1988: 771, row [9],
fig. 2 (female dorsal misidentification)]
- Magneuptychia metagera* (Butler); Lamas, 2004: 220;
Rodríguez & Miller, 2013: 210.
- E.[uptychia] metagera* (Butler); Costa *et al.*, 2016: 199.
[? ?] *metagera* Butler; Costa *et al.*, 2016: 204.
- Nubila moderata* (Weymer, 1911), **comb. nov.**
- Euptychia nortia* Hewitson f. *moderata* Weymer, 1911:
214, pl. 48 row g. [female] [TL: Mapiri, Bolivia]
- Euptychia moderata* Weymer; Aurivillius, 1929: 158;
Lamas, 1969: 346.
- Euptychia nortia* Hewitson ab. *moderata* Weymer; Gaede,
1931: 457.
- Splendeuptychia moderata* (Weymer); Forster, 1964:
130 [type examined].
- [*Euptychia nortia* Hewitson; d'Abrera, 1988: 771, row
[1], fig. [5] (female dorsal) (misidentification)]
- M.[agneuptychia] moderata moderata* (Weymer); Lamas
et al., 1991: 10.
- M.[agneuptychia] moderata* (Weymer); Robbins *et al.*,
1996: 231.
- Magneuptychia moderata* (Weymer); Lamas, 2003:
203; 2004: 220; Murray & Prowell, 2005: 69, 72, 73,
75, 76; Peña *et al.*, 2010: 247, 250 fig. 2, 251 fig. 3,
253 fig. 4.
- E.[uptychia] moderata* Weymer; Costa *et al.*, 2016: 199.
[? ?] *moderata* Weymer; Costa *et al.*, 2016: 204.
- Nubila nortia* (Hewitson, 1862), **comb. nov.**
- Euptychia nortia* Hewitson, 1862: pl. [44], n. 2, fig. 2
[male] [TL: Amazon]
- Neonympha nortia* (Hewitson); Herrich-Schäffer,
1865: 70.
- Euptychia nortia* Hewitson; Butler, 1867a: 494; 1868:
35; 1877: 121; Kirby, 1871: 54; 1879: 134; Staudinger,
1886: tfl. 80; 1887: 225; Weeks, 1905: 29;
Weymer, 1911: 214, pl. 49, row a; Gaede, 1931: 457;
d'Abrera, 1988: 770, 771, row [1], figs. [3] (male
dorsal), [4] (female dorsal, erroneously identified as
male), [5] (female dorsal, misidentification of *E. moderata*
Weymer), row [2], figs. [4] (male ventral), [5]
(female ventral, misidentified as male), 876; Shou
et al., 2006: 85.
- Euptychia nortia* Hewitson f. *nobilis* Weymer, 1911:
214, pl. 49 row a, **syn. nov.** [female] [TL: Tabatinga,
Amazon, Brazil]
- E.[uptychia] nortia* Hewitson; Aurivillius, 1929: 158.
- Euptychia nortia* Hewitson ab. *nobilis* Weymer; Gaede,
1931: 457.
- Magneuptychia nortia* (Hewitson); Forster, 1964: 126,
127 fig. 152 (male genitalia), 130; Lewis, 1973,
1987: 233, 234, pl. 60, fig. 3 (female, *nec* male); Costa
et al., 2016: 199.
- Splendeuptychia nobilis* (Weymer); Forster, 1964: 130.
- Magneuptychia gera nobilis* (Weymer); Lamas, 2004:
220.
- Magneuptychia gera nortia* (Weymer); Lamas, 2004:
220.
- E.[uptychia] nobilis* Weymer; Costa *et al.*, 2016: 199.
[? ?] *nobilis* Weymer; Costa *et al.*, 2016: 204.
[? ?] *nortia* Hewitson; Costa *et al.*, 2016: 204.
- Nubila purusana* (Aurivillius, 1929), **comb. nov.**
- Euptychia purusana* Aurivillius, 1929: 158, fig. 1 [male].
[TL: Rio Purus, Amazon]
- Euptychia purusana* [sic] Aurivillius, 1929: 158.
- Euptychia purusana* Aurivillius; Gaede, 1931: 462.
- [*Euptychia* ? *segesta* Weymer; d'Abrera, 1988: 771, row
[3], fig. [2] (male ventral, misidentification)]
- S.[plendeuptychia] purusana* (Aurivillius); Lamas *et al.*,
1991: 10; Robbins *et al.*, 1996: 232.
- Splendeuptychia purusana* (Aurivillius); Lamas, 2004:
222; Brévignon, 2008: 80, 82, 84, 94, pl. 6, figs. 65a,
65b (male genitalia), 65c; Peña *et al.*, 2010: 247, 250
fig. 2, 251 fig. 3, 253 fig. 4; Brévignon & Benmesbah,
2012: 52 (Brévignon 2008 and the last probably
misidentifications of an undescribed taxon).
- Nubila segesta* (Weymer, 1911), **comb. nov.**
- Euptychia segesta* Weymer, 1911: 214-215, pl. 51, row b
[male] [TL: Gramal near Muzo, Colombia]
- Euptychia segesta* Weymer; Apolinar, 1928: 14; Gaede,
1931: 464; d'Abrera, 2001: 183, pl. 137, fig. 18
(male); Shou *et al.*, 2006: 85.
- Euptychia* ? *segesta* Weymer; d'Abrera, 1988: 770, 771,
row [3], figs. [2] (male ventral) (misidentification of
E. purusana Aurivillius), [3] (male ventral), 877.
- M.[agneuptychia] segesta* (Weymer); Robbins *et al.*,
1996: 231.
- Magneuptychia segesta* (Weymer); Lamas, 2004: 220.
- E.[uptychia] segesta* Weymer; Costa *et al.*, 2016: 199.
[? ?] *segesta* Weymer; Costa *et al.*, 2016: 204.
- Weymer's treatment of the species herein assigned to *Nubila*, **gen. nov.**, is partly misleading. He did not illustrate any sex of either *Euptychia gera* (= *E. hiemalis*) nor *E. metagera* (= *E. nortia abrahami*). In the first case, he correctly identified the female, whose pattern description corresponds well with that of the female syntype of *Euptychia gera* at the NHMUK (examined), but wrongly

described the male of *Euptychia metagera* (syntype examined, NHMUK) under the name of *E. gera* Hewitson. On the other hand, his description of *E. hiemalis* appears correct, but he did not notice that it is in fact the strongly dimorphic male of *E. gera*. The latter name has 17 years precedence over the first. The description of *E. metagera* given by Weymer also matches well the taxon described originally by Butler under that name. We believe that Weymer also made a mistake in describing a female for *Euptychia nortia* Hewitson that does not correspond to that species (p. 214). Its illustrations (pl. 49 row a) appear much closer to *E. purusana* Aurivillius, but might represent an undescribed taxon from French Guyana, whose male is identified and illustrated as *Splendeuptychia purusana* (Aurivillius) by Brévignon (2008: 80, 84, pl. 6, figs. 65a, b, c). Weymer may have referred to the female he illustrated when mentioning Cayenne as a locality for *E. nortia*. We do not know of any reliable record of *nortia* for the Guyana region. The female of *Nubila nortia*, **comb. nov.**, corresponds to what is described by Weymer as form *nobilis*, **syn. nov.** (1911: 214, pl. 49, row a). It is also appropriately illustrated by Lewis (1973, 1987: pl. 60, fig. 3) and in the photograph by K. Garwood of one specimen from the surroundings of Cacaullandia (Rancho Grande) in the state of Rondonia, Brazil (under *Magneuptychia gera nortia* in Warren *et al.* 2012).

The male genitalia illustrated by Forster (1964: 127, fig. 153; herein reproduced in our Fig. 11) for "*Magneuptychia*" *gera* does not correspond to this taxon, although it appears to represent another species of *Nubila*, **gen. nov.** We herein illustrate both male genitalia (Fig. 10) and wing venation (Fig. 1) for this species, the type of the genus.

Material examined

Nubila gera: BRAZIL: 1 female, Amazon, Hew. Coll. 79-69, B. M. Type No. Rh. 3187, *Euptychia gera* Hew., Type [Syntype], 1 male, Amazonas, coll. By Wallace, 51-119, B. M. Type No. Rh. 3186, *Euptychia hiemalis* Butl., Type [Syntype] (NHMUK); COLOMBIA: Amazonas: 2 males, La Pedrera, Río Apaporis, 165 m, 9.xi. 1994, leg. G. Andrade-C., GAC 6678, 6680, ICN-MHN-L 12634, 12635; Caquetá: 1 female, Araracuara, Río Mesay, Puerto Abeja, 450 m, 27.i.1998, leg. M. Porras, MP 171, ICN-MHN-L 24465; 2 males, 1 female, 13.i.1998, leg. M. Porras, MP 26, 20, 30, ICN-MHN-L 223724, 11311, 24466, Gen. 1978; 2 females, San Vicente del Caguán, Caño Ima, 4.viii.1992, leg. J. Langley, ICN-MHN-L 12040, 12039; 2 females, San Vicente del Caguán, Caño Ima, 4.viii.1992, leg. J. Langley, ICN-MHN-L 12039, 12040; 1 female, San Vicente del Caguán, Mamachi, 21.vi.1992, leg. L. Langley, ICN-MHN-L 9047; Guainía: 1 male, 1 female, Inirida, La

Ceiba, 3,6329720 N, -67,8894720 W, 103 m, 21.iii.1998, leg. A. Gabanzo, ICN-MHN-L 23723, 35990 (ICN); Guaviare: 2 females, Calamar, Río Tunia, 1.490833 N, -72.876111 W, 240 m, 17.ii.2017, leg. E. Henao, EH 95, 219, ICN-MHN-L 18928, 18929 (ICN); 1 male San José de Guaviare, i.[19]92, leg. J. Urbina?; 1 male, same data, xi. [19]91; 1 male, same data, ix.[19]92; 2 males [1 Genit. JFL 603] (JFLC); Vaupés: 1 male, Taraira, Estación Caparú, 2.ix.[19]93+, leg. J. Pinzón (JFLC); 1 female, Cararu, La Libertad, 300 m., 5.ix. 1993, leg. G. Fagua, ICN-MHN-L 12340; 1 male, Pacoa, Quebrada Jotabeya, Comunidad Jotabeya -0,6147220 S, -70,1897777 W, 328 m., 27.iii.2009, leg. L. González, ICN-MHN-L 25082; 1 female, Pacoa, Río Apaporis, comunidad de Jirijirimo, -0,4400000 S., -70,9607770 W., 360 m., 21.iii.2009, leg. L. González, ICN-MHN-L25079; 1 female, same data, 19.iii.2009 ICN-MHN-L 25080; 1 female, same data, 21.iii.2009, ICN-MHN-L 25081; 1 female, same data, 27.iii.2009, ICN-MHN-L 25108; 1 male, Pacoa, Quebrada Jotabeya, Comunidad Buenos Aires -00°01'21,3" S, -71°00'09,4" W, 181 m., 21.ii.2018, leg. E. Henao; 1 male, Soratama – Río Apaporis, 250 m, iii.1952, leg. L. Richter, ICN-MHN-L 18881; 1 male Serranía de Chiribiquete bajo el Tepui, 24.viii.1994, leg. J. Langley, ICN-MHN-L 18889; VENEZUELA: 1 male, Amazonas, Morganito, 21.vii.2012, col. Mattei [Wing prep. ALV014-17 (fig. 1)]; 1 female, same locality, 6.xi.2014 [Genit. prep. ALV-566-17]; 1 female, same locality, 11.x.2015; 3 males [1 Genit. prep. ALV-521-14 (fig. 10)], Amazonas, Mpio. Guainía, camino Yavita-Maroa, 2° 55'16" N, 67° 26'25" W, 300 m, 29-31.viii. 1996, cols. J. Camacho, A. Heenan (MALUZ); 2 males, 1 female, Amazonas, Raudal del Danto, 5°02'39" N; 67°33'40" W, 100 m, 19.xii.2016, M. Costa (IVIC). **Nubila metagera**: BRAZIL: 1 male, Ega, U. Amazons, H. W. Bates, Godman-Salvin coll. 1904-1, *Euptychia metagera* Btl., B. M. Type No. Rh. 3188, Type [Syntype] (NHMUK); COLOMBIA: Amazonas: 1 female, La Pedrera, 1 Kilómetro arriba trocha centro Providencia, 205 m, 16.xi.1994, leg. G. Andrade-C. GAC 6770, ICN-MHN-L 12871; Caquetá: 2 males, San Vicente del Caguán, Morichal Caño Rico, forest path, leg. J. Langley ICN-MHN-L 9045, 9046 [Wing prep. ALV052-17 (fig. 2), Genit. prep. ALV568-17]; Vaupés: 1 male, Caparu, camino a mina "La Libertad", 290 m, 29.viii.1993, leg. G. Fagua, G10-0175, ICN-MHN-L 12329; 1 female, Pacoa, Río Apaporis, Comunidad de Jirijirimo, -0,4400000 S, -70,960777 W, 350 m, 19.iii.2009, leg. González-M., L. A. leg. ICN-MHN-L 23083 (ICN); 1 female, Serranía de Chiribiquete, camino hacia el Tepui, leg. J. Langley, 31.vii.1994, ICN-MHN-L 18888; 1 female, Serranía de Chiribiquete, camino hacia el Tepui, leg. J. Langley,

7.viii.1994, ICN-MHN-L 18880; 1 female, Serranía de Chiribiquete, camino hacia el Tepui, 7.viii.1994, ICN-MHN-L 18873; 1 female, Taraira, Estación Caparú, 2 sem. 93+, leg., J. Pinzón [Genit. JFL 612] (JFLC); **VENEZUELA: Amazonas:** 1 male, Morganito, 11.x.2015, Col. Mattei (IVIC). **Nubila moderata: BOLIVIA:** 1 male, Mapiri, Collection v. Rosen, Cotypus Nr. *Euptychia moderata* Weym., Zoologische Staatssammlung München (ZSBS). **Nubila nortia: BRAZIL: Amazon:** 1 male, Hewitson Coll. 79-69, *Euptychia nortia* Hew. 2, B. M. Type No. 3185, *Euptychia nortia* Hew., Type [Syntype] (NHMUK); 1 female, Brasília, sept., Taperjos Präparat Nr. SA 108 Zoolog. Staatssammlung München; 1 male Brasília, sept., Rio Madeird, Manicore Jr., Amazonas Coll. Fassl in Coll. Arp.; 1 male, Brasília, sept., Tapajos viii. 20. Leg. Jr. Bug, Präparat Nr. SA 142 Zoolog. Staatssammlung München; 1 male, Brasília, sept. Tapajos, Amazonas, Coll. Fassl in Coll. Arp.; 1 male, Amazonas, Coll. Fassl in Coll. Arp., Präparat Nr. SA 109 Zoolog. Staatssammlung München (fig. 12, reproduced from Forster 1964) (ZSM); **Nubila purusana:** no specimens examined. **Nubila segesta: COLOMBIA: Caldas:** 1 female, Manzanares, 19.xii.1992, leg. J. Salazar [Genit. JFL 618] (JFLC); 1 female, La Victoria, 1946, leg. E. Schmidt-Mumm, MHN-UC 303 (ICN); **Tolima:** 1 male, Lérída, vereda el Bledo, Finca El Bledo, 4, 8946100 N, -74,9696600 W, 9.viii.2009, leg. L. Ospina, 293 m, ICN-MHN-L 32239.

***Macrocissia* Viloria, Le Crom & Andrade, gen. nov.**

(Figs. 3, 4, 13, 14, 15)

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:act:879ECA3B-C455-478E-AF80-1AB2FF9B7B7B>

Type species: *Neonympha iris* C. Felder & R. Felder, 1867; herein designated.

Diagnosis

Butterflies of medium size (FWL: 22-23 mm) with aspect comparable to that of the members of *Magneuptychia sensu stricto*, *Satyrotaygetis* and *Colombeia*, **gen. nov.** Differs from *Magneuptychia* in that the females may exhibit dorsal ocellar elements on the hindwing, which however can be seen also in *Satyrotaygetis* and *Colombeia*, **gen. nov.** *Macrocissia*, **gen. nov.**, has a single, forewing underside monopupillated ocellus (M1), like in *Satyrotaygetis*; it is bipupillated in *Magneuptychia* and *Colombeia*, **gen. nov.** Hindwing underside ocellar pattern widely differs from that of *Satyrotaygetis* in having ocelli R5, M1, M2 and M3 with two pupillae (monopupillated in *Satyrotaygetis*); Cu1 may have only one pupilla. Differs from *Magneuptychia* in lacking the sixth microocellus over the anal margin. Hindwing dorsum of male *Macrocissia* exhibits darker an-

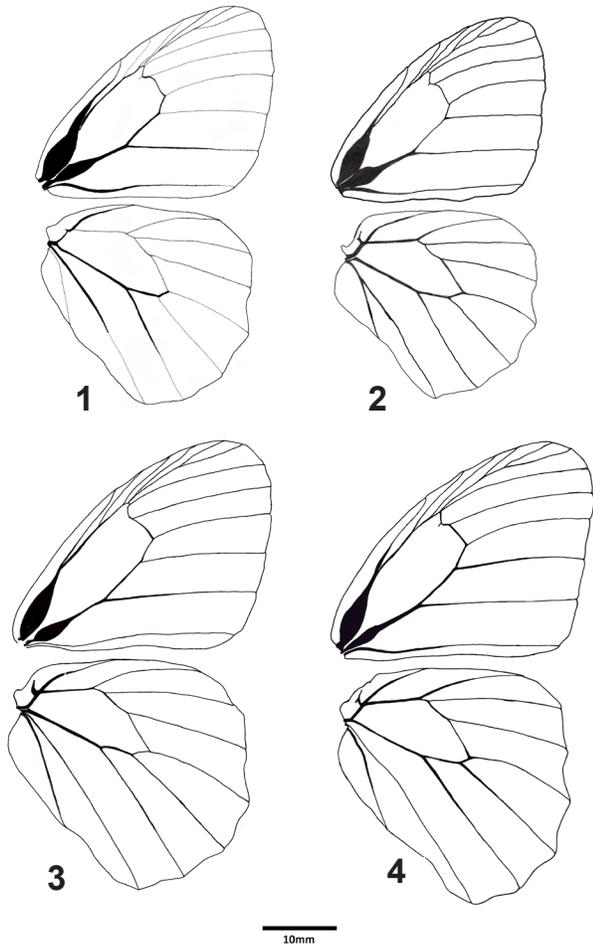
droconial scales, notably in *M. iris* (C. Felder & R. Felder), **comb. nov.**, inner margin less excavated than in *Magneuptychia*, *Huberonympha* and *Colombeia*, **gen. nov.** Wing venation fundamentally differs from that of *Magneuptychia* by the presence of a vestigial recurrent vein into the discal cell, emerging from m1-m2 (similar to that in *Satyrotaygetis* and *Colombeia*, **gen. nov.**, but less pronounced than in *Nubila*, **gen. nov.**). Male genitalia of *Macrocissia* bears distinctive valvae, with a hook-like distal process and a finely serrate cucullus. Similar characters are observable in species of *Satyrotaygetis*, where the cucullar and distal processes are however, separated by a constriction or diastema. A few other Neotropical species of satyrine butterflies with a similar shape in their valvae have been classified in the genera *Pareuptychia* Forster and *Splendeuptychia*, but their wing shape, size and patterns are not comparable to the species of *Macrocissia*, **gen. nov.**

Description

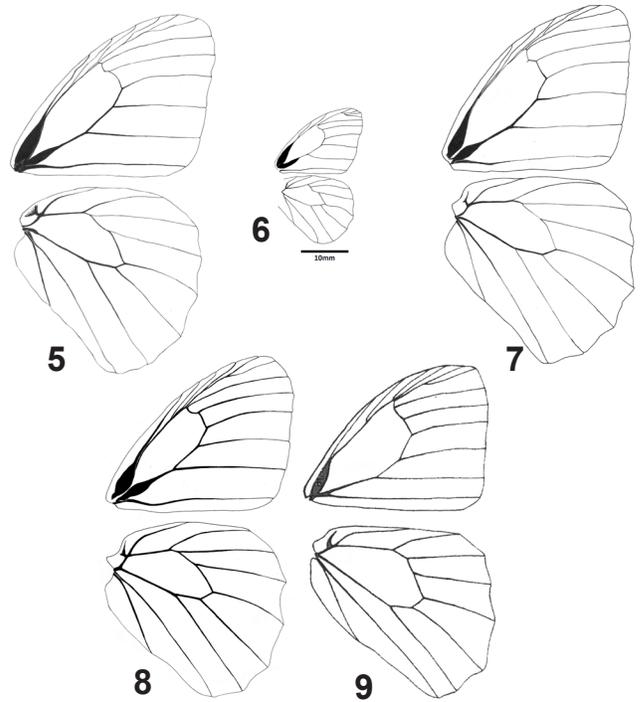
Antennae reaching to two fifths the length of the costa, shaft thin, club not conspicuous and gradually formed. **Wings:** forewing subtriangular, apex notably rounded, outer margin slightly convex, tornus moderately rounded. Hindwing suboval, outer margin softly scalloped, anal margin slightly excavated near the tornus. **Venation** (Figs. 3, 4): forewing as in *Magneuptychia*, except for the presence of a short, primordial recurrent vein in m1-m2, and for the emergence of R1 closer to the base, at the beginning of the distal quarter of discal cell; roots of R5 and M1 closer to each other in *Macrocissia*, **gen. nov.** **Male genitalia** (Figs. 13-15): origin of uncus more or less continuous with tegumen (unlike *Magneuptychia*); tegumen same length as uncus; gnathos well developed, emerging from both basal sides of the tegumen, almost reaching the tip of the uncus; vinculum robust, especially towards the pedunculus; saccus tubular in lateral view, about the same length of gnathos; valvae subtriangular and elongated, reaching the tip of uncus, cucullus finely serrate with a distal hook-like distal spine pointing upwards; aedeagus robust, laterally thicker than saccus, slightly curved upwards, about three quarters of the length of tegumen plus uncus.

Derivatio nominis

The undersides of the species we herein place within this genus are in external aspect reminiscent of *Papilio clarissa* Cramer (a junior synonym of *Papilio penelope* Fabricius), the type species of the genus *Cissia* Doubleday. However, they are considerably larger in wingspan. Therefore we name this new genus, *Macrocissia*, which literally means “long *Cissia*”, it is a feminine term compound by and adjective and a noun, and its etymological roots are

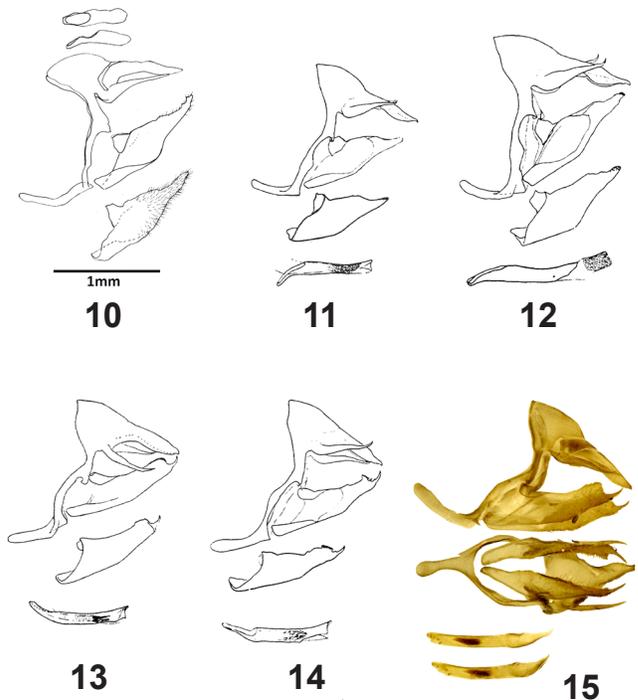


Figures 1-4. Wing venation of four species representative of two new genera of Neotropical satyrine butterflies (males). 1. *Nubila gera* (Hewitson), **comb. nov.**, type species of the genus *Nubila*, **gen. nov.**; 2. *Nubila metagera* (Butler), **comb. nov.**; 3. *Macrociissia iris* (C. Felder & R. Felder), **comb. nov.**, type species of the genus *Macrociissia*, **gen. nov.**; 4. *Macrociissia inani* (Staudinger), **comb. nov.**



Figures 5-9. Wing venation of five species representative of four genera (two new) of Neotropical satyrine butterflies (males). 5. *Colombeia mycalesis* (Röber), **comb. nov.**, type species of the genus *Colombeia*, **gen. nov.**; 6. *Omacha pax* (Huertas, Lamas, Fagua & Willmott), **comb. nov.**, type species of the genus *Omacha*, **gen. nov.**; 7. *Satyrotagetis tiessa* (Hewitson), **comb. nov.**; 8. *Magneuptychia libye* (Linnaeus), type species of the genus *Magneuptychia* Forster; 9. *Satyrotagetis satyrina* (H. W. Bates), type species of the genus *Satyrotagetis* Forster.

Figures 10-15. Lateral (and in last case ventral as well) views of the male genitalia structures of five species representative of two new genera of Neotropical satyrine butterflies. In lateral view drawings, left valve and aedeagus have been detached from armature for better visualization. 10. *Nubila gera* (Hewitson), **comb. nov.**, type species of the genus *Nubila*, **gen. nov.**; 11. *Nubila* sp. [probably new, after Forster, 1964; not *Magneuptychia gera* (Hew.) as originally indicated]; 12. *Nubila nortia* (Hewitson), **comb. nov.** [after Forster, 1964]; 13. *Macrociissia iris* (C. Felder & R. Felder), **comb. nov.**, type species of the genus *Macrociissia*, **gen. nov.** [after Forster's *Magneuptychia ayaya* (= *M. iris*)], 1964; 14. *Macrociissia inani* (Staudinger), **comb. nov.**, type specimen as illustrated by Forster, 1964 under *Magneuptychia juani* [sic]; 15. *Macrociissia inani* (Staudinger), **comb. nov.**, upper lateral view, lower ventral view; detached aedeagus pointing to the left.



entirely Greek (*μάκρος*: long; *Κισσία*: a region of the ancient Persian Empire).

Species belonging to Macroscissia

Macroscissia inani (Staudinger, [1886]), **comb. nov.**

Euptychia inani Staudinger, [1886]: tfl. 80. [TL: Rio S. Juan, Columb.]

Euptychia juani [*sic*] Staudinger, 1887: 226; Weymer, 1911: 214, pl. 49, row a; Gaede, 1931: 451; d'Abbrera, 1988: 764, 765, row [2], figs. [1] (male dorsal), [2] (male ventral), 875; Shou *et al.*, 2006: 84.

E.[uptychia] juani [*sic*]; Staudinger; Schaus, 1913: 342.

Magneuptychia juani [*sic*] (Staudinger); Forster, 1964: 126, fig. 150 (male genitalia, type); T. & L. Racheli, 2001: 329; Palacios & Constantino, 2006: 266; Costa *et al.*, 2016: 199.

[*Euptychia*] *inani* Staudinger; T. & L. Racheli, 2001: 329.

Magneuptychia inani (Staudinger); Lamas, 2004: 220; Marín, 2011: 48 fig. 45, 56, 60, 65, 69, 71.

[? ?] *inani* Staudinger; Costa *et al.*, 2016: 204.

Macroscissia iris (C. Felder & R. Felder, 1867),
comb. nov.

Neonympha iris C. Felder & R. Felder, 1867: 483-484.
[TL: Bogota]

Euptychia ayaya Butler, 1867a: 492-493, pl. 40, fig. 11.
[TL: Tapajos, Amazons]

Euptychia ayaya Butler; Butler, 1868: 34; 1877: 122; Kirby, 1871: 54; Holdich & Hinks, 1918: 234; Gaede, 1931: 440; d'Abbrera, 1988: 785, row [5], fig. [1] (male dorsal), [2] (male ventral), 873; Lamas, [1997]: 53 (synonymic priority established); 2004: 220 (as a synonym); T. & L. Racheli, 2001: 329 (as a synonym); d'Abbrera, 2001: 183, pl. 135, figs. 34 male dorsal, 35 male ventral; Brévignon, 2008: 74 (as a synonym); Shou *et al.*, 2006: 83.

Euptychia iris (C. Felder & R. Felder); Butler, 1868: 34, 1877: 122; Kirby, 1871: 54; Weymer, 1911: 221 (synonymy with *E. ayaya* [*sic*] Butler established); Gaede, 1931: 440 (as a synonym).

Euptychia agaya [*sic*] Butler; Weymer, 1911: 221, pl. 49, row g; Chai, 1990: 56.

Euptychia agaya [*sic*] Butler f. *azulina* Ribeiro, 1931: 34. [TL: Jamary, Rondonia, Brasil]

Euptychia agaya [*sic*] *azulina* Ribeiro; Ribeiro, 1931: 40; May, 1933: 125 (synonymy established).

Magneuptychia ayaya (Butler); Forster, 1964: 126, 127 fig. 151 (male genitalia); Lamas, 1981: 29; Costa *et*

al., 2016: 199 (last one as a synonym of *Neonympha iris* C. & R. Felder).

Euptychia agava [*sic*] Butler f. *azulina* Ribeiro; Mielke & Casagrande, 1987: 22, 23, fig. 8.

M.[agneuptychia] ayaya (Butler); Lamas *et al.*, 1991: 10.

M.[agneuptychia] iris (C. Felder & R. Felder); Robbins *et al.*, 1996: 231.

Magneuptychia iris (C. Felder & R. Felder); Lamas, [1997]: 53; 2004: 220; T. & L. Racheli, 2001: 329; Brévignon, 2008: 74, 82, 84, 93, pl. 4, figs. 43a, 43b (male genitalia), 43c.

Chloreuptychia ayaya (Butler); Piñas, 2004: 35, figs. 279, 280.

Chloreuptychia agaya [*sic*] (Butler); Lewis, 1973, 1987: 233, pl. 55, fig. 17 (male); Shou *et al.*, 2006: 82.

M.[agneuptychia] iris (C. Felder & R. Felder); Costa *et al.*, 2016: 199.

[? ?] *iris* C. Felder & R. Felder; Costa *et al.*, 2016: 204.

Judging by the similitudes of the structure of the valvae of the male genitalia, and the homologies of most elements of the wing pattern, the genus *Macroscissia*, **nov.**, is close to *Satyrotaygetis* Forster and to *Colombeia*, **gen. nov.**

Material examined

Macroscissia inani: COLOMBIA: 1 male, Rio S. Juan, Columb. [*sic*] Jr., ex collect. Staudinger, Origin., Eigentum Mus. Berlin, Präparat No. 149 Zoolog. Staatssammlung München (fig. 14, reproduced from Forster, 1964) [Lectotype Miller 1989]; 1 female Rio S. Juan, Columb. Jr., Origin., genitalia vial M-9093, [Paralectotype Miller, 1989] (ZMHB); **Chocó**: 1 male, Guadalupe, 50 m, leg. J. Umaña; 2 males, Tado, 20.iii.[19]90, leg. J. Salazar [Genit. JFL 606, (fig. 15)]; 1 female, Bahia Solano, 1.i.[19]97, leg. J. F. Le Crom (JFLC); **Risaralda**: 1 female Santa Cecilia, 650 m., x.1952, leg., J. Vélez, MHN-UC 13 (MHNUC). **ECUADOR**: **Esmeraldas**: Esmeraldas, 3 females, 600 m, vii.1959, leg. L. Richter, ICN-MHN-L 2707, 2706 [Wing prep. ALV050-17 (fig. 4)]; **Santo Domingo**: 3 males, Santo Domingo de los Colorados, 600 m, viii.1958, leg. L. Richter, ICN-MHN-L 2705, 5980, 28525 [Genit. prep. ALV571-17], 3050; 1 female, same data, xi.1959, leg. L. Richter, ICN-MHN-L 2708; 1 male, Santo Domingo, Santo Domingo de los Colorados, 500 m, iv.1959, leg. L. Richter, ICN-MHN-L 5980; 1 male, Pichincha, Sant[o] Domingo de los Colorados, 650 m, 25.10.1956, leg. J. Foerster (ZSM). **Macroscissia iris**: COLOMBIA: [**Cundinamarca**]: 1 male, Bogotá, Lindig, Type, *iris*, Felder Colln., Rothschild Bequest B. M. 1939-1 [Syntype of

Neonympha iris C. Felder & R. Felder, label with note by N. D. Riley: "Type of *N. iris* Feld. = *E. ayaya* Butl. Comp. w. type xii.1912 NDR."; 1 male, Tapajos, Amazons, H. W. Bates, B. M. Type No. 3264, *Euptychia ayaya* [male] Butl., Godman-Salvin Coll. 1904-1, *Euptychia ayaya* Butl. Type, H. T. [Holotype of *Euptychia ayaya* Butler, label with note by N. D. Riley: "Agrees with type of *N. iris* Feld. Brand perhaps rather bigger in this specimen, NDR."] (NHMUK); 1 male, Butler Rio Guayabero, Macarena Sur, 300 m., 15.1.1959, leg. D. Trapp, label with note Abdomen gekilobt Haerelberm; 1 male Amazonas, Coll Fassl in Coll, Arp., Präparat Nr. SA 136 Zoolog. Staatssammlung München (fig. 13, reproduced from Forster, 1964) (ZSM), **Caquetá**: 1 female, San Vicente del Caguán, Caño Grande, 500 m, 17.viii.1992, leg. J. Langley, ICN-MHN-L 12043; 1 male, San Vicente del Caguán, Las Vegas, Pato Bajo, 500 m, 17.ix.1995, leg., G. Andrade-C., GAC 8037, ICN-MHN-L 24468 [Wing prep. ALV055-17 (fig. 3), Genit. prep. ALV572-17)]; 2 males, same data, 12.ix.1995, leg. G. Andrade-C., GAC, ICN-MHN-L 14292, 37143; **Guaviare**: 1 male, San José del Guaviare, i.[19]92, leg. J. Urbina; 1 male, same data, ix.[19]92 (Genit. JFL 607)(JFLC); **Meta**: 1 male, San Juan de Arama, Serranía de la Macarena, 650 m, leg. L. Richter, ICN-MHN-L 37178; **Vaupés**: 1 female, Pacoa, Río Apaporís, comunidad de Jirijirimo, 0.400000 N, -70.9607770 W; 360 m, 20.iii.2009, leg. L. González, ICN-MHN-L 25390; 1 female, Soratama, Río Apaporís, i.1952, no more data, leg. L. Richter, ICN-MHN-L 6143; 4 females, mer. Umbria, SMD, (STMD-D); **ECUADOR**: 1 male, Ecuador, leg. Velástegui (JFLC). **SURINAM** [?]: 3 male, SMD, (STMD-D).

Colombeia Viloría, Andrade & Le Crom, **gen. nov.**
(Figs. 5, 16)

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:act:D2E62DCC-F456-4792-BC22-86BDA0801F29>

Type species: *Euptychia mycalesis* Röber, 1927; herein designated.

Diagnosis

Butterflies of medium size (FWL: 28-30 mm), superficially comparable in size and aspect to the species belonging to *Magneuptychia*, *Megeuptychia* Forster and *Satyrotaygetis*. However, it is distinguished from these genera by the moderate but evident excavation of the anal margin near the tornus; never as soft as in *Megeuptychia*, notably larger, or as marked as in *Erichthodes* Forster, which is smaller, but like in *Huberonympha*, from which it differs externally by never having sinuous or irregular underside dark bands. Butterflies belonging to *Colombeia*, **gen. nov.**,

bear double white pupillae on each complete ocellus of its underside (one pupilla in *Satyrotaygetis*, a combination of one and two or just one in *Megeuptychia*), not unlike *Magneuptychia*, which however is diagnosed by the presence of a seventh micro-ocellus, at discal level on the anal margin. This ocellus is entirely absent in *Colombeia*, **gen. nov.**, which is also characterized by the long diameter of its hindwing underside ocelli on cells M1 and Cu1 (round, never oval as in *Magneuptychia*). The latter especially conspicuous. *Magneuptychia* and *Omacha*, **gen. nov.**, both lack a recurrent veinlet emerging from m1-m2 in the forewing discal cell, a character common to *Satyrotaygetis*, *Colombeia*, **gen. nov.**, *Nubila*, **gen. nov.** and *Macroscissia*, **gen. nov.** The last two genera, as well as *Omacha*, **gen. nov.**, have characteristic elongated silver ocellar elements on hindwing underside cells M2 and M3. These features are missing in *Colombeia*. Due to the shape of the valvae, and the tegument-uncus configuration *Colombeia*, **gen. nov.**, shows affinities in male genitalia to *Magneuptychia*. They however differ in wing pattern homologies as mentioned above.

Description

Antennae simple, reaching two fifths of the costa, club formed gradually and not conspicuous. *Forewings* subtriangular, outer margin slightly excavated, apex and tornus moderately round. *Hindwings* suboval, outer margin crenulate, anal margin moderately excavated near tornus. *Venation* (fig. 5): Forewing subcosta notably inflated at basal third, root of cubitals moderately swollen at basal half; both converging at base to close the discal cell; A2 independent but closely attached to root of cubitals at base, slightly inflated in its first fifth of its length. Sc ending nearly at half length of costa; R1 emerging at the beginning of last distal quarter of discal cell, ending at limit of discal area; R2 independent emerging near tip of discal cell just before the root of R3+R4+R5; R3 emerging equidistantly between extremity of cell and bifurcation of R4 and R5; R5 ending at apex; M1 to Cu2 all independent and running more or less parallel to the outer margin of wing; m1-m2 slightly curved inwards to cell; short recurrent veinlet emerging from curvature, closer to root of M2; m2-m3 slightly curved outwards the cell. Hindwing Hu present, short, thick and diffused toward wing base; Sc ending at middle costa; RS ending at apex; all veins independent; A2 and A3 running closely together for the basal quarter of the second; m1-m2 just slightly concave; m2-m3 just slightly convex; m3-cu1 about half-length of m1-m2 and a quarter length of m2-m3. *Ocellar pattern* as presented in Table 1. *Male genitalia* (Fig. 16): Tegumen globular, origin of uncus differentiated from tegumen as in

Magneuptychia, but subunci emerging from the lower base of uncus, not as broad at the base as in *Magneuptychia*. Saccus as long as uncus, more conical and longer than that of *Magneuptychia*. Valvae subtriangular and elongated, reaching the same length as uncus, laterally less broad than those of *Magneuptychia*, but presenting the same kind of tiny processes at their distal third; never with serrate or spiny distal processes (like those in *Macrociusia*, **gen. nov.** or *Satyrotaygetis*). Aedeagus robust but more stylized than in *Magneuptychia*, lacking spiny areas.

Derivatio nominis

Colombeia is a word composed in Greek by the polymath, cosmopolitan military leader and revolutionary Francisco de Miranda (Caracas, 1750-Cádiz, 1816), precursor of the independence of Venezuela and Spanish America. It was intended to mean “the papers related to Colombia”, a name he gave to his monumental personal archives (63 volumes of documents, preserved in Caracas, Venezuela. <http://www.franciscodemiranda.org/colombeia/>), but it probably has no precise translation. Paraphrasing the Aristotelian *Politeia*, the name *Colombeia* derives from the notion of the “Great Independent State of Colombia” (*Colombia* is a latinization itself for the Colombian Continent, honouring Christophorus Columbus). It was a utopian geopolitical project conceived by Miranda as early as 1798, as a single republic from the Mississippi to Cabo de Hornos. Simón Bolívar borrowed the name to establish Colombia (1819), a more modest Republic that, by 1822, embraced the current territories of Venezuela, Colombia, Panamá and Ecuador. Its dissolution began in 1830. *Colombeia mycalesis* Röber, **comb. nov.**, is a distinctive butterfly species, so far the only member of its genus. Its distribution is restricted to the Western portion (biogeographical Chocó) of the current Republics of Colombia and Ecuador (and possibly the adjacent Pacific slopes of Panamá). We think *Colombeia*, feminine substantive, is an appropriate name for a genus endemic to that region, and a tribute to Miranda.

Species belonging to Colombeia

Colombeia mycalesis (Röber, 1927), **comb. nov.**

Euptychia mycalesis Röber, 1927: 281. [TL: West-Columbien, 500 meter]

Euptychia mycalesis Röber; Gaede, 1931: 456; d’Abrera, 1988: 764, 765 row [1], figs. [1] (male syntype ventral), [2] (female dorsal), 875; 2001: 183, pl. 137, fig. 7 (male); Lamas, 2001: 32; Shou *et al.*, 2006: 85.

Magneuptychia mycalesis (Röber); Lamas, 2001: 32; 2004: 220; T. & L. Racheli, 2001: 329; Piñas, 2004:

34, figs. 267, 268; Palacios & Constantino, 2006: 266; Checa, 2008: 34 figs. (male ventral, dorsal).

E.[uptychia] mycalesis Röber; Costa *et al.*, 2016: 199.

[?] *mycalesis* Röber; Costa *et al.*, 2016: 204.

Material examined

Colombeia mycalesis: COLOMBIA: 1 male, West-Columbien, 500 meter, März-Juni, *mycalesis* Type Röb [male], Brit. Mus. 1928-508, Type [Syntype](NHMUK); Chocó: 1 female, Río San Juan, 100 m, febrero 2009, leg. J. Urbina [Genit. JFL 617]; 1 male, Río St. Juan, Columb. Jr., Eupt. spec. 2, [genitalia vial 9091 Lee D. Miller]; 1 female, Río St. Juan. Columb. Jr. [genitalia vial 9092 Lee D. Miller]; Valle del Cauca: 1 male, Bajo Calima, 300 m [Genit. JFL1859 (fig. 16)]; 1 female, same data (JFLC); ECUADOR: 1 male, Santo Domingo, Santo Domingo de los Colorados, octubre 1959, ICN-MHN-L 28527 [Wing prep. ALV054-17 (fig. 5), Genit. prep. ALV550-17].

Omacha Andrade, Viloria, Henao & Le Crom, **gen. nov.**
(Figs. 6, 17)

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:act:AC65B91F-7D82-40C7-93E9-DEED5D435F47>

Type species: *Magneuptychia pax* Huertas, Lamas, Fagua & Willmott, 2016; herein designated.

Diagnosis

Because of the superficial appearance, ocelli and bands on the underside, *Omacha* Andrade, Viloria, Henao & Le Crom, **gen. nov.**, is comparable with other Neotropical genera as *Magneuptychia* Forster, *Cissia* Doubleday, *Huberonympha* Viloria & Costa, *Stevenaria* Viloria, Costa, Neild & Nakahara and *Nubila* Viloria & Andrade, **gen. nov.** Its type species herein designated is *Magneuptychia pax* Huertas, Lamas, Fagua & Willmott (in Huertas *et al.* 2016). However, the new entity differs homologically from all the genera mentioned in several characters of the wing size, pattern, venation and male genitalia. The presence of a series of five, well developed, monopupillated ocellar elements from R5 to Cu1 on the hindwing verso, a character found also in the members of *Nubila*, which however have different venation and male genital structure, is diagnostic for *Omacha* (see above).

Comparisons for the following description refer to *Magneuptychia* and *Cissia sensu stricto*, as considered by Costa *et al.* (2016)

Description

Butterflies of small to medium size (average FWL, male: *ca.* 21mm; female: *ca.* 20.5 mm). *Antennae* reaching two thirds of the costa, club formed gradually. Eyes

prominent and setose. Palpi setose, twice as long as head, cream white in general, with white setae on the outer sides and dark brown ones in the inner, first segment subrectangular in lateral view, second one cylindrical, almost twice as long as first, third segment small and pointed. *Forewings* subtriangular, corners rounded, margins smooth; hindwings oblong, external margin slightly undulated. No androconial scales detectable. Ocellar elements well developed only in the hindwing: characteristically represented by a series of five contiguous elements, with single pupils, in cells R5 to Cu1; those in R5, M1 and Cu1 are black ocelli fully developed; cells M2 and M2 bear ocellar elements lacking dense black around the pupils, but pupillar elements large and silvery (never elongate as in *Nubila*). Well developed ocellus in Cu1 above. *Venation* (Fig. 6): forewing Subcosta, R1 and root of Cubitals swollen at base; Subcosta ending circa half length of the costa; R1 emerging at distal quarter of discal cell, ending within the beginning of distal third of the costa; R2 ending at costal limit of apex (at the end of fourth fifth of the costa in *Magneuptychia*, *Huberonympha*, *Cissia* and *Stevenaria*); R3 ending at tip of apex (before apex in *Magneuptychia*, *Huberonympha*, *Cissia* and *Stevenaria*); R4 and R5 ending at outer margin limit of apex (R4 before apex and R5 at apical tip in *Magneuptychia*, *Huberonympha*, *Cissia* and *Stevenaria*); M1 emerging independently from Rs, like in *Huberonympha* and *Stevenaria*, but both roots not as close as in *Magneuptychia*, and much less distant from each other than in *Cissia*; root of A2 not swollen, emerging independently and separate from discal cell (unlike other genera considered here for comparisons); m1-m2 strongly curved basally, resembling the case of *Stevenaria*, but without a recurrent veinlet towards the interior of the cell; m2-m3 sinuous. Hindwing Humeral well developed, reaching the coastal margin at the distal end of the first quarter of the coastal length, emerging together with Sc + R1 and Rs; A3 emerging from first sixth of A2 (unlike *Magneuptychia*, *Huberonympha*, *Cissia* and *Stevenaria*, in which it rises independently from the wing base); rs-m1 shorter than in *Magneuptychia*, *Huberonympha*, *Cissia* and *Stevenaria*; m1-m2 long and strongly curved inwards the cell, contrasting with *Magneuptychia*, in which this vein is straight (and only slightly curved in *Huberonympha*, *Cissia* and *Stevenaria*). *Male genitalia* (Fig. 17): Male genital armature stylized; tegumen dome-like, relatively small; uncus straight, lanceolate, one and half times longer than tegumen; subunci thick at base, emerging laterally in divergent angle, below the base of uncus, curving upwards and ending above the latter, more or less at the same height of tegumen; aedeagus stylized, as long as tegumen + uncus; saccus long and tubular in lateral and

superior view; valvae elongate, characterized by a diagnostic, unique tricuspid tip.

Derivatio nominis

Omacha is the aboriginal name for the largest of all the species of river dolphins of South America, *Inia geoffrensis* de Blainville, but it is also the name of a prize winning non-government environmental organization (Fundación Omacha) established in Colombia in 1993 for the purposes of developing research and conservation projects in the Amazonia. We dedicate the name of this new genus of Amazonian butterflies to this successful institution and to its President, our friend and colleague Dr. Fernando Trujillo for his devoted labour to conservation biology in Colombia and other countries of South America.

Species belonging to Omacha

Omacha pax (Huertas, Lamas, Fagua & Willmott, 2016), **comb. nov.**

['*Euptychia*'? sp.: d'Abreu, 1988: 786-787, row [7], figs.

[1] (male dorsal), [2] (female ventral)]

[*Magneuptychia* sp. n. 1; Lamas *et al.*, [1997]: 65]

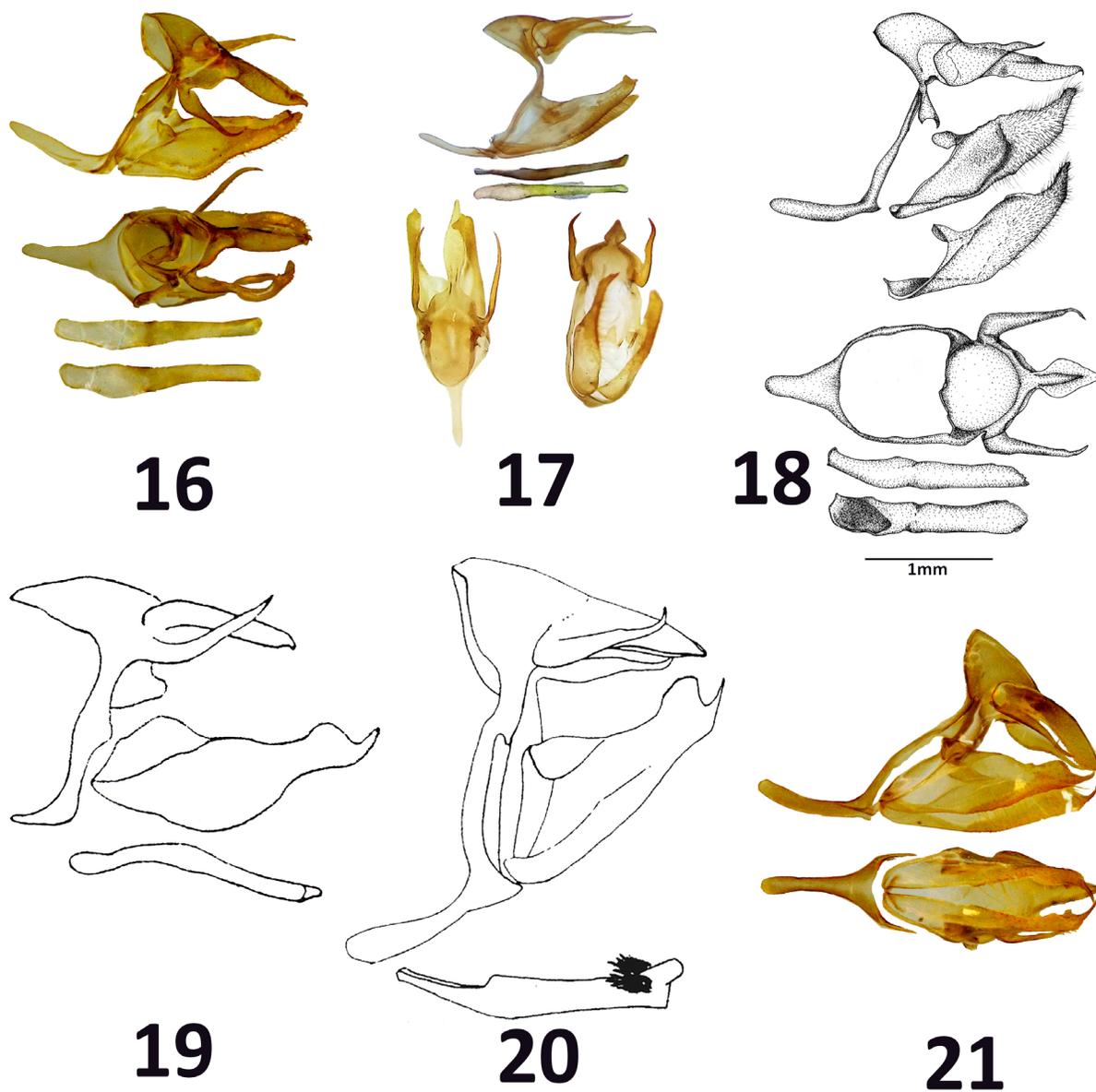
[*Magneuptychia* [n. sp.]; Lamas, 2004: 220 (no. 1416)]

[*Magneuptychia* sp. 3; Piñas, 2004: 34, figs. 271-272]

Magneuptychia pax Huertas, Lamas, Fagua & Willmott, 2016: 6-10, figs. 1A (male), 1B (female), 2A-D (male abdomen & genitalia), 2E-G (female abdomen & genitalia), H-I (larval head capsule), 3 (distribution & habitat). [TL: [Colombia, Putumayo], n[ea]r. Villa Garzón, Los Naranjos [1°34'13"N, 75°43'W]]

Material examined

Omacha pax: **COLOMBIA: Amazonas:** 1 male, Puerto Nariño, ix.[19]94+, leg. F. Montero (JFLC); 1 female, Leticia, Caño Yaguarcaca, 150 m, 3.xii.1982, leg. J. Salazar, MHN-UC (MHNUC); 1 male, Puerto Nariño, Camino San Martín de Amacayacu, 105 m, -3,7761111 S, -70,3444444 W, 1.iv.2015, leg. G. Andrade-C., GAC 11988 ICN-MHN-L 34065 (ICN); **Caquetá:** 1 male, San Vicente del Caguán, Río Yarí, Puerto Mosco, 217 m, 1,0849166 N., -74,2861111 W, 13.iii.2017, leg. E. Henao, EH 293, ICN-MHN-L 37152; 1 male, same data, 1,1218611 N, -74,2918889 W, 15.iii.2017, leg. E. Henao, EH 319, ICN-MHN-L 37151; 1 male, same data, 185 m, 0,1218333 N,-74,0932777 W, 20.iii.2017, leg. E. Henao, EH 521, ICN-MHN-L 31449 [Wing prep. (Fig. 6), Gen. No. 1649 (Fig. 17)]; 1 female, same data, 420 m, 27.vii.1995, leg. G. Fagua, ICN-MHN-L 31449 (ICN).



Figs. 16-21. Lateral (and in some cases dorsal and/or ventral) views of the male genitalia structures of six species representative of four genera (two new) of Neotropical satyrine butterflies. In lateral view drawings, left valve and aedeagus have been detached from armature for better visualization. **16.** *Colombeia mycalesis* (Röber), **comb. nov.**, type species of the genus *Colombeia*, **gen. nov.**; **17.** *Omacha pax* (Huertas, Lamas, Fagua & Willmott), **comb. nov.**, type species of the genus *Omacha*, **gen. nov.**; **18.** *Magneptychia libye* (Linnaeus), type species of the genus *Magneptychia* Forster (after Costa *et al.* 2016); **19.** *Satyrotaygetis incerta* (Butler & Druce) (example from Costa Rica, after Hayward, [1964]. Not *Euptychia satyrina* (H. W. Bates) as originally indicated); **20.** *Satyrotaygetis gigas* (Butler) (after Forster, 1964); **21.** *Satyrotaygetis tiessa* (Hewitson), **comb. nov.**; upper lateral view, lower ventral view; aedeagus missing.

Taxonomic position of Euptychia tiessa Hewitson, 1869
(Figs. 7, 21)

Molecular studies by Murray & Prowell (2005: 77) and Marín *et al.* (2017: 15) detected and drew the attention to the apparent genetic closeness of *Magneuptychia tiessa* (Hewitson) and *Satyrotaygetis satyrina* (Bates) as shown by their resulting phylogenetic trees (sister species). Wing pattern of the members of *Satyrotaygetis* Forster is characterized by monopupillated ocelli unlike any other taxon treated in this work (see Table 1). This singularity is combined with a distinctly serrate cucullus, a hooked distal process of the valva, and a thick aedeagus (see corresponding correct figures of the male genitalia of *S. incerta* in Hayward, [1964]: 513, fig. 101, and *S. gigas* in Forster, 1964: 75, fig. 35; herein reproduced as Figs. 19 and 20, respectively). *E. tiessa* not only shares these external (habitus in Warren *et al.* 2012a) and internal (male genitalia in fig. 21, this work) characters, but also shows the typical venation (fig. 7) of other members of *Satyrotaygetis* (e. g., *S. satyrina*, type of the genus, as illustrated by Forster, 1964: 75, fig. 34; herein reproduced in Fig. 9). Genitalia and venation are both very different from those of the type species of *Magneuptychia*, *Papilio libye* Linnaeus (see figs. 8 venation, 18 male genitalia). This cumulative evidence allows for confidently transfer *E. tiessa* to *Satyrotaygetis*.

Satyrotaygetis Forster, 1964, **gen. rev.**

Satyrotaygetis Forster, 1964: 73; Miller, 1968: 94; Lamas, 2004: 222; Costa *et al.*, 2016: 200.

Type species: *Taygetis satyrina* H. W. Bates, 1865; by original designation (Forster, 1964: 73).

Species belonging to Satyrotaygetis

Satyrotaygetis gigas (Butler, 1867a), **sp. restit.**

Euptychia gigas Butler, 1867a: 486, pl. 40, fig. 7 [TL: México]

Euptychia gigas Butler; Butler, 1868: 30; 1877: 120; Kirby, 1871: 52; Hayward, [1964]: 514; Lamas, 2004: 222 (last two as synonym of *S. satyrina* (H. W. Bates))

Euptychia satyrina (H. W. Bates) f. *gigas* Butler; Weymer, 1911: 212, pl. 48, row e.

Euptychia satyrina (H. W. Bates) var. *gigas* Butler; Gaede, 1931: 464.

Satyrotaygetis gigas (Butler); Forster, 1964: 73, 75 fig. 35 (male genitalia), t. 29 fig. 7; Raguso & Llorente, 1997: 287.

Cissia gigas (Butler); DeVries, 1987: 275, pl. 48, fig. 6 (male), 7 (female); Shou *et al.*, 2006: 82.

[*Euptychia satyrina* H. W. Bates; d'Abrera, 1988: 781, row [5] (male ventral, pale form) (misidentification)]

[*Satyrotaygetis satyrina* (H. W. Bates); Chacón & Montero, 2007: pls. 177 figs. (two males verso, one is a misidentification); Garwood & Lehman, 2011: Garwood & Lehman, 2011: 280 figs. (five figures misidentifications, from Guatemala and Honduras); Marín, 2011: 49 fig. 71, 56, 59, 66, 69, 71 (misidentification)]

Satyrotaygetis incerta (Butler & Druce, 1872),

sp. restit.

Taygetis incerta Butler & Druce, 1872: 98. [TL: Costa Rica]

Taygetis incerta Butler & Druce; Butler, 1873: 149, pl. 53, fig. 1; Butler & Druce, 1874: 335; Kirby, 1877: 711; Godman & Salvin, 1880: 85; Lamas, 2004: 222 (last two as a synonym of *S. satyrina* (H. W. Bates))

Euptychia satyrina (H. W. Bates) f. *incerta* (Butler & Druce); Weymer, 1911: 212.

Euptychia satyrina (H. W. Bates) var. *incerta* (Butler & Druce); Gaede, 1931: 464.

[*Euptychia satyrina* (H. W. Bates); Hayward, [1964]: 513 fig. 101, 514 (misidentification)]

Satyrotaygetis incerta (Butler & Druce); Forster, 1964: 73, t. 29, fig. 5.

[*Cissia satyrina* (W. H. Bates); DeVries, 1987: 275, pl. 48, figs. 8 (male), 9 (male) (misidentification)]

[*Euptychia satyrina* H. W. Bates; d'Abrera, 1988: 781, row [4], fig. [2] (male dorsal, pale form) (misidentification)]

[*Satyrotaygetis satyrina* (H. W. Bates); Beccaloni *et al.* 2008: 343 (misidentification)]

Satyrotaygetis satyrina (H. W. Bates, 1865)

Taygetis satyrina H. W. Bates, 1865: 179. [TL: Guatemala]

Taygetis satyrina H. W. Bates; Butler, 1868: 13; Kirby, 1871: 110; Butler & Druce, 1874: 335; Marín, 2011: 63.

Euptychia satyrina (H. W. Bates); Butler, 1877: 120; Godman & Salvin, 1880: 84, pl. 8, fig. 23; Godman, 1901: 653 (misidentifications in part); Weymer, 1911: 212, pl. 48, row e; Gaede, 1931: 464; Hayward, [1964]: 513 fig. 1001 (male genitalia), 514 [misidentification of *S. incerta* (Butler & Druce)]; d'Abrera, 1988: 781, row [4], figs. [1] (male dorsal, dark form), [2] (male dorsal, pale form, misidentification of *T. incerta* Butler & Druce), row [5] (male

ventral, pale form, misidentification of *E. gigas* Butler), 789, 877.

Satyrotaygetis satyrina (H. W. Bates); Forster, 1964: 73, 75 fig. 34 (venation), t. 29, fig. 6; Lamas, 2004: 222; Murray & Prowell, 2005: 70, 72, 73, 75, 76, 77; Chacón & Montero, 2007: pls. 177 figs. (male verso, one is a misidentification of *S. gigas* Btlr.), 178 fig. (pupa); Glassberg, 2007: 140, row [2], fig. [2]; Peña *et al.*, 2010: 248, 250 fig. 2, 251 fig. 3, 253 fig. 4; Garwood & Lehman, 2011: 280 figs. (only one specimen correct [western Chiriqui, Panama]; five misidentifications of *S. gigas* (Butler)[Guatemala and Honduras])

[*Cissia satyrina* (W. H. Bates); DeVries, 1987: 275, pl. 48, figs. 8 (male), 9 (male) (misidentification of *S. incerta* (Butler & Druce))]

Cissia satyrina (W. H. Bates); Shou *et al.*, 2006: 83.

[*Satyrotaygetis satyrina* (H. W. Bates); Beccaloni *et al.*, 2008: 343 (misidentification of *S. incerta* (Butler & Druce), Marín, 2011: 49 fig. 71, 56, 59, 66, 69, 71 (misidentification of *S. gigas* (Butler))]

Satyrotaygetis tiessa (Hewitson, 1869), **comb. nov.**

Euptychia tiessa Hewitson, 1869: 37. [TL: Ecuador]

Euptychia tiessa Hewitson; Butler, 1870: 48, pl. 18, fig. 4; 1877: 120; Kirby, 1871: 643; 1879: 135; Butler & Druce, 1874: 336; Godman & Salvin, 1880: 84; Weymer, 1911: 212; Gaede, 1931: 466; d'Abreu, 1988: 764, 765, row [4], figs. [1] (male dorsal), [2] (female ventral), row [5], fig. [1] (male ventral), 877.

Cissia tiessa (Hewitson); DeVries, 1987: 275, pl. 48, fig. 10 (male); T. & L. Racheli, 2001: 329; Shou *et al.*, 2006: 83.

Magneuptychia tiessa (Hewitson); Lamas, 2004: 220; Piñas, 2004: 34, figs. 263, 264; Murray & Prowell, 2005: 69, 72, 73, 75, 76, 77; Valencia-Martínez *et al.*, 2005: 167, pl. 33 fig. 3 [misidentification of *Magneuptychia libye* (Linnaeus)]; Chacón & Montero, 2007: pl. 175 fig. (male verso); Orozco *et al.*, 2009: 37; Salinas *et al.*, 2009: 436; Garwood & Lehman, 2011: 273, figs. (female and male), 80, fig.; Vargas & Salazar, 2014: 273.

E.[uptychia] tiessa Hewitson; Costa *et al.*, 2016: 199.

[?]*?* *tiessa* Hewitson; Costa *et al.*, 2016: 204.

Material examined

Satyrotaygetis gigas: MEXICO: 1 female, Oajaco [*sic*], pur. From Hartweg 44-13, Mexico, Type, B. M. Type No. Rh 3245, *Euptychia gigas* [female] Butler [Syntype] (NHMUK); HONDURAS: 1 male, SMD (STMD-D). *Satyrotaygetis incerta*: COSTA RICA: 1 male, Costa

Rica, Van Patten, Druce Coll. *Taygetis incerta* Butl. & Dr. Type. Godman-Salvin Coll. 1904-1, B. C. A. Lep. Rhop. *Euptychia satyrina* Bates, B. M. Type No. Rh. 3246, *Euptychia incerta* [male] Butl. & Dr. *T. incerta* Butl. Type. Type H. T. [Holotype] (NHMUK); PANAMA: 1 male SMD (SMTD-D); 2 female, SMD, (SMTD-D). *Satyrotaygetis satyrina*: GUATEMALA: 1 male, Centr. Valleys, Guatemala, F. D. G. & O. S. Type, Sp. figured, Godman-Salvin Coll. 1904-1, B. C. A. Lep. Rhop. *Euptychia satyrina* Bates, B. M. Type No. Rh. 3244, *Euptychia satyrina* [male] Bates, Type, H. T. [Holotype] (NHMUK). *Satyrotaygetis tiessa*: COLOMBIA: Chocó: 1 male, El Tabor, Chocó, 1500 m, 10.v.[19]90, leg. J. Salazar; 1 male, same data, 1800 m; 1 male, San José del Palmar, 1800 m, viii.[19]94, leg. D. Acosta; Cauca: 1 male, Tambito, 1000 m, 23.iii.[19]96, leg. T. Pyrcz (Genit. JFL 619 [fig. 21]) (JFLC); Risaralda: 1 male, Pueblo Rico, 1650 m, xi.[19]93, leg. F. Montero (JFLC); 1 male, Mistrato, Alto de Pisones, 1725 m, 3.vi.1992, leg. G. Andrade-C., GAC 3461, ICN-MHN-L 8983; 1 male, same data, 1740 m, 4.vi.1992, leg. G. Andrade-C., GAC 3463, ICN.MHN-L 8985 [Wing prep. ALV053-17 (fig. 7), Genit. prep. ALV569-17]; 3 females, Mistrato, San Antonio del Chami, camino al alto de Pisones, 1500, 17.iv.1993, leg., G. Andrade-C., GAC 4609, 4615, 4606, Gen. No. 1977, ICN-MHN-L 28535, 11295, 28538; 1 male, Santa Cecilia, x.1982, leg. J. Vélez, MHN-UC 12 (MHNUC); Valle del Cauca: 1 male, 1 female, Queremal, km 55, 1200 m, 10. iv. [19]90, leg. J. Salazar (JFLC); 1 male, Queremal, Kilómetro 55, 278 m, 20.xii.1984, leg. J. Salazar, MHN-UC 278 (MHNUC); 1 male, Dagua, Columb occ. 95 Kalbr, SMD Museum Berlin. ECUADOR: 1 male, Ecuador, Hewitson Coll. 79-69, *Euptychia tiessa* Hew. 2., B. M. Type No. Rh. 3150, *Euptychia tiessa* [male] Hew., Type [Syntype] (NHMUK); Esmeraldas: 2 males, Esmeraldas, 500 m, viii.1959, leg. L. Richter, ICN-MHN-L 2698, 5929; 2 females, same data, vii.1959, leg. L. Richter, ICN-MHN-L 2709, 2703.

DeVries (1987: 275) provided some information on the natural history of *S. tiessa*. Individuals referred as to *S. satyrina* from Costa Rica are certainly representatives of *S. incerta* (Butler & Druce), **sp. restit.** To our knowledge, *S. satyrina*, described from Guatemala, is distributed only in this country and the southern part of Mexico.

Nota bene: as a complement to the study of *Magneuptychia* included in Costa *et al.* (2016) we present here three cases of misidentification of *Magneuptychia lethra* (Möschler) as *Magneuptychia libye* (Linnaeus) (figs. 8 wing venation, 16 male genitalia), type species of its genus: Barcant, 1970: pl. 13, fig. 17; Lewis, 1973: pl. 60, fig. 2 [same

error in edition of 1987]; Urich, 1978: 12, figs., 13 [error pointed out by Cock (2014: 12), but the latter used the name *M. newtoni* (Hall), a junior synonym of *M. lethra*].

CONCLUSIONS

A number of independent phylogenetic studies based on the comparative analyses of DNA sequences, both mitochondrial (COI, Cyt b and ND1) and nuclear (EF-1 α , wingless, GAPDH y RpS5), have revealed paraphyly and polyphyly among many of the taxa conveniently accommodated under *Magneuptychia* Forster by most authors (Murray 2001, Murray & Prowell 2005, Peña *et al.* 2006, 2010, 2011; Marín *et al.* 2009, 2011, 2012, 2017; Marín 2011). For instance, Murray (2001) and Murray & Prowell (2005) included in their analysis six species of “*Magneuptychia*” and none formed monophyletic groups with any other (Murray, 2001: 360; Murray & Prowell, 2005:72). In all variants of their cladograms “*Magneuptychia*” *moderata* appeared, well supported, as the closest taxon to *Splendeuptychia ashna* (type species of the genus). There was also strong support for the closest genetic distance between *M. tiessa* and *S. satyrina* (Murray 2001: 282, fig. 4.2; Murray & Prowell 2005: 77). Peña *et al.* (2010: 247, 250 fig. 2, 251 fig. 3, 253 fig. 4) got *Satyrotaygetis satyrina* notably separated (and nested among other genera) from any “*Magneuptychia*” included in their analyses, and “*Magneuptychia*” *moderata* and “*Splendeuptychia*” *purusana* closely associated as sister taxa in the last branch of every cladogram (Figs. 2, 3, 4). This collection of evidence is congruent with the taxonomic hypotheses herein proposed for *Nubila*, **gen. nov.**, and *Satyrotaygetis*, **gen. rev.** Not only it is not in conflict with our generic arrangement, but in fact it appears to support it.

According to our morphological observations *Nubila*, **gen. nov.**, should be considered one sister genus to *Splendeuptychia*, and quite apart from *Magneuptychia*.

Based on a morphology study in which a considerable number of characters were coded, Marín (2011) generated a cladogram in which “*Magneuptychia*” *inani* emerged very distant (sister to the *Pareuptychia* clade, pp. 56) from *Magneuptychia libye* (type species of the genus, derived in an unnamed group close to the *Megisto* clade), and at least once very close to *Satyrotaygetis satyrina* (pp. 59). On the other hand Murray (2001) studied, described and compared some morphological characters of the early stages of *M. libye* (later published by Kaminsky & Freitas, in 2008) and “*Magneuptychia*” *ayaya* (a junior synonym of *Macrocissia iris*, **comb. nov.**). She found considerable differences between the two taxa. These cases account for additional elements to justify the erection of *Macrocissia*, **gen. nov.**

It is morphologic and genetically distinct, but comparable and very close to the genus *Satyrotaygetis* (see Marín *et al.* 2017).

Colombeia, **gen. nov.** and *Omachia*, **gen. nov.** are rather peculiar, so far monospecific genera, whose relationships with other equivalent species groups of the Satyrinae cannot yet be established. Probably *Colombeia*, **gen. nov.** is truly related to *Magneuptychia*.

ACKNOWLEDGEMENTS

We express our gratitude to G. Lamas (Lima, Peru), S. Attal (Paris, France), J. Diller (München, Germany), O. Mielke (Curitiba, Brazil), L. D. Miller (†) (Sarasota, USA), G. Onore (Quito, Ecuador), T. Racheli (Roma, Italy) for providing bibliographic resources along the years. J. Camacho, I. Dorado, E. Inciarte and M. Quiróz (†) kindly assisted ALV during several visits to MALUZ to study satyrine butterflies. Q. Arias, J. Clavijo, J. DeMarmels, M. Gaiani and F. Romero patiently allowed us for extensive searches through the drawers of the MIZA and helped ALV as much as possible in locating disperse interesting material in the MIZA collections. We thank both Venezuelan institutions for their generous loan of specimens. ALV thanks M. Costa (Caracas) for his inspiring enthusiasm and cooperation along the years, and P. R. Ackery, B. D’Abrera (†), J. Reynolds and R. I. Vane-Wright (London) for granting him open access to the collections and providing much professional help at the NHMUK, at least twenty years ago. Wilmer Rojas and Héctor Suárez (IVIC) assisted ALV in producing the illustrations of this article. Thanks to Julián Salazar (Museo de Historia Natural, Universidad de Caldas, Manizales), Fernando Trujillo (Scientific Director) and Federico Mosquera of the Omacha Foundation, and to Luis Germán Naranjo, Director of Conservation of WWF Colombia. The latter invited MGA to the field and funded fieldwork and information gathering for the declaration of the Tarapoto lakes as Ramsar site (now declared). MGA and ERHB received special support and funding from ICN during several phases of this research. MGA also wants to acknowledge his wife Angela Suárez and daughters Sofia Andrade Suárez and Elisa Andrade Suárez for their company and support in fieldwork at Puerto Nariño, Amazonas. MGA especially thanks W. Mey (MNKB), A. Hausmann (ZSM) M. Nuß, A. Hundsdorfer, Ch. Schmidt, F. Petzhold and U. Kallweit (SMTD) for access to the collections under their care and for their multiple support during his recent sabbatical stay in Germany. ERHB thanks the SINCHI Institute, especially Dairon Cárdenas and Mariela Os-

orno, together with the Colombia Bio Expedition team for their support and collaboration. This article has improved by the criticism and suggestions of John Lynch, Gilson Rivas and a third, anonymous reviewer.

REFERENCES

- Apolinar, H. 1928. Actividades de un naturalista en Colombia. *Boletín de la Sociedad Colombiana de Ciencias Naturales* 17(94): 11–16.
- Aurivillius, C. 1929. Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen Entomologischen Reisen des Herrn Dr. A. Roman in Amazonas 1914–1915 und 1923–1924. 13. Rhopalocera. *Entomologisk Tidskrift* 50(3/4): 153–168.
- Barcant, M. 1970. *Butterflies of Trinidad and Tobago*. London: Collins, 314 pp., 28 pls.
- Bates, H. W. 1865. New species of butterflies from Guatemala and Panama, collected by Osbert Salvin and F. du Cane Godman, Esqs. *Entomologist's Monthly Magazine* 1(8): 178–180.
- Beccaloni, G. W., Á. L. Viloria, S. K. Hall & G. S. Robinson. 2008. *Catalogue of the hostplants of the Neotropical butterflies. Catálogo de las plantas huésped de las mariposas neotropicales. (Monografías del Tercer Milenio, Vol. 8)* Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa, 536 pp.
- Brévignon, C. 2008. Inventaire des Satyrinae de Guyane Française (Lepidoptera: Nymphalidae). Pp.: 62–94, 7 pls. In: Lacomme, D. and L. Manil (eds.): *Lépidoptères de Guyane. Tome 3. Rhopalocères 2*. Paris: Association des Lépidoptéristes de France.
- Brévignon, C. & M. Benmesbah. 2012. *Complément à l'inventaire des Satyrinae de Guyane (Lepidoptera: Nymphalidae)*. Pp.: 36–52, 4 pls. In: Lacomme, D. & L. Manil (eds.): *Lépidoptères de Guyane. Tome 7. Nymphalidae*. Paris: Association des Lépidoptéristes de France.
- Brown, K. S., Jr. 1991. Conservation of Neotropical environments: insects as indicators. Pp.: 349–404. In: Collins, N. M. and J. A. Thomas (eds.): *The conservation of insects and their habitats*. London: Academic Press.
- Bryk, F. 1953. Lepidoptera aus dem Amazonasgebiete und aus Peru gesammelt von Dr. Douglas Melin und Dr. Abraham Roman. *Arkiv för Zoologi* (N.S.) 5(1): 1–268, 9 figs.
- Butler, A. G. 1867a. A monograph of the genus *Euptychia*, a numerous race of butterflies belonging to the family Satyridae; with descriptions of sixty species new to science, and notes to their affinities, etc. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1866(3): 458–504, pls. 39–40.
- Butler, A. G. 1867b. Descriptions of some new species of Satyridae belonging to the genus *Euptychia*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1867(1): 104–110, pls. 11–12.
- Butler, A. G. 1868. *Catalogue of diurnal Lepidoptera of the family Satyridae in the collection of the British Museum*. London: Taylor and Francis, vi + 211 pp., 5 pls.
- Butler, A. G. 1870. *Lepidoptera Exotica, or descriptions and illustrations of exotic Lepidoptera*. London: E. W. Janson, pp. 33–50, pls. 13–19.
- Butler, A. G. 1873. *Lepidoptera Exotica, or descriptions and illustrations of exotic Lepidoptera*. London: E. W. Janson, pp. 145–152, pls. 52–54.
- Butler, A. G. 1877. On new species of the genus *Euptychia*, with a tabular view of those hitherto recorded. *Journal of the Linnean Society of London (Zoology)* 13(67): 116–128, pl. 12.
- Butler, A. G. & H. Druce. 1872. Descriptions of new genera and species of Lepidoptera from Costa Rica. *Cistula Entomologica* 1(5): 95–118.
- Butler, A. G. & H. Druce. 1874. List of the butterflies of Costa Rica, with descriptions of new species. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1874(3): 330–370.
- Chacón, I. A. & J. J. Montero. 2007. *Mariposas de Costa Rica. Butterflies and moths of Costa Rica*. Santo Domingo de Heredia: Instituto Nacional de Biodiversidad, 366 pp., 257 pls.
- Chai, P. 1990. Relationships between visual characteristics of rainforest butterflies and responses of a specialized insectivorous bird. Pp.: 31–60. In: Wicksten, M. (ed.): *Adaptive coloration in invertebrates*. College Station: Texas A & M University Sea Grant College.
- Checa, M. F. 2008. *Mariposas de Canandé, sus amenazas, potencial y futuro*. Quito: Trama Ediciones, 72 pp.
- Cock, M. J. W. 2014. An updated and annotated checklist of the larger butterflies (Papilionoidea) of Trinidad, West Indies: Papilionidae, Pieridae and Nymphalidae. *Insecta Mundi* 353: 1–41.
- Costa, M., Á. L. Viloria, S. Attal, A. F. E. Neild, S. A. Fratello & S. Nakahara. 2016. Lepidoptera del Pantepui. Parte III. Nuevos Nymphalidae Cyrestinae y Satyrinae. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 121(2): 179–206.
- D'Abbrera, B. 1988. *Butterflies of the Neotropical Region. Part V. Nymphalidae (Conc.) & Satyridae*. Victoria, Black Rock: Hill House, [viii] + pp. 679–877.
- D'Abbrera, B. 2001. 2001. *The Concise Atlas of Butterflies of the World*. Melbourne: Hill House Publications, 353 pp., 150 pls.
- DeVries, P. J. 1987. *The butterflies of Costa Rica and their natural history. Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae*. Princeton, NJ: Princeton University Press, xxii + 327 pp., 50 pls.
- Doubleday, E. 1848. *The genera of diurnal Lepidoptera: comprising their generic characters, a notice of their habits and transformations, and a catalogue of the species of each genus*. London: Longman, Brown, Green & Longmans. 1: 185–200, pls. 26–27, 29; 2: pls. 31–44.
- Druce, H. 1876. List of the butterflies of Peru, with descriptions of new species. With some notes by Edward Bartlett. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1876(1): 205–250, pls. 17–18.
- Felder, C. & R. Felder. 1867. *Reise der Österreichischen Fregatte Novara um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859 unter den Befehlen des Commodore B. von Wüllerstorff-Urbair. Zoologischer Theil. Zweiter Band. Zweite Abtheilung: Lepidoptera*. Wien: Carl Gerold's Sohn, (3): [2] + 379–536, pls. 48–74.
- Forster, W. 1964. Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Boliviens XIX. Lepidoptera III. Satyridae. *Veröffentlichungen*

- der Zoologischen Staatssammlung München 8: 51-188, pls. 27-35.
- Gaede, M. 1931. Familia Satyridae. In: Strand, E. (ed.): *Lepidopterorum Catalogus* 43: 1-320; 46: 321-544; 48: 545-759.
- Garwood, K. & R. Lehman. 2011. *Butterflies of Central America. A photographic checklist of common species. Volume 1: Papilionidae, Pieridae & Nymphalidae*. McAllen, TX: RiCalé Publishing, x + 304 pp.
- Glassberg, J. 2007. *A swift guide to the butterflies of Mexico and Central America*. [USA]: Sunstreak Books, Inc., [vi] + 266 pp.
- Godman, F. D. C. 1901. *Biologia Centrali-Americana. Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera*. London: Dulau & Co., Bernard Quaritch, 2(164): 645-668, pls. 104-105.
- Godman, F. D. C. & O. Salvin. 1880. *Biologia Centrali-Americana. Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera*. London: Dulau & Co., Bernard Quaritch, 1(6): 73-88, pl. 8.
- Hayward, K. J. [1964]. Dibujos de los genitales masculinos de algunos satíridos neotropicales. III. (Lep. Rhop. Satyridae). *Acta Zoologica Lilloana* 19: 511-517.
- Herrich-Schäffer, G. A. W. 1865. Lepidopterorum Index systematicus. *Correspondenz-Blatt des Zoologisch-Mineralogischen Vereines in Regensburg* 19(5): 63-76, (6): 84-92, (7): 100-108.
- Hewitson, W. C. 1850. Descriptions of some new species of butterflies. *Annals and Magazine of Natural History* (2)6(36): 434-440, pls. 9-10.
- Hewitson, W. C. 1862. *Illustrations of new species of exotic butterflies, selected chiefly from the collections of W. Wilson Saunders and William C. Hewitson*. London: John Van Voorst, 3(43): [69-70], [73-74], [85-86], pls. [35], [37], [43]; (44): [7-8], [67-68], [97-98], pls. [4], [34], [49].
- Hewitson, W. C. 1869. *Remarks on and descriptions of new species of butterflies collected by Mr. Buckley in Ecuador*. London, John Van Voorst, 1: ii + 16 pp.; 2: 17-32; 3: 33-48.
- Holdich, T. H. & A. R. Hinks (eds.). 1918. Appendix. Natural history collections made by the late Major H. S. Toppin. Pp.: 234-242, 4 pls. In: *Peru-Bolivia Boundary Commission 1911-1913. Report of the British Officers of the Peruvian Commission. Diplomatic memoranda and maps of the boundary zone*. London: Cambridge University Press.
- Huertas, B., G. Lamas, G. Fagua, J. Mallet, S. Nakahara & K. R. Willmott. 2016. A remarkable new butterfly species from western Amazonia (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Conservación Colombiana* 24: 5-11.
- ICZN [International Commission on Zoological Nomenclature]. 1999. *International Code of Zoological Nomenclature / Code International de Nomenclature Zoologique*. 4th ed. London: The International Trust for Zoological Nomenclature, xxx + 306 pp.
- Kaminsky, L. A. and A. V. L. Freitas. 2008. Immature stages of the butterfly *Magneuptychia libye* (L.) (Lepidoptera. Nymphalidae: Satyrinae). *Neotropical Entomology* 37(2): 169-172.
- Kirby, W. F. 1871. *A synonymic catalogue of diurnal Lepidoptera*. London: John Van Voorst, vii + 690 pp.
- Kirby, W. F. 1877. *A synonymic catalogue of diurnal Lepidoptera. Supplement*. London: John Van Voorst, i-viii + pp. 691-883.
- Kirby, W. F. 1879. *Catalogue of the collection of diurnal Lepidoptera formed by the late William Chapman Hewitson of Oatlands, Walton-on-Thames; and bequeathed by him to the British Museum*. London: John Van Voorst, iv + 246 pp.
- Lamas, G. 1969. Lista de ropalóceros (Lepidoptera) peruanos citados en la obra "Die Gross-Schmetterlinge der Erde" de Adalbert Seitz. *Biota* 7(58): 265-328.
- Lamas, G. 1981. La fauna de mariposas de la Reserva de Tambopata, Madre de Dios, Perú (Lepidoptera, Papilionoidea y Hesperioidea). *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología* 6(2): 23-40.
- Lamas, G. [1997]. Diez notas sinonímicas sobre Satyrinae neotropicales, con la descripción de dos subespecies nuevas de Perú y Ecuador (Lepidoptera: Nymphalinae). *Revista Peruana de Entomología* 39: 49-54.
- Lamas, G. 2001. Los Papilionidae y Nymphalidae (Morphinae, Satyrinae, Biblidinae y Heliconiinae) americanos descritos por J. Röber (Lepidoptera). *Revista Peruana de Entomología* 42: 27-40.
- Lamas, G. 2003. Las Mariposas de Machu Picchu. *Guía ilustrada de las mariposas del Santuario Histórico Machu Picchu, Cuzco, Perú*. Lima: PROFONANPE, [vi] + 221 pp., 34 pls.
- Lamas, G. 2004. Nymphalidae. Satyrinae. Tribe Satyrini. Subtribe Euptychiina. Pp.: 217-223. In: Lamas, G. (ed.): Checklist: Part 4A. Hesperioidea - Papilionoidea. In: Heppner, J. B. (ed.): *Atlas of Neotropical Lepidoptera. Volume 5A*. Gainesville: Association for Tropical Lepidoptera / Scientific Publishers.
- Lamas, G., R. K. Robbins & D. J. Harvey. 1991. A preliminary survey of the butterfly fauna of Pakitza, Parque Nacional del Manu, Peru, with an estimate of its species richness. *Publicaciones del Museo de Historia Natural UNMSM (Lima)* (A) 40: 1-19.
- Lamas, G., R. K. Robbins & D. J. Harvey. [1997]. Mariposas del alto Río Napo, Loreto, Perú (Lepidoptera: Papilionoidea y Hesperioidea). *Revista Peruana de Entomología* 39: 63-74.
- Lewis, H. L. 1973. *Butterflies of the World*. Chicago: Follett, xvi + 312 pp., 208 pls.
- Lewis, H. L. 1987. *Butterflies of the World*. New York: Harrison House, xvi + 312 pp., 208 pls.
- Marín, M. A. 2011. *Relaciones filogenéticas de Euptychiina (Lepidoptera: Satyrinae) con base en características morfológicas de los adultos*. Medellín: Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, iv + 108 pp. [MSc thesis].
- Marín, M. A., A. López, A. V. L. Freitas & S. I. Uribe. 2009. Caracterización molecular de Euptychiina (Lepidoptera: Satyrinae) del norte de la Cordillera Central de los Andes. *Revista Colombiana de Entomología* 35(2): 235-244.
- Marín, M. A., A. López & S. I. Uribe. 2012. Interspecific variation in mitochondrial serine transfer RNA (UCN) in Eup-

- tychiina butterflies (Lepidoptera: Satyrinae): structure and alignment. *Mitochondrial DNA* 23(3): 208–215.
- Marín, M. A., C. Peña, A. V. L. Freitas, N. Wahlberg & S. I. Uribe. 2011. From the phylogeny of the Satyrinae butterflies to the systematic of Euptychiina (Lepidoptera: Nymphalidae): history, progress and prospects. *Neotropical Entomology* 40(1): 1–13.
- Marín, M. A., C. Peña; S. I. Uribe & A. V. L. Freitas. 2017. Morphology agrees with molecular data: phylogenetic affinities of Euptychiina butterflies (Nymphalidae: Satyrinae). *Systematic Entomology* 42(4): 768–785.
- May, E. G. L. 1933. Notas sobre a collecção de lepidópteros do Estado de Matto Grosso feita pela comissão Rondón. *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro* 9(2): 119–126.
- Mielke, O. H. H. & M. M. Casagrande. 1987. Sobre os tipos de Lepidoptera depositados em museus brasileiros. VIII. Nymphalidae e Pieridae descritos por Victor de Miranda Ribeiro. *Revista Brasileira de Entomologia* 31(1): 19–23.
- Miller, L. D. 1968. The higher classification, phylogeny and zoogeography of the Satyridae (Lepidoptera). *Memoirs of the American Entomological Society* 24: [6] + iii + 174 pp.
- Murray, D. 2001. *Systematics of Neotropical satyrine butterflies (Nymphalidae: Satyrinae: Euptychiina) based on larval morphology and DNA sequence data and the evolution of life history traits*. Baton Rouge, LA: Louisiana State University, vii + 367 pp. [PhD dissertation].
- Murray, D. & D. P. Prowell. 2005. Molecular phylogenetics and evolutionary history of the Neotropical Satyrinae Subtribe Euptychiina (Nymphalidae: Satyrinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34(1): 67–80.
- Neild, A. F. E., S. Nakahara, S. A. Fratello & D. J. Harvey. 2014. A new species of *Euptychia* Hübner, 1818 (Nymphalidae: Satyrinae: Satyrini) from the Amazon basin and the Guianas. *Tropical Lepidoptera Research* 24(1): 4–9.
- Orozco, S., S. B. Muriel & J. Palacio. 2009. Diversidad de lepidópteros diurnos en un área de bosque seco tropical del occidente antioqueño. *Actualidades Biológicas* 31(90): 31–41
- Overall, W. L. & P. J. Borges da Silva. 2002. Borboletas. Pp.: 521–532. In: Lisboa, P. L. B. (ed.): *Caxiuana. Populações tradicionais, meio físico e diversidade biológica*. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi.
- Palacios, M. & L. M. Constantino. 2006. Diversidad de lepidópteros Rhopalocera en un gradiente altitudinal en la Reserva Natural de Pangan, Nariño, Colombia. *Boletín Científico. Museo de Historia Natural, Universidad de Caldas* 10: 258–278.
- Pascal, O.; J. Touroult & P. Bouchet. 2015. *Expedition «La Planète Revisitée» Guyane 2014-15. Synthèse des résultats*. Paris: Muséum national d'Histoire naturelle; Pro-Natura International, 218 pp.
- Peña, C., S. Nylin, A. V. L. Freitas & N. Wahlberg. 2010. Biogeographic history of the butterfly subtribe Euptychiina (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). *Zoologica Scripta* 39: 243–258.
- Peña, C., S. Nylin & N. Wahlberg. 2011. The radiation of Satyrini butterflies (Nymphalidae: Satyrinae): a challenge for phylogenetic methods. *Zoological Journal of the Linnean Society* 161(1): 64–87.
- Peña C., N. Wahlberg, E. Weingartner, U. Kodandaramaiah, S. Nylin, A. V. L. Freitas & A. V. Z. Brower. 2006. Higher level phylogeny of satyrine butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) based on DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40(1): 29–49.
- Piñas, F. 2004. *Mariposas del Ecuador. Vol. 11b. Familia: Nymphalidae. Subfamilia: Satyrinae*. Quito: Compañía de Jesús, v + 90 pp. + 1 CD [692 figs.]
- Racheli, T. & L. Racheli. 2001. An annotated list of Ecuadorian butterflies (Lepidoptera: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae). *Fragmenta Entomologica* 33(2): 213–380.
- Raguso, R. A. & J. E. Llorente. 1997. Papilionoidea. Pp. 257–291. In: González, E., R. Dirzo and R.C. Vogt (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. México, D. F.: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ribeiro, V. de M. 1931. Lepidópteros de Matto Grosso. Material colligido pelos senhores General Cândido Rondón, Prof. Alípio de Miranda-Ribeiro e Emil Stolle. *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro* 7(1): 31–52.
- Röber, J. 1927. Neue exotische Falter. *Internationale Entomologische Zeitschrift* 21(31): 281–282.
- Robbins, R. K., G. Lamas, O. H. H. Mielke, D. J. Harvey & M. M. Casagrande. 1996. Taxonomic composition and ecological structure of the species-rich butterfly community at Pakitza, Parque Nacional del Manu, Perú. Pp.: 217–252. In: Wilson, D.E. and A. Sandoval (eds.): *Manu. The biodiversity of southeastern Peru*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution.
- Rodríguez, G. & H. Miller. 2013. Inventario preliminar de los Rhopalocera de Mitú, Vaupés, Colombia (Insecta: Lepidoptera). *Boletín Científico. Museo de Historia Natural, Universidad de Caldas* 17(1): 196–218.
- Salinas, J. L., C. Méndez, M. V. Barrios, C. Pozo & J. E. Llorente-Bousquets. 2009. Hacia una síntesis de los Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera) de Guatemala con una reseña histórica. *Caldasia* 31(2): 407–440.
- Schaus, W. 1913. New species of Rhopalocera from Costa Rica. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1913(3): 339–367, pls. 50–54.
- Shou, J., I. Chou & Y. Li. 2006. *Systematic butterfly names of the world*. Xian: Shaanxi Science and Technology Press, 4 + 6 + 20 + 450 pp., 32 pls.
- Singer, M. C., P. J. DeVries & P. R. Ehrlich. 1983. The *Cissia confusa* species-group in Costa Rica and Trinidad (Lepidoptera: Satyrinae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 79(2): 101–119.
- Singer, M. C. & J. Mandracchia. 1982. On the failure of two butterfly species to respond to the presence of conspecific eggs prior to oviposition. *Ecological Entomology* 7(3): 327–330.

- Staudinger, O. 1884-88. *I. Theil. Exotische Tagfalter in systematischer Reihenfolge mit Berücksichtigung neuer Arten*. In: Staudinger, O. and E. Schatz. 1884-1892. *Exotische Schmetterlinge*. Fürth: G. Löwensohn 1(1-21): 1-333 + [10], pls. 1-100, 1 map.
- Urich, F. C. 1978. A new butterfly record for Trinidad & Tobago. *Living World* 1977-78: 12-13.
- Valencia-Martínez, C. A., Z. N. Gil & L. M. Constantino. 2005. *Mariposas diurnas de la zona central cafetera colombiana. Guía de campo*. Chinchiná: Cenicafé. 244 pp.
- Vargas, J. I. & C. A. Salazar. 2014. Biodiversidad y mariposas en una región del Alto Chocó, San José del Palmar, Colombia. *Boletín Científico. Museo de Historia Natural. Universidad de Caldas* 18(1): 259-284, 3 pls.
- Viloria, Á. L. 2007. The Pronophilina: synopsis of their biology and systematics (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Tropical Lepidoptera* 15(1-2): 1-17.
- Warren, A. D., K. J. Davis, N. V. Grishin, J. P. Pelham & E. M. Stangeland. 2012a. Interactive Listing of American Butterflies. http://www.butterfliesofamerica.com/L/t/Magneuptychia_a.htm
- Warren, A. D., K. J. Davis, N. V. Grishin, J. P. Pelham & E. M. Stangeland. 2012a. *Interactive Listing of American Butterflies*. http://www.butterfliesofamerica.com/L/t/Magneuptychia_a.htm
- Weeks, A. G. 1905. *Illustrations of diurnal Lepidoptera with descriptions*. Boston: The University Press., [1]: [1] + xii + 117 pp., frontisp., 45 pls.
- Westwood, J. O. 1850-1851. In: Doubleday, E.: *The genera of diurnal Lepidoptera: comprising their generic characters, a notice of their habits and transformations, and a catalogue of the species of each genus*. London: Longman, Brown, Green & Longmans 2: 315-326, pls. 54, 54, 55, 63, 65-66 (1850), 363-374 (1851).
- Weymer, G. 1911. 4. Familie: Satyridae. Pp.: 193-240. In: Seitz, A. (ed.): *Die Gross-Schmetterlinge der Erde*. Stuttgart: A. Kernen 5.
- Zacca, T., M. M. Casagrande, O. H. H. Mielke, B. Huertas, A. F. E. Neild & M. Benmesbah. 2017. Description of a new species of Euptychiina (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) from South America. *Zootaxa* 4231(3): 442-450.

Table 1. Descriptive comparison of the ocellar elements of the underside wing patterns of ten genera of Neotropical satyrine butterflies.

Genus	Upperside		Underside	
	Forewing	Hindwing	Forewing	Hindwing
<i>Magneptychia</i>	Lacks ocelli	Lacks ocelli	Ocelli not well developed, except for subapical, bipupillated	Ocellar series: R5-Cu1+A2 (obsolete), generally bipupillated but sometimes fused as one
<i>Huberonympha</i>	Lacks ocelli	Only females with blind, subanal ocellus	With single subapical ocellus, bipupillated. Other vestigial on M1	Ocellar series: R5-Cu1, all five bipupillated (white)
<i>Cissia</i>	With one subapical ocellus, bipupillated	With subanal ocellus, bipupillated	With single subapical (M1) ocellus, bipupillated	Ocellar series: R5-Cu1. R5, M2 and M3 only double spots (pupillae and spots all silver)
<i>Stevenaria</i>	Lacks ocelli	With subapical dark spot (M1) and a very diffuse dark vertical spot on Cu1	With vestigial ocelli	Ocellar series: R5-Cu1. R5, M2 and M3 without black; all five bipupillated (R5, M2, M3 silver; M1 Cu1 white)
<i>Satyrotaygetis</i>	Only females with diffuse ocellar dark mark (subapical)	With submarginal ocellar element on Cu1 (monopupillated), vestigial or smaller in males. Better developed in females	Subapical ocellus on M1; vestigial ocelli may variably appear on R5, M2 and M3. Monopupillated	Ocelli prominent on R5, M1 and notably Cu1. Absent, vestigial or poorly developed (females) on M2 and M3. All monopupillated (white)
<i>Colombeia</i>	Only females with subapical dark mark (M1), and one dark vestigial on M3	Females with subanal blind ocellus (Cu1), with diffuse yellow ring; males only dark spot, smaller	Ocellar series M1-M3 (Cu1 in females). All bipupillated (white); M1 prominent, subapical: M2 fused to M1	Ocellar series R5-M1, M3-Cu1 (M2 generally missing in males, vestigial in females). M3 and Cu1 fused. All bipupillated (white)
<i>Macrocissia</i>	Lacks ocelli	May exhibit dark ocellar element (Cu1), specially females	Subapical monopupillated ocellus (M1)	Ocellar series R5-Cu1. R5 and M1 bipupillated; Cu1 either with one or two pupillae, always exceeding limits of cell; M2 and M3 with double pupilla, elongated, silvery; lacking black
<i>Nubila</i>	Lacks ocelli	May exhibit two diffuse dark ocellar spots (M1, Cu1)	Lacks ocellar elements	Ocellar series R5-Cu2. R5, M1, Cu1 and Cu2 fully ocellated (one pupil, white), M3, M3 lacking black, elongated, double pupillae, silver
<i>Omacha</i>	Lacks ocelli	Single, monopupillated ocellus (Cu1)	With vestigial subapical ocelli	Ocellar series R5-Cu1 complete. All ocelli monopupillated
<i>Splendeptychia</i>	Lacks ocelli	Exhibit one diffuse dark ocellar spot on Cu1. Sometimes one even less distinct on M1	Lacks ocellar elements	Ocellar series R5-Cu1 complete. R5 and M1 monopupillated, M2 to Cu1 bipupillated. Obsolescent or vestigial ocellar mark on Cu2

Ostras comestibles (Mollusca, Bivalvia) de las costas marítimas de Venezuela

Edible oysters (Mollusca, Bivalvia) of the maritime coast of Venezuela

Oliver Macsotay

Urb. El Trigal Norte, Av. Atlántico, no. 155-61 B, 2101 Valencia, estado Carabobo, Venezuela

Correspondencia: macsotayo@gmail.com

(Recibido: 16-12-2016 / Aceptado: 04-07-2018)

RESUMEN

La ostra comestible meridional, *Crassostrea rhizophorae rhizophorae* (Guilding) es una especie autóctona, estando reportada desde el Plioceno Tardío. Habitante de los rizomas del manglar, también puede crecer sobre fondos duros. Los ecofenotipos se denominan aquí *guayanensis* y *lacerata*, pero conservan todos los rasgos internos de las valvas de *C. r. rhizophorae*. Una subespecie de la Provincia Magallánica, *C. rhizophorae praia* (Von Ihering), adaptada a vivir en posición vertical sobre fondos rocosos o gravosos, se halla en Venezuela, desde final del Pleistoceno. Durante el Plioceno, *Crassostrea paraibanensis* Singarajah, de valvas macizas, invadió el norte de Suramérica, donde aún sobrevive sobre fondos lodosos estuarinos. Durante el Plesitoceno Medio, *Crassostrea iridiscens* (Hanley) y *C. corteziensis* (Hertlein), de la provincia Panámica del Pacífico, invadieron ambientes de alta energía del Caribe meridional. Solo el segundo sobrevivió en Venezuela. *Crassostrea brasiliiana* (Lamarck) es un taxón viviente en Brasil y Venezuela, que parece haber evolucionado del grupo de *C. r. rhizophorae* adaptada a substratos duros de alta energía y salinidad. *Saccostrea* fue un género común durante el Neógeno venezolano, con *S. cujiensis* (F. Hodson), *S. distans* (White) y *S. guppyi* (Wooding), el cual migró a la provincia de lo que hoy es Perú durante el Plioceno. Su descendiente, *S. palmula* (Carpenter) reinvadió el Mar Caribe meridional durante el Pleistoceno Medio. *Saccostrea* cf. *cucullata* (Born) y *Crassostrea gasar* (Adanson) son especies invasivas desde el Océano Índico el primero, y de África occidental el segundo.

Palabras clave: Ostreidae, período Neógeno, Venezuela.

ABSTRACT

The common edible oyster of the Caribbean Sea, *Crassostrea rhizophorae rhizophorae* (Guilding) is an autochthonous species, recorded since Late Pliocene. It is mostly found growing on mangrove roots, but it can also get attached to rocky bottoms. The ecophenotypes are here named *guayanensis* and *lacerata*, but these are only adaptations to the substrate and the water conditions. A subspecies involved in the Magellanic Province, *C. rhizophorae praia* (Von Ihering), adapted to grow in upright position, on gravelly or shelly bottoms, arrived to Venezuela during Late Pleistocene-Holocene times. Since the Pliocene epoch, a thick-shelled species, *Crassostrea paraibanensis* Singarajah, invaded from Brazil northern South America, where it still inhabits muddy bottoms in estuaries. During Middle Pleistocene times, *C. iridiscens* (Hanley) and *C. corteziensis* (Hertlein) invaded from the Panamic Province (Pacific) the high-energy environments of the southern Caribbean. Only the second survived locally in Venezuela. *Crassostrea brasiliiana* (Lamarck) –living in Brazil and Venezuela on hard substrates– could have evolved from *C. r. rhizophorae*. *Saccostrea* was a common genus in Venezuela on Neogene times, with *S. cujiensis* (F. Hodson), *S. distans* (White) and *S. guppyi* (Wooding), migrated to the Peruvian Province during Pliocene times. Their descendant, *S. palmula* (Carpenter) re-invaded the southern Caribbean during Middle Pleistocene times. *Saccostrea* cf. *cucullata* (Born) and *Crassostrea gasar* (Adanson) are invasive taxa from the Indian Ocean and Western Africa, respectively.

Key words: Ostreidae, Neogene, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

En Venezuela, durante las últimas décadas del siglo pasado, se ha despertado mucho interés entre los biólogos marinos por el tema de las especies exóticas, criptogénicas o invasivas en las faunas costeras e insulares (Pérez *et al.* 1997, 2006a, 2007). Previamente en la literatura se había registrado información acerca de la presencia de moluscos de especies procedentes de las costas del Brasil, de la Patagonia, el mar Mediterráneo y de las costas Pacíficas de Centro-América, formando parte de la fauna de la Plataforma de Margarita del nor-orienté de Venezuela (Mac-sotay & Campos-Villarreal 2001). La Familia Ostreidae Rafinesque, 1815, nunca ha sido estudiada de manera sistemática en Venezuela o en los países vecinos, Colombia o Trinidad. A pesar de ser una de las especies más buscadas para su consumo, no existía ningún estudio taxonómico de los mismos. Tello (1975) en el volumen VIII (moluscos) del catálogo de la fauna venezolana, señala seis especies de *Crassostrea*, entre vivientes y fósiles. De *Ostrea*, cita unos 80 taxones, cuya edad se extiende desde el Cretácico al Reciente. En su estudio sobre la taxonomía molecular comparando la *C. rhizophorae* y la *C. virginica* sobre muestras de Venezuela, Gutiérrez *et al.* (1989) se sorprenden de la gran semejanza de 1.6 loci por proteína en ambas. La explicación se halla en las localidades de recolecta: Ensenada Grande del Obispo y la laguna La Arestinga para *C. rhizophorae* y Caño Ajíes para "*C. virginica*". En el segundo caso, se trataba solamente de *C. rhizophorae* ecofenotipo *guyanensis* el cual alcanza tamaños de hasta 100 mm de altura y más, debido a lo favorable del ambiente estuarino, lo que explica la "semejanza". Por ello, se ha decidido aprovechar la revisión de las Ostreidae (Familia Ostreidae: Clase Bivalvia), analizándose taxonómicamente las especies halladas, desde el punto de vista de su autoctonicidad.

La Superfamilia Ostreacea está constituida por un gran número de especies de ostras comestibles y no comestibles. Su distribución actual está limitada a una franja ancha de la costa y la plataforma epicontinental, en aguas dentro de la latitud 64° N y 44° S en ambas costas del continente Americano (Galtsoff 1964).

Las ostras comestibles de la Provincia del Caribe, se incluyen actualmente en los géneros *Crassostrea* Sacco, 1897, y *Saccostrea* Dollfus & Dautzenberg 1920, ambos géneros no-incubatorios de la subfamilia Ostreinae (Stenzel *in* Cox *et al.* 1971). Existe amplia bibliografía acerca de las Ostreacea en el Neógeno de la región anfiamericana, aunque se halle disperso entre otras familias de moluscos (Maury 1925, Weisbord 1964, Woodring 1982). Revisadas estas, se compararon todos los ejemplares de nuestras colecciones, tratando de adquirir criterios estadísticos válidos

para las asignaciones genéricas y la separación de especies y subespecies de los morfotipos.

MATERIALES Y MÉTODOS

La recolecta de ejemplares vivientes de ostras u ostiones para este estudio, se realizó con equipo de buceo apnea, para poder laborar con más precisión debajo del agua. Se recolectaron en los manglares, desde el flanco abierto al mar, o dentro de los canales naturales internos. Se trató de desprender las colonias de ostiones vivos, lo más completos posibles, sin dañar las rizomas de los manglares. Se utilizó buceo autónomo para muestrear fondos más profundos, tratando de desprender las *C. rhizophorae praia*, de su substrato firme. Esta fue también la técnica de recuperación de los ejemplares de *Saccostrea palmula*, que prefieren un substrato de conchas muertas en su etapa adulta. Los ejemplares de *C. brasiliiana*, requirieron del cuchillo de submarinismo, para desprenderlos de su substrato de cemento. En el laboratorio, se maceraron las conchas en agua dulce, hasta la descomposición completa de los tejidos orgánicos. Las valvas vacías se secaron al aire pero no al sol, y se etiquetaron para su fotografía con escala. Luego, se cerraron con tirro, para su resguardo.

Para este estudio, se dispuso de una colección de unas 480 valvas articuladas. Para la fauna fósil, se dispuso de unas 120 valvas articuladas y otras tantas, desarticuladas de las mismas localidades. El estudio se realizó utilizando la nomenclatura propuesta por Stenzel (1971) para la clasificación de los taxones de la Superfamilia Ostreacea, hasta el nivel genérico y subgenérico. Este método utiliza los rasgos internos de ambas valvas, como la charnela, posición y anchura de los resilíferos, las huellas musculares aductorales y las de Quenstedt y su posición relativa; presencia y extensión de las chomata y la cavidad umbonal. El grosor de cada valva, así como las de sus resilíferos fueron considerados 'rasgos evolutivos' por Seilacher *et al.* (1984).

Para la definición de las especies vivientes, se han tomado en cuenta sus linajes ancestrales, así como sus migraciones con los cambios paleoceanográficos. Se han revisado las Ostreacea desde el Mioceno medio hasta el Pleistoceno tardío (15 Ma-0,13 Ma). Las valvas se denominan izquierda (VI) y derecha (VD), en vez del inferior y superior, como en estudios anacrónicos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Localidades de recolecta de Ostreidae vivientes en Venezuela

Las localidades de recolecta se presentan de oeste al este, consideradas por estados. Se nombran las especies,

subespecies o morfotipos y las características resaltantes. Los epibiontes se consideran importantes.

Estado Zulia

Península de Castilletes, Guajira venezolana: *C. rhizophorae*, ecofenotipos *lacerata* y *guyanensis*, sobre mangle y *C. rhizophorae praiia* sobre rocas. Epibiontes: serpulidos.

Laguna de Cocinetas: *C. rhizophorae*, ecofenotipo *guyanensis*. Sin epibiontes.

Boca Cañonera: Estuario del Lago de Maracaibo. *Saccostrea palmula* sobre valvas desarticuladas de bivalvos, en fondos fangosos. Adultos y juveniles, muchos muertos por poliquetos espionidos.

Caños Cojoro y Neima: *C. rhizophorae*, forma *lacerata*, adultos que alcanzaron 145 mm de altura, con abundantes tubos de poliquetos como epibiontes.

Estado Falcón

Manglares de Chichiriviche: *C. rhizophorae* forma *guyanensis*, más conchas juveniles que adultos, asociados a *Isognomon alatus*.

Bahía de Tucacas: *C. rhizophorae*, forma *guyanensis*, asociados a *Isognomon alatus* y *Ostrea lixula*.

Estado Carabobo

Bahía de Patanemo: *C. rhizophorae*, forma *guyanensis*, adultos con epibiontes de serpulidos y balánidos.

Estado Aragua

Bahía de Cata: *C. rhizophorae praiia*, adultos articulados recolectados en el acantilado submarino, en el flanco este de la bahía, entre 5 y 8 metros. Adheridos a esquistos y algas calcáreas.

Estado Nueva Esparta

Bahía de Juangriego: *Saccostrea* cf. *S. cucullata*, adultos y juveniles capturados entre 9 y 11 metros de profundidad, entre rocas. Epibiontes de serpulidos.

La Arestinga: Ostiones cultivados, *C. rhizophorae*, forma *lacerata*, alcanzando la altura máxima de 125 mm en la valva izquierda. Sin epibiontes, pero biohoradados por espionidos.

Banco entre islas de Coche y Cubagua: *Saccostrea caraboensis*, adultos y juveniles adheridos a corales muertos y rocas, entre 6 y 8 metros.

Estado Sucre

Salinas de Araya: *C. rhizophorae*, forma *guyanensis*, con serpulidos como epibiontes. También *C. brasiliiana*, adultos, con balanos como epibiontes.

Laguna de Chacopata: *C. rhizophorae*, y *C. brasiliiana*, con abundantes adultos y juveniles adheridos entre sí. Adheridos se hallan juveniles de *S. palmata*. Tres VD y una VI de *C. corteziensis*, recolectados de los manglares.

Laguna Chica, Golfo de Cariaco: *C. rhizophorae* típicas y de la forma *guyanensis*. Entre los epibiontes, se hallan *Ostrea lixula* y *Ostrea spreta*, mayormente juveniles y con balánidos de epibiontes.

Ensenada Grande del Obispo, Golfo de Cariaco: *C. rhizophorae*, adultos y juveniles de los manglares. *C. rhizophorae praiia*, fijados sobre conchas sueltas y grava gruesa.

Ensenada de Los Botones, y La Cagalona: *C. rhizophorae*, ecofenotipos *guyanensis* y *lacerata*, con más adultos que juveniles. Epibiontes: algas calcáreas ramosas, balánidos y vermes espionidos.

Ensenada El Brasil: *C. rhizophorae*, juveniles de forma *guyanensis*, con balánidos de epibiontes.

Ensenada Los Cachicatos: *C. rhizophorae*, forma típica, adultos y juveniles.

Caño Ajtes, Guariquén: *C. rhizophorae*, formas *guyanensis* y *lacerata*, fijados tanto sobre rizóforos, como sobre rocas.

Río San Juan: *C. paraibanensis*, adultos dragados en lodos de estuario, dragados río debajo de la población de Caripito.

Caño Angostura, Golfo de Paria: *C. rhizophorae*, de las formas *lacerata* y *guyanensis*, sobre rizóforos de mangles.

Estado Delta Amacuro

Pedernales, Caño Mánamo: *C. rhizophorae*, de los morfotipos *guyanensis* y *lacerata* sobre rizóforos de mangle, con epibiontes de balánidos y espionidos.

San José de Amacuro: *C. gasar*, el cual ha sido recolectado de los manglares cercanos a esta población, sin conocerse el punto exacto, sin compartirlo con *C. rhizophorae*.

LISTA TAXONÓMICA

A continuación, se presenta la lista de las Ostreacea vivientes en el Mar Caribe y el Océano Atlántico occidental adyacente. La clasificación taxonómica es según Stenzel *en* Cox *et al.* (1971):

Superfamilia OSTREACEA Rafinesque 1822
 Familia GRYPHAEIDAE Vyalov 1836
 Subfamilia PYCNODONTINAE Stenzel 1971
 Género *Hyotissa* Stenzel 1971

Hyotissa thomasi (McLean 1941)

Curazao, La Florida, Cartagena hasta el Golfo de Urbá, Colombia, probable presencia en Los Roques, Vene-

zuela. Euhalino, de 33 a 79 m de profundidad sobre sedimentos carbonáticos.

Familia OSTREIDAE Rafinesque 1815
Subfamilia OSTREINAE Rafinesque 1815
Género *Crassostrea* Sacco 1897

Crassostrea virginica (Gmelin 1791)

Tipo del género. Golfo de San Lorenzo, Canadá, hasta ambas costas de La Florida y el Golfo de México. Favorecido en estuarios, en agua salobres.

Crassostrea rhizophorae (Guilding 1828)

Antillas mayores y menores, América central desde Yucatán hasta Panamá, todo el norte de Suramérica, hasta el estado de Santa Catharina, Brasil. *C. rhizophorae rhizophorae*, el cual representa el 92% de la colecta estudiada, siendo el taxón de más difusión en las costas continentales de Venezuela, estando ausente de las islas alejadas de la costa. El stock de *C. rhizophorae sensu stricto* es autóctono en el Mar Caribe meridional, mientras que su subespecie *C. rhizophorae praia* es un invasor austral, que sobrevive en nuestra área gracias a las bajas temperaturas relacionadas a la surgencia marina. Es simpátrico, pero no comparte substrato con la especie nominal. *C. rhizophorae rhizophorae* se originó durante la época Pliocena, en respuesta a la salinización incipiente del Mar Caribe. En Venezuela, Colombia y Trinidad se cultiva para su explotación.

Crassostrea rhizophorae praia (Von Ihering 1907)

Desde Brasil, Santa Catharina, Uruguay y Argentina hasta Puerto Belgrano. Venezuela. De hábitat marino costero, sobre fondos duros.

Crassostrea brasiliiana (Lamarck 1819)

C. brasiliiana aparece durante el Plioceno tardío en las costas caribeñas de Costa Rica, y se halla viviente en Venezuela y Brasil. Puede considerarse una especie endémica, en áreas costeras de substrato duro. Forma el 2% de la recolecta.

Crassostrea paraibanensis (Singarajah 1980)

C. paraibanensis se originó en el Mioceno medio de Venezuela, donde persistió hasta la época Pliocena, restringiéndose en la fauna actual, a algunos estuarios cenagosos de Venezuela y Brasil. Descubierto por Singarajah (1980) en Brasil, este autor sugirió su afiliación con el grupo de *Crassostrea gryphoides*, fósil del área del Mediterráneo. *C. parahybanensis* es una especie paleoinvasora que evolucionó a neotendémica en Venezuela y Trinidad.

Crassostrea corteziensis (Hertlein 1951)

C. corteziensis es una especie muy escasa en Venezuela, de carácter holomarinero, donde se asocia más a *C. brasiliiana* y *Ostrea (Ostrea) lixula*. Siendo una especie viviente de la costa Pacífica de Centro-América desde la época Pliocena, pasó a ser invasora en el Caribe meridional, a finales de la época Pleistocena.

Crassostrea gasar (Adanson 1757)

C. gasar, es una especie de África occidental, descubierta recientemente como invasiva en Brasil y Surinam (Lapègue *et al.* 2002), donde comparte el hábitat salobre estuarino con *C. rhizophorae*. En Brasil, ambas son cultivadas y cosechadas.

Género *Saccostrea* Dollfus & Dautzenberg 1920

Saccostrea palmula (Carpenter 1857)

Especie conocida de la costa Pacífica de las Américas, desde la Baja California hasta las islas Galápagos, donde habita sobre raíces de mangle o rocas y arrecifes cerca de la línea de resaca. En Venezuela, en varios sectores de la costa meridional del Golfo de Venezuela.

Saccostrea caraboboensis (Weisbord 1964)

Plataforma de Margarita, Venezuela. Adherido sobre substrato duro, de preferencia calcáreo, entre 10 y 18 m de profundidad. Holomarinero y solitario.

Saccostrea gibsonsmithi (MacSotay & Campos Villarroel 2001)

Plataforma de Margarita, área de la isla La Sola, fondo calcáreo. Holomarinero y solitario.

Saccostrea cf. cuccullata (Born 1778)

Plataforma de Margarita, ensenada de La Guardia, siendo una especie invasiva, desde las costas de África sudoccidental.

Géneros *incubatorios*

Género *Ostrea* Linnaeus 1758

Ostrea cristata Born 1778 (= *O. equestris* Say 1846)

Golfo de México hasta La Florida, América Central y meridional, hasta el Golfo de San Matías, Argentina. Habita sobre substrato duro de toda clase, en aguas marinas someras (0,5 m hasta 20 m.). Tolerancia de salinidad hasta 25 ppm.

Ostrea spreta d'Orbigny 1842

Venezuela, Brasil, Uruguay y Argentina hasta el Golfo de San Matías. Habita fondos arenosos y gravosos bien consolidados.

Ostrea puelchana d'Orbigny, 1842

Venezuela, Trinidad, costas del Brasil, hasta el Golfo de San Matías, Argentina. Habita sobre fondos de conchas, arena y grava, entre 3 y 40 m de profundidad; no tolera aguas salobres.

Ostrea stentina Payradeau 1828

Es una especie del Mediterráneo oriental.

Ostrea libella Weisbord 1964 y *Ostrea lixula*

Weisbord 1964

Dos especies **endémicas** de Venezuela, discutidas en este estudio. Fueron descritas originalmente como parte de la fauna Pleistocénica de Venezuela.

Subfamilia LOPHINAE Vyalov 1936

Género *Dendostrea* Sowerby 1839

Dendostrea folium (Linnaeus 1758)

Ambas costas de la Florida y todo el Mar Caribe, hasta Taparica, Bahía, Brasil. De preferencia adherida sobre hidrozoarios u otro sustrato duro, sobre bancos carbonáticos o alrededor de islas alejadas de las costas continentales.

ESPECIACIÓN EN EL GÉNERO

CRASSOSTREA SACCO 1897

Antes del ordenamiento sistemático propuesto por Stenzel (1971), prevaleció una confusión entre las *Ostrea* en general, lo cual se refleja en los listados de sinonimias (Günter 1950, 1951, Ahmed 1975). Las diferencias entre las especies, subespecies y ecofenotipos, se entienden cuando se lee la explicación dada por Dall (1898: 675-676), al discutir las *Ostreidae*:

“Las características de las conchas se deben al sitio de habitación. Cuando un ejemplar de *Crassostrea virginica* crece en aguas de baja energía, tiende a formas redondeadas o anchas. Cuando la misma crece en un canal de marea, o un fondo con corrientes fuertes, las valvas se forman axialmente alargadas, con tendencia a ser rectilíneas.”

Además cuando un banco de ostras queda expuesto durante la marea baja, la valva izquierda tiende a hacerse más cóncava debido a la necesidad de retener mayor cantidad de agua durante el lapso de desecación. Cuando

ejemplares vivientes de ostras se trasladan de un sitio a otro de características diferentes, dichos ejemplares cambiarán sus formas de crecimiento; siendo ésta una observación comprobada en numerosos criaderos de ostras de la costa oriental de Norte América. Citando a Dall (1898) “cuando los ejemplares crecen densamente agrupados en un banco de ostras, la forma adoptada para la sobrevivencia es la alargada, siendo el contorno más irregular, y más o menos comprimida lateralmente.” Por otro lado, cuando el banco de ostras “queda expuesto durante la marea baja, la valva izquierda tiende a formarse más cóncava internamente, probablemente por la necesidad de retener más agua disponible durante el lapso de desecación”. Cuando una ostra crece sobre sustrato de naturaleza dura (roca, cemento o una concha) en agua sin sedimentos en suspensión, se desarrolla la cavidad umbonal (Fig. 3-1 a 3) así como algunas costillitas radiales con la finalidad de reforzar la concha (Fig. 3-5, 6).

Sin embargo, si el crecimiento se da sobre un rizóforo de mangle, se manifiesta tendencia a extenderse lateralmente cerca de la charnela (gozne) (Figs. 2 y 3) para poder torcerse lo suficiente a fin de que el extremo distal quedase más alto que el resto de la concha, y por consiguiente, la cavidad umbonal se extienda más allá del borde de la charnela. Cuando la ostra (*C. virginica*) crece sobre una superficie aplanada, se forma una concha ovalada poco profunda, y sin concavidad bajo la charnela. Todo lo anteriormente señalado se ajusta a la *C. brasiliensis* siendo posible que éste fuese el origen de dicha especie disponiendo de abundantes sustratos duros con la emersión de los volcanes durante el Plioceno; cuando la especie divergió del stock de la *C. rhizophorae*.

Von Cosel (1986) investigando en la Ciénaga Grande, Santa Marta (Colombia) describe el reemplazo de los morfotipos de *C. rhizophorae*, habitantes en bancos estuarinos, por una población de ostras arboícolas (forma *lacerata*) en un lapso de cuatro años, aclarando que no se trataba de un reemplazo de especies, sino de ecofenotipos de la misma especie. Woodring (1982) observó que los taxones *C. cabobasensis cabobasensis* (Pilsbry & Brown 1917) y *C. cabobasensis portoricana* (Hubbard 1920) pueden hallarse en las mismas formaciones de edad Miocena en Panamá, República Dominicana, Haití y Puerto Rico, pero nunca se les halla en la misma capa, por razones de facies.

Las *Ostreidae* del Mioceno europeo, que forman bancos *in situ*, se presentan bajo diversas tendencias, pero siempre dentro de unas características comunes: una extensión considerable del banco y un espesor regular a lo largo del mismo (Porta 1986/1987). N. Laurain (1980) demostró por métodos bioestadísticos que dos especies, *Crassostrea gryphoides*

(Schlotheim 1813) y *C. gingensis* (Schlotheim 1813), eran sólo ecofenotipos de la misma especie, el cual por prioridad, es la primera. Ésta es la especie que durante el Mioceno temprano migró hacia el oeste (Peraza & Macsotay 2011), invadiendo las costas atlánticas de América (Singarajah 1980) donde *C. virginica*, *C. brasiliana*, *C. paraybanensis* y *C. rhizophorae rhizophorae* son sus descendientes.

BIODIVERSIDAD DE OSTREIDAE

En la monografía sobre las Ostreidae vivientes de ambas costas de México se utilizó análisis "cluster" para la anatomía comparada de los taxones (Castillo Rodríguez & García Cubas 1986) se describieron nueve especies de la costa Pacífica y tres de la costa Caribeña. Se contaron 17 caracteres de las valvas y 30 rasgos anatómicos, fue muy útil para nuestro estudio. Se incluyeron fotografías de las valvas y dibujos de las vísceras de cada especie identificada. Previamente Keen (1960) de las costas Pacíficas de Centroamérica, describió siete especies, de los que tres corresponden a *Crassostrea*, y una respectivamente de *Hyotissa*, *Lopha*, *Ostrea* y *Saccostrea*.

La recopilación taxonómica de Harry (1981) citó la publicación de Singarajah (1980) en la cual se describen varias especies de los estuarios brasileños. A esto se le agrega la información sobre una especie de África occidental (*C. gasar*) que se reconoció en Brasil y Surinam, coexistiendo con *C. rhizophorae* (Lapègue *et al.* 2002).

Para la Ciénaga Grande de Santa Marta (Caribe colombiano) Von Cosel (1986) señala *C. rhizophorae* y *Ostrea equestris*. De Puerto Rico, Panamá y la península de Yucatán, sólo se citaron *C. rhizophorae* y *Dendostrea folium* (Warmke & Abbott 1961, Olsson & McGinty 1958, Vokes & Vokes 1983). Esto nos sugiere que las costas de Venezuela presentan una biodiversidad comparativamente alta, con respecto a las regiones vecinas del Caribe. Esta biodiversidad es comparable a la de la costa Pacífica de las Américas. Se confirma que la costa venezolana es un área de refugio natural con especies relicticas, del Neógeno (Petuch 1982) y no sólo para los gasterópodos, sino para muchos bivalvos, como es la Familia Ostreidae.

En este estudio solo se discutirán las especies comestibles de los géneros *Crassostrea* y *Saccostrea* de la fauna viviente, y su ascendencia Neógena en el norte de Sur América, en la cual se demuestra una movilidad sorprendente en estos animales tan sedentarios.

Clase BIVALVIA
Orden PTERIOIDA
Superfamilia OSTRACEA
Familia OSTREIDAE

Género *Crassostrea* Sacco 1897

El tipo es *Ostrea* (*Crassostrea*) *virginica* (Gmelin 1791). Para más detalles, consultar a Stenzel (1971).

Diagnosis: concha pequeña a muy grande (hasta 60 cm de altura) de contorno muy variable, pero en la cual dominan las formas espatuladas alargadas, con márgenes anterior y posterior sub-paralelas. VI más cóncava, VD plana a convexo-cóncava; VI con cavidad umbonal. Carece de chomata. Huella muscular aductora cercana a la parte posterior de la concha, y más cercana al margen ventral que a la charnela. Formas delgadas espatuladas con el área ligamentaria de la VI más alta que los de la VD. VI con el resilífero cóncavo y la VD, convexo. Externamente con lamelas concéntricas irregulares (Stenzel 1971). Cretácico Temprano al Reciente. Cosmopolita. Euryhalino, pudiendo subsistir en salinidades bajas (17 g/L), así como en las elevadas (42 g/L).

Crassostrea virginica (Gmelin 1791)

Ostrea virginica Gmelin 1791: 3336.

Ostrea mauricensis Gabb 1860: 376, pl. 67, fig. 26.

Ostrea virginiana (Gmelin); Whitfield 1894: 27-28, pl. II, figs. 1-7.

Ostrea virginica Gmelin; Richardson & Harbison 1942: pl. 187, pl. 9, fig. 4.

Ostrea (*Crassostrea*) *virginica* (G.) McLean 1951: 24-25, pl. 4, fig. 5.

Crassostrea virginica (G.) Richards 1962: 55-56, pl. 4, figs. 5-7; Ward 1998: 79, pl. 10, figs. 1, 2, 5-8.

No *Ostrea virginica* Maury 1925: 232-233; F. Hodson, H. K. Hodson & G. D.

Harris 1927: 21-22; Weisbord 1964: 181-185, pl. 22, figs. 11, 12;

(=*Crassostrea rhizophorae* /Guilding 1828)

No *Crassostrea virginica* Gutiérrez, Coronado & Pérez 1989: 172, 174.

(=*Crassostrea rhizophorae* /Guilding 1828/).

Diagnosis: la del género. Es comparativamente más grande y más gruesa en ambas valvas, que *C. rhizophorae*. La charnela se distingue porque su resilífero central es solo levemente más ancho, que los de los bordes, por separado. El canal ligamentario es cóncavo en la VI y convexo en la VD. Sus huellas musculares aductorales son ovoideas, forman el 1/3 del ancho de la concha y de color pardo en las vivientes. El músculo de Quenstedt en posición anterior con respecto al resilífero.

Biocrón: se origina en la Formación Calvert (Delaware, EEUU) de edad Mioceno Temprano-Medio, y se halla en varias formaciones de la costa Este de los Estados Unidos,

durante el resto del Mioceno y Plioceno (Ward 1998). Pero donde adquiere máxima abundancia, es durante el Pleistoceno, cuando forma verdaderos bancos desde Massachusetts hasta La Florida, y hasta Texas en el Golfo de México. Los tamaños máximos se hallan en los sedimentos de los ciclos glaciales de Norteamérica. Durante el Mioceno Tardío, alcanzaron las costas de Puerto Rico y República Dominicana, pero no más al sur. Definitivamente, no la hemos identificado ni en Venezuela, ni en Trinidad. Ensayos de trasplante de *C. virginica*, han resultado ser infructuosos (Vélez & Díaz 1988).

Crassostrea rhizophorae rhizophorae (Guilding 1828)

Figs. 1, 2, 3, 9-3 al 6

Ostrea rhizophorae Guilding, 1828: 542; Macsotay 1968: 58, 77; Macsotay 1975: 466, lám. 3, figs. 7, 8;

Ostrea (Crassostrea) rhizophorae G.; McLean 1951: 25, pl. 4 fig. 6; Weisbord 1964: 185-186, pl. 24, figs. 3, 4.

Crassostrea rhizophorae (G.); Warmke & Abbott 1961: 173, pl. 35-b; Martínez Escarbassier 1962: 6-7, figs. 1, 2; Macsotay 1982: 172-173, t. 3; Vokes & Vokes 1983: 38, pl. 37, fig. 9; Von Cosel 1986: 118-123, fig. 34; Lodeiros *et al.* 1999: 38, fig. 32; Macsotay & Campos 2001: 151; Lapègue *et al.* 2002: 233, 238, figs. 3, 4, tbl. 3.

Crassostrea guyanensis Ranson 1967; (*n. n.*) Altena 1971b: 36, pl. 3, figs. 1-4.

Crassostrea lacerata (Hanley 1846, *non* Goldfuss 1833); Altena 1971b: 36-37, fig. 10, lám. 2, fig. 5; Macsotay & Caraballo 1976: 35, lám. 7, figs. 6, 10.

Ostrea parasitica Linnaeus; Liddle 1946: 532; Ginés 1947: 282, fig. 285.

Ostrea virginica Gmelin; Hodson, Hodson & Harris 1927: 21, 22; Macsotay 1968: 77.

Ostrea sp.; Van Andel & Postma 1954: 203.

Crassostrea virginica (Gmelin); Lodeiros, Marín & Prieto 1999: 38-39, fig. 33; (*non* Gmelin 1791).

Diagnosis: de aspecto general semejante a *C. virginica* – el tipo del género – con su superficie externa lamelar irregular en ambas valvas, pero su concha es consistentemente más delgada en ambas valvas. Las valvas son asimétricas y desiguales. Su tamaño es consistentemente menor, variable entre 5 y 15 cm de altura. La superficie de fijación es variable, según el tipo de substrato, y la misma define los morfotipos de la especie, a semejanza de *C. virginica* (Figs. 2 a 4). En todo caso, su superficie de fijación es menor del 65%, lo cual lo distingue de *C. brasiliensis*. La superficie de fijación, en la VI, suele presentar su equivalente xenomórfico en la VD (Figs. 9-3, 5), y no tiene que restringirse al área charnelar, como en *C. virginica*. La huella muscular aductora es de posición más posterior y más distal que *C.*

virginica; su forma es semilunar y oblicua. La huella muscular de Quenstedt (Stenzel 1971) es más pequeña y se halla más cercana a la plataforma charnelar. El trazo braquial pulmonar es semejante, aunque más alejada de la huella muscular aductora.

Morfotipos o ecofenotipos: El adulto de *C. rhizophorae rhizophorae* se adhiere sobre cualquier substrato duro, con tal de hallarse expuesto a la corriente que le aporta nutrientes. Su preferencia son los rizóforos de mangle. El carácter del substrato le confiere la morfología polimórfica. Reconocemos en Venezuela:

La forma típica, oblongo-oval, de resilífero ancho, propia de manglares marinos o con aguas poco salobres (Figs. 1-1 al 10; 2- 1, 2). Cavidad umbonal reducida, por habitar por debajo de la línea de marea baja.

La forma *guyanensis*, ovoideado más alargado axialmente, con cavidad umbonal importante, por habitar entre las líneas de marea alta y baja. Propia de ambiente estuarino, como el Golfo de Paria o la Bahía del Tablazo (Figs. 2- 3, 4, 5; Figs. 3- 1, 4).

La forma *lacerata*, alargada, de flancos subparalelos, cuyo resilífero es más ancho que las otras tres formas. Esta es la única cuya VD desarrolla costillitas radiales (Figs. 3- 2, 3, 5, 6). Cavidad umbonal profunda y estrecha.

Según Lapègue *et al.* (2002: fig. 3) el árbol filogenético de *C. virginica* y *C. rhizophorae* sugieren sólo 3,5% de divergencia de nucleótidos, lo que sugiere una relación más cercana que la de *C. rhizophorae* con *C. gasar*. En las extensas costas de Brasil y las Guayanas, *C. rhizophorae* y *C. gasar* han sido confundidas, y consideradas como una especie única. Sin embargo, la divergencia de nucleótidos es del 11%, cifra muy alta, cuando se compara a la divergencia de 5% entre *C. gigas* (Aleutianas) y *C. ariakensis* (Japón) (Lapègue *et al.* 2002).

Distribución: *C. rhizophorae* es la especie más común del género en el Océano Atlántico tropical, extendido desde el extremo sur de la Florida, hasta Brasil (Orton 1928, Littlewood 1991). En el Mar Caribe se halla viviente desde Cancún (Yucatán) México, hasta la isla de Trinidad (Vokes & Vokes 1984, Castillo Rodríguez & García Cubas 1986, Von Cosel 1986). Nuestra recolecta demuestra su presencia en casi todas las localidades costeras y estuarinas de Venezuela, incluyendo la isla de Margarita, pero no se halla en las islas alejadas de la costa.

Biocrón: *C. rhizophorae rhizophorae*, en la Cuenca de Falcón, se origina en la localidad F-1338, de la Formación La Vela superior, zona de *Turritella cartagenensis*, piso Gelasense del Pleistoceno “nuevo” (Peraza 2004). En la cuenca de Tuy-Cariaco, se origina en la Formación Aramina, de la misma edad, pero es más frecuente en horizontes más altos del Pleistoceno.

Distribución exótica: se cultiva extensamente en las Antillas Mayores, y ha sido introducida hasta la Nueva Guinea (FAO 1999) con fines de explotación comercial.

Hábitat: Nuestra recolecta revela lo siguiente: *C. rhizophorae rhizophorae* es una especie eurihalina, pero adquiere su crecimiento completo y desarrollo óptimo en áreas estuarinas, como los caños septentrionales del Delta del Orinoco, donde desarrolla el ecofenotipo *guyanensis*, erróneamente llamado *C. virginica* (auctt.). En los ambientes donde hay lagunas con el substrato apropiado, pero con ausencia de una fuente fluvial, se presentan los morfotipos *guyanensis* y *lacerata*, tal como sucede en las lagunas de Chacopata y La Arestinga. La última, parece estar relacionada al bajo tenor de calcio en el leptopel de las aguas estuarinas: la delgadez de la concha, que es reforzada con costillitas en posición radial (Figs. 3-6).

Crassostrea rhizophorae praia (Von Ihering 1907)

Figs. 7- 1 al 12; 10- 3, 9; 11- 1, 2

Ostrea parasitica praia Von Ihering 1907: 436.

Crassostrea rhizophorae praia (Von Ihering 1907); Camacho 1962: 70, lám. 10, figs. 8a, 8b; Carvalho Rios 1970: 171.

Ostrea cf. *virginica* (G.); Maloney & Macsotay 1968: 276, t. II.

Ostrea virginica sucrensis Macsotay 1965: 43, *nomen nudum*.

Crassostrea cf. *virginica* (G.); Jung 1969-a: 349, pl. 21, fig. 7.

Diagnosis: concha moderadamente gruesa, alargada, con dilatación a lo largo de su margen distal. Fijo por la VI aún en la edad madura, con 5-8 costillas radiales estrechas en su mitad distal, y lamelas concéntricas. La VI es cóncava y más alta que la VD, aplanada y lisa. La charnela de *C. rhizophorae praia* es de resilífero recto u prosogirado; la cavidad umbonal es poco profunda (Figs. 5-5, 6).

La huella muscular aductora es axialmente alargada, en forma de anzuelo; la huella muscular de Quenstedt es céntrica, y cerca del resilífero. Atribuido por la mayoría de los autores como subespecie de *C. rhizophorae*, por sus caracteres internos, es más cercana a *C. patagonica* (d'Orbigny) (Figs. 6-1, 2 y 3). El trazo braquial-pulmonar no se ha observado.

Biotopo: *C. rhizophorae praia* es una forma "más grande y más sólida que *C. rhizophorae rhizophorae* que se adhiere a las rocas por una pequeña parte de su VI", y el cual habita las costas arenosas y rocosas de Argentina (Parodiz 1948), en donde no existen manglares por razones climáticas. Aunque suele fijarse sobre substrato duro, inclusive conchas de otras ostras, la *praia* es un animal solitario, no gregario como *C. rhizophorae*. Según Figueiras & Si-

cardi (1968, pp. 272, pl. 2, fig. 34) este taxón adquiere su máxima abundancia en individuos en la parte meridional (austral) de su área de distribución. Lo cual demuestra su afinidad a las temperaturas bajas.

Distribución geográfica: desde Brasil meridional (Santa Catarina) y el Uruguay, hasta Puerto Belgrano, Argentina (Figueiras & Sicardi 1968). En Venezuela, hemos hallado pequeños grupos de individuos anclados entre rocas en La Salina, Puerto La Cruz, Bahía de Cata, y Farallón Centinela. En Boca de Güeque, viviente en aguas marinas lodosas, adheridos a cascajo y rocas. Su presencia se atribuye a las aguas marinas de surgencia que afectan las costas venezolanas, y que contribuyen a la supervivencia de faunas relicticas. No se ha citado ni del Brasil, ni de las Guayanas.

Biocrón: en Venezuela y Trinidad, ésta subespecie tiene su origen durante el Plioceno Tardío (Piacenziense): en las Formaciones Aramina, Coche, La Vela, y el miembro Courbaril de la Formación Morne L'Enfer de Trinidad (Macsotay 2005). Durante el Pleistoceno se torna más abundante, en las Formaciones Caigüire, Cumaná y Rio Salado. Jung (1969a) la describió de las areniscas de Matura, de la Formación Talparo de Trinidad. En Argentina, abunda en el piso Pampeano (Belgranense, Pleistoceno) y en el post-Pampeano (Querandino, Holoceno). Se plantea así la posibilidad de que la *praia* se haya originado en la Provincia Gatúnica del Caribe, para luego migrar hacia el sur, durante las glaciaciones del Cuaternario.

Crassostrea brasiliiana (Lamarck 1819)

Figs. 4-1 al 6; 5-1 al 6

Ostrea brasiliiana Lamarck 1819: 202; Deshayes 1836: 223.

Crassostrea brasiliiana (Lamarck); Singarajah, 1980: 835, fig. 4; Ranson 1967: 189; Lapègue *et al.* 2002: 233, 238.

Diagnosis original: "Shell delicate, oval, dilated, fulvous white, subradiate; transverse striations extremely fine. Small size, superior valve slightly convex. Habitat: the coast of Brazil." La mayoría de los autores incluyeron esta especie en la sinonimia de *C. rhizophorae* (Von Ihering 1907, McLean 1941, Weisbord 1964, Fairbridge 1976, Castillo-Rodríguez & García-Cubas 1986; Rios 1994).

Diagnosis: Singarajah (1980: 835) revisó la especie, describiendo e ilustrando el holotipo de *C. brasiliiana* (L.), depositado en el Museo de Historia Natural de París, Francia. Consiste de una VI, de 43 × 29 mm de tamaño, donde se observa claramente el resilífero, tres veces más ancho que alto, y sin cavidad subumbonal en absoluto. En la cara interior de la VI, se hallan adheridos dos ejemplares de la misma especie, uno, de 22 × 18 mm, y el otro, de 17 × 16 mm, juveniles de la misma especie. Sus respectivas VD son

delgadas y aplanadas, encajando bien en sus VI. En las VI, el resilífero es ortogirado, y con surco resiliar estrecho y profundo, difiriendo de *C. rhizophorae rhizophorae*, el cual es alto y estrecho. La VD tiene el resilífero de la misma forma, pero más pequeño. La huella muscular aductora es reniforme o redondeada, de tonalidades púrpura. La superficie externa de las VD, es relativamente lisa, debido a leve desgaste, con líneas de crecimiento apenas perceptibles. Unos 20 balánidos juveniles se hallan adheridos a la superficie expuesta del holotipo (Fig. 4-3). Los 16 ejemplares articulados de los que disponemos, corresponden muy bien a la descripción previa de Singarajah (1980), con la diferencia que el mayor de nuestros ejemplares (Fig. 4-1) mide 90 mm de alto, el doble del holotipo. El interior de nuestras VI presentan huella muscular aductora reniforme, en posición central-posterior. La huella muscular de Quenstedt es central, situada justo debajo del resilífero. La VI es aplanada, con la irregularidad de haber crecido sobre balánidos juveniles. El área de fijación varía de 50 a 90%, definitivamente mayor que *C. rhizophorae rhizophorae*, y es notable la simetría bilateral que conservan tanto las formas redondas como las axialmente alargadas. La VD exhibe láminas de crecimiento, que desarrollan escamas foliares. Las VD son más convexas que las VI y son ellas las que alojan la mayor parte de las vísceras del animal viviente. La mayoría de las conchas presentan pliegues moderados en las márgenes, que afectan ambas valvas. No se observan chomata. La VD externamente es de color pardo, mientras que el interior es blanco opaco en ambas valvas. En tres ejemplares se nota algo de coloración púrpura en la inserción de la huella muscular aductora.

Singarajah (1980) sugiere semejanza entre *C. brasiliiana* y su nueva especie, *C. paraibanensis*, siendo ambas simpátricas en las costas del Brasil. Un examen de los detalles de la charnela, la simetría y la forma del resilífero, apoyan esta hipótesis. La notable semejanza en forma y grosor relativo de ambas valvas, también sugiere que *C. brasiliiana* evolucionó del clado de *C. paraibanensis*, el cual se halla presente en la Provincia Gatúnica (Landau *et al.* 2008) al menos a partir del Mioceno Medio. Asher (1989) comprobó grandes diferencias en la rata de crecimiento y de morfología de larvas entre *C. rhizophorae* y *C. brasiliiana*. Un estudio de las alozimas de ambas especies, demostró la clara diferencia (Ignacio *et al.* 2000) entre las mismas.

Hábitat: *C. brasiliiana* habita en estuarios y lagunas entre las líneas de marea alta y baja, con amplia distribución (Singarajah 1980). Su superficie de fijación es de rocas duras, muelles y muros de cemento, donde prolifera en aguas de salinidad elevada. Los 16 ejemplares adultos vivientes fueron recolectados de las Salinas de Araya, donde se hallan en aguas de salinidad mayor que la de las aguas marinas

circundantes. Al igual que en Brasil los epibiontes detectados son balánidos juveniles además de algas calcáreas incrustantes. No se observaron ni poliquetos ni espiónidos.

Distribución: *C. brasiliiana* es propia de la costa caribeña de Suramérica y Brasil (Littlewood 1991) y sólo es parcialmente simpátrica con la distribución de *C. rhizophorae rhizophorae*. Este autor menciona La Guajira y la isla de Trinidad, como localidades de recolecta. Ranson (1967) la cita con frecuencia de las costas de Brasil, desde su estación 58, de latitud 12° S, hasta la no. 148, bahía de Zimbros, de latitud 24° S. En Brasil, esta especie ha sido objeto de cultivo por más de un siglo, aunque las cifras del material extraído, se hayan mezclado con las de *C. rhizophorae rhizophorae*, por falta de estudios taxonómicos. Esta distribución, excluye el área influenciada por la descarga de agua dulce del río Amazonas; las aguas de ésta son transportadas hacia el NW por la corriente de Las Guayanas. Sin embargo, la presencia de *C. brasiliiana* en la sub-provincia de Colombia-Venezuela-Trinidad (Landau *et al.* 2008) sugiere que esta especie ya estaba establecida antes de formarse la desembocadura del río Amazonas durante el Mioceno Tardío. Müller-Karger & Varela (1988), mediante el estudio de pigmentos de fitoplancton por sensores remotos (CZCS) en aguas superficiales del Caribe oriental demostraron la actividad estacional de la corriente de las Guayanas. Su ruta de migración debía ser anterior o simultánea con el inicio del flujo del Río Amazonas. Su presencia en la Formación Socorro, del Mioceno tardío, de la Serranía de Falcón, en horizontes con fauna de alta salinidad, sugieren que ésta especie se originó en el Caribe meridional, y logró migrar hacia las costas brasileñas. No a la inversa, como se sugirió, y evolucionó del stock de *Crassostrea trigonalis* (Conrad), el cual descendía de la *C. gryphoides* (Schlotheim).

Crassostea paraibanensis Singarajah 1980

Figs. 13-1 al 12; 15

Ostrea puelchana Maury 1912: 40, pl. 5, figs. 3-5, 9, 10; Maury 1925: 79-80, pls. 10, 11 & 12 (*non* d'Orbigny, 1842).

Crassostea paraibanensis Singarajah 1980: 837-846, figs. 2, 3; Harry 1981: 44.

Ostrea crassissima d'Orbigny var.; Macsotay *en* Vignali 1965: 29.

Diagnosis: concha grande, variable en contorno: ejemplares adultos de 2-4 años, alcanzan 160-250 mm de altura. Son axialmente alargados, con margen ventral muy amplio, no ondulado, bastante liso, delgado y algo frágil. Ambas valvas son muy gruesas, y resistentes en toda su extensión. En condición fresca, las valvas son de color pardo pálido cerca del umbo, y pasan gradualmente a gris oscuro hacia el área ventral. Las valvas son asimétricas y

desiguales; la VD es de menor tamaño, ajustándose bien a su correspondiente VI. La VI es mayor, y profundamente cóncavo, con umbo ortogirado, fuerte y con un resilífero bien pronunciado. VD plana o relativamente somera, a excepción de una pequeña depresión en la superficie interna que probablemente acomoda la cámara promyal y el diverticulum digestivo. El umbo es reducido, y curvado hacia atrás de la valva. Externamente presenta anillos lamelados, excéntricos, muy delgados y densamente agrupados, extendiéndose a partir del extremo umbonal. Las valvas de los juveniles (menos de 2 años de edad) poseen conchas casi redondas o solo levemente alargadas.

La superficie interna de las valvas es lisa, blanca y de brillo vítreo a excepción de la huella muscular aductora. Charnela edéntula, sin chomata alguno. El ligamento es dorsal, de color gris oscuro de color gris oscuro, cubriendo el resilium y la tensila. El resilium se extiende casi dentro de la cavidad corporal, de manera que al abrir las valvas, el resilium cabe dentro del resilífero del umbo de la VI. Una extensa descripción de la anatomía, fisiología y el comportamiento de la descripción de Singarajah (*op. cit.*) no se incluyen aquí.

Dimensiones: el holotipo, depositado en el Natural History Museum de Londres (NHMUK 1978114) mide 106 × 96 × 72 mm y pesa en seco 1,005 g. El paratipo NHMUK 1978115 mide 210 × 110 × 70 mm y pesa 958 g. Otro paratipo, depositado en el Museo Nacional de Rio de Janeiro (MNRJ 3815) mide 250 × 110 × 90 mm, pesando 1,108 g.

Hábitat: estuario del río Paraíba, sobre la costa Atlántica del Brasil, a 7° S del ecuador. Los tipos proceden de las lagunas de cultivo de Salinas y Livramento, cuyos parámetros ambientales son: las temperaturas medias anuales para las dos lagunas, son: 27,8° y 28° C, respectivamente. El rango de salinidad en ambos sitios fue de 5.20 a 22.60 partes por mil (promedio 18.2°) y 2,50 a 22,40 (promedio 16,8) partes por mil. El sedimento suspendido total varía también considerablemente, entre 2 mg/L y 118.2 mg/L. Los vientos alisios fuertes unidos a corrientes de mareas, especialmente durante la estación lluviosa, contribuyen mayormente a la turbidez del agua. Medidas de transparencia, utilizando el disco Secchi en los dos sitios, variaron de 0,32 a 0,40 m, y 0,30 a 0,40 m respectivamente. El pH fue registrado sólo en la superficie de las dos lagunas y varió entre 6,40 y 7,80, valores relativamente bajos, que pueden correlacionarse con la turbidez, la presencia de sapropel, así como la intensa radiación solar. La concentración de oxígeno disuelto, por el método Winkler, varió de 3,21 a 6,25 y 2,12 a 5,52 mL/L, respectivamente. La concentración de oxígeno en general era baja, especialmente durante la marea baja. Además de las ostras, estos estuarios produ-

cen gran variedad de peces comestibles, como *Mugil brasiliensis*, camarones y cangrejos.

Hábitat en Venezuela: esta especie se ha hallado en dragados del río San Juan, estado Monagas, entre el terminal de Caripito y La Cruz, donde el lodo hidroplástico llamado "fluff" sustenta valvas articuladas adultas de hasta 180 mm de altura. Los ejemplares recogidos estaban muertos, pero las valvas seguían unidos por el ligamento (Marcucci 2000). El río San Juan es un estuario de llanura costera, formado por la inmersión de un valle fluvial del Pleistoceno, debido al aumento del nivel del mar a partir del inicio del Holoceno (Pritchard 1967). Este estuario, de rasgos mesotidales a macrotidales, con ausencia de estratificación vertical de densidades en la columna de agua, se asemeja a las lagunas del río Paraíba.

Biocron: Maury (1912, 1925) describió bajo el nombre de *Ostrea puelchana* unos ostreoides fósiles que en la isla de Trinidad son muy abundantes, en lo que hoy se llama Formaciones Erin, del piso Gelasense, y Talparo del Calabriense (MacSotay 2005). Según Maury (*op. cit.*) "La valva convexa (VI) usualmente muestra su área de adherencia en la región umbonal; en consecuencia, en los ejemplares seniles, esta área se torna muy gruesa, convexa. La superficie externa de la VI está marcada por numerosas lamelas de crecimiento irregulares; los de la VD son más lisas y regulares." El umbo es frecuentemente extendido y saliente, y la huella muscular aductora es distal, como en *C. paraibanensis*. La altura de las conchas de Trinidad, alcanza los 115 mm.

En Venezuela, se recolectaron en la Formación La Tejita, del Mioceno Tardío (península de Araya, localidades MO-170, 171). En la base de la Formación Aramina (177, 463)-Zancliense, y en su tope, donde forma todo un banco de 1 m de espesor (181, Fig. 15) de edad Gelasense, Pleistoceno. Las conchas recolectadas en ésta última localidad, llegan a medir 260 mm y más de altura, a la semejanza de los estudiados en Brasil. En Araya occidental, se asocian a horizontes de rizoconcreciones de manglar (Figs. 15 y 16). En cambio, en la Formación Aramina del Bajo Tuy, los lentes con *C. paraibanensis*, preceden a la instalación de capas con *Larkinia grandis patricia*, que aquí marcan la hipersalinización de la cuenca en emersión.

En resumen, *C. paraibanensis* existe en el área del Caribe meridional, desde el Mioceno Tardío, abundó durante el Plioceno, para ser luego desplazado por el invasor *C. patagonica* del piso Calabriense del Pleistoceno. *C. paraibanensis* representa un stock de *Crassostrea* originados del Mar de Para-Tethys, de donde migraron hacia las Antillas menores y Brasil, antes de la irrupción del río Amazonas a finales del Mioceno medio. Allí sobreviven en los estuarios de ríos antiguos, a salvo de los sedimentos arcillosos del río

Amazonas. *C. paraibanensis* representa los sobrevivientes de *C. gryphoides* que invadieron el Atlántico occidental durante el Mioceno temprano (Singarayah 1980: 846, Peraza & Macsotay 2011). Así, *C. paraibanensis* y *C. brasiliensis* conviven en los mismos estuarios: la primera habita fondos lodosos a profundidades de 2 a 3.5 m, mientras que *C. brasiliensis* se distribuye ampliamente entre las mareas baja y alta, sobre substratos duros. Son simpátricos, pero difieren en sus condiciones ecológicas.

Crassostrea corteziensis (Hertlein 1951)

Figs. 9-1, 2; 11-3, 4

Ostrea corteziensis Hertlein 1951: 68, pl. 24, figs. 1-2; pl. 26, fig. 7; Keen 1960: 66, fig. 120.

Ostrea chilensis de otros autores, *non* Philippi 1845; Dall 1909: 148-149, pl. 26, fig. 1; Contreras 1932: 201, figs. 10-11.

Crassostrea corteziensis (Hertlein); Ramírez & Sevilla 1965: 32, 45, figs. 27, 39, 44, 46 y 50; Castillo-Rodríguez & García-Cubas 1986: 266-267, lám. 7, figs. a, b, c y d; Harry 1981: 42.

Ostrea virginica G. Hodson, Hodson & Harris 1927: 21-22; Van Benthem Jutting 1944: 77, 79; *non* Gmelin 1792.

Diagnosis: según Castillo-Rodríguez & García-Cubas (1986)

“Conchas de formas variables desde suborbiculares (irregularmente redondeado) u oblonga hasta casi triangular, a menudo alrededor de los 75 mm de alto, pero pudiendo alcanzar aproximadamente 120 mm. Es comprimida y de concha delgada. Charnela opistogirada, el eje charnelar es casi perpendicular al eje axial. La charnela es triangular, relativamente pequeña, pero con área ligamentaria ancha. Umbo agudo, generalmente recurvado. VI profunda, en forma de copa, foliácea, regularmente fija por toda su superficie. VD más pequeña, comúnmente aplanada; parte externa próxima al umbo, con un número variable de costillas radiales, débiles y escamosas. Distalmente desarrolla foliaciones onduladas formadas como proyecciones de las laminaciones concéntricas.

Carece de chomata; músculo aductor reniforme, en posición central-posterior en ambas valvas. Color externo púrpura oscuro, azul negruzco, verde amarillento o blanquecino rayado con púrpura. Interior de las valvas blanco con amplio reborde marginal coloreado de púrpura o verde oliva.”

Material de Venezuela: en los ejemplares fósiles recolectados en la Formación El Manglillo de Amuay, Paraguaná, estado Falcón (Fig. 13-3), se observa una huella muscular de Quenstedt bien centrada, a 1/3 de distancia entre la

charnela y la huella muscular aductora. En la concha recolectada en la laguna de Chacopata, esta huella está tapada (Fig. 9-2), pero sugiere que *C. corteziensis* no pertenece al stock *C. virginica-C. rhizophorae*, del Océano Atlántico, sino a algún grupo no determinado del Océano Pacífico. Las valvas de Chacopata presentan bien desarrolladas las foliaciones onduladas, sin que se formen plicaciones comisurales. La cavidad sub-umbonal está bien desarrollada en el ejemplar de Chacopata, pero ya no se observa en el ejemplar senil de Paraguaná.

Hábitat: se encuentran principalmente en el nivel medio de las zonas de marea, adheridos a substratos duros como rocas, manglares, en fondos someros o directamente sobre el fango en las costas Pacíficas de México (Castillo-Rodríguez & García-Cubas 1986). Chacopata es una de las pocas lagunas costeras de Venezuela, donde en ausencia de arroyos, la masa de agua es holomarina, con tendencia a la hipersalinidad leve.

Distribución geográfica: desde Punta Peñasco, Golfo de California (México) hasta Perú (Keen 1960), siendo moderadamente común; por el contrario, en la costa Pacífica de Panamá es abundante. En el mar Caribe, ha sido citado en Sinamaica y Punta Caimán, del Golfo de Venezuela, como *Crassostrea cf. rhizophorae (sic)* G. por Princz (1978b: 58). Su presencia en la laguna de Chacopata, es la primera identificación de esta especie en el mar Caribe.

Biocron: en Venezuela, se halla frecuente en los afloramientos de la Formación El Manglillo de Paraguaná, (localidad 1506 de Hodson *et al.* 1927) y en los afloramientos de la isla de Margarita y Macanao, de edad Pleistoceno Tardío. Frecuentes valvas mal preservadas se han recolectado en los afloramientos de la Formación La Eminencia (Macsotay & Cáceres 2005) en Punta Galera, Margarita, de edad Pleistoceno medio. En la costa Pacífica, se halla en las terrazas de Talara y Mancora del Pleistoceno Medio y Tardío en Perú (Dall 1909).

C. corteziensis es una especie típicamente Pacífica, cuyo biocron parece coincidir en los dos océanos: Pacífico y Atlántico (Caribe). No se ha observado ninguna especie semejante en Venezuela o Trinidad en sedimentos de edad Neógena. La única explicación es la invasión durante los lapsos isotópicos interglaciales 11, 9 y 5, del Pleistoceno Medio y Tardío (Macsotay & Vivas 2010, fig. 5), desde el Pacífico hacia el Caribe meridional.

Crassostrea iridescens (Hanley 1854)

Figs. 10-1 a 2

Ostrea iridescens Hanley 1854: lám. 22, figs. 6-7; Keen 1960: 66, fig. 122; Olsson 1961: 174, pl. 22, fig. 7; pl. 23, figs. 2, 2a.

Crassostrea iridescens (Hanley 1854); Castillo-Rodríguez & García-Cubas 1986: 268-269, lám. 11, figs. a, b, c y d.

Ostrea virginica G. Hodson, Hodson & Harris 1927: 21-22; Van Benthem Jutting, 1944, p. 77 (*partim*, *non* Gmelin 1792).

Diagnosis: concha grande, pesada y gruesa, desde ovalado irregular, hasta casi rectangular. Los ejemplares adultos alcanzan 162 mm de altura, y 90 mm de ancho. La charnela opistogirada es casi recta, amplia y relativamente cuadrada, con área ligamentaria ancha y elevada; resilíferos alargados. El eje charnelar forma ángulo recto con el eje axial de la concha. VD es casi plana, ligeramente abovedada; la VI es poco profunda. La superficie externa es de textura subcórnea, de color púrpura o bronceado con láminas concéntricas finas cubiertas de estrías radiales más finas. Superficie interna de textura densa, coloración aporcelenada blanquecina, con un lustre iridiscente o metálico. La huella muscular aductora es grande, reniforme y de posición subcentral (Castillo-Rodríguez y García-Cubas 1986). La plataforma charnelar ancha y la forma rectangular de ambas valvas, son distintivas de la especie. En ambas márgenes, presenta catachomata en las VI y anachomata en la VD, escasas, pero de tamaños desusados en un Ostreidae.

Comparaciones: esta especie se distingue fácilmente por su gran tamaño, ausencia de costillas radiales y la existencia de chomata laterales a la charnela. Las chomata nos han sugerido relación con el Género *Saccostrea*, pero el formato de la charnela, la posición de las huellas musculares aductoras, así como la falta de pliegues comisurales, la incluyen en *Crassostrea* en la cual deben representar un stock particular del Océano Pacífico.

Hábitat: *C. iridescens* habita desde las costas de la Baja California (México) hasta el norte del Perú (Keen 1960), adherido a superficies rocosas expuestas al mar abierto. En México actualmente es un recurso ostrícola importante en la costa del Océano Pacífico, especialmente por el tamaño que alcanzan las valvas (Castillo-Rodríguez & García-Cubas 1986). No se ha citado viviente en el Mar Caribe.

Biocrón: se hallan frecuentes valvas de hasta 180 mm de alto, en la Formación El Manglillo (Macsoyay & Cáceres Hernández 2005) de las localidades de Amuay, Paraguaná, y en la península de Macanao. La edad de estas localidades es de 130 Ka, del Pleistoceno tardío (Macsoyay & Moore 1975). En Venezuela, no se ha hallado viviente aún. Pero si la *C. corteziensis* llegó como invasivo, y subsistió, es probable que *C. iridescens* también lo hubiese logrado.

Crassostrea gasar (Adanson 1757)

Figs. 8-1 al 8

Ostrea gasar Adanson 1757. *Histoire Naturelle du Sénégal. Coquillages.*

Ostrea tulipa Lamarck 1817; Lamy 1929-1930. *Jour. Conchyl.* 73 (sér. 4, vol. 27), N° 1.

Crassostrea gasar (Lamarck) Lapègue *et al.* 2002: 232-240, t. 1 a 4.

Diagnosis: concha grande, axialmente alargada, donde el eje charnelar forma un ángulo agudo con el eje axial. De forma subrectangular, de extremos ovalados, con lamelas de crecimiento irregulares pero poco prominentes en ambas valvas. Charnela opistogirada, resilífero alargado, y socavado en la VI y moderadamente prominente en la VD. Umbo curvado lateralmente. No hay chomata en las márgenes. La VI es cóncava con cavidad subumbonal poco profunda, cuyo músculo de Quenstedt es pequeño y está situado algo posterior al resilífero. La huella muscular aductora es reniforme, en posición distal y posterior. Exteriormente, se constata un área de fijación menor al 25% de su superficie, cuya respuesta xenomórfica se constata en la VD. VD menor y menos inflada que la VI, con huella muscular aductora de mayor tamaño que la contraparte, pero igualmente en posición distal y posterior.

Distribución: *C. gasar*, es especie endémica de la costa occidental de África, (entre Senegal y Nigeria) donde su potencial de producción en acuicultura ha sido estudiado (Marozowa *et al.* 1991). Recientemente se ha señalado su presencia de la Bahía de Cananea y cerca de Salvador de Bahía (Brasil). En la Bahía de Paranaguá habitan solo sobre rocas, mientras que en Monte Sinery de la Guyana francesa, se colectaron de rizóforos de mangle (Lapègue *et al.* 2002) al igual que nuestros ejemplares de San José de Amacuro, de Venezuela. En la isla de Martinica (Antillas menores) se hallaron de nuevo sobre substratos rocosos. La identidad de los ejemplares americanos de *C. gasar* con los de África occidental, ha sido ampliamente demostrado por análisis de ADN mitocondrial y pruebas kariológicas. Lapègue *et al.* (2002) propusieron la migración por larvas desde África a la América del Sur, siguiendo los sistemas de corrientes superficiales conocidos como corriente de las Guyanas. Pero no pudieron justificar esta migración, ni su fecha.

Se propone aquí como oportunidad de migración, el descenso glacioeustático del nivel de mar, durante el Pleistoceno Medio y Tardío. El nivel oceánico experimentó cinco descensos globales del nivel del mar, en los últimos 500 Ka (Méndez Baamonde 1997c, fig. 9) o sea, el Pleistoceno medio a tardío. La mayoría de estos descensos, hasta los 120 metros debajo del nivel actual, expusieron amplias

plataformas continentales e insulares. Las islas meso-oceánicas del Océano Atlántico no fueron la excepción, y algunas especies con vida larval larga, pudieron hacer al viaje, como veremos más adelante con las *Saccostrea*.

Comparaciones: *C. gasar* presenta cierta semejanza con la *C. rhizophorae rhizophorae*, morfotipo *guyanensis* (Fig. 2-5) pero la plataforma charnelar ancha que forma un ángulo agudo con el eje axial y el resilífero opistogirado la distinguen claramente. La concha en sí, es consistentemente más gruesa, en ambas valvas, aunque nunca tanto como en *C. paraibanensis*. También posee semejanza superficial con la forma *lacerata* (Figs. 3-3 y 3-5) que presentan formas subrectangulares, pero la concha es aún más delgada y la huella muscular aductora es distal, y no central-posterior, además de que nunca desarrolla costillitas radiales en la VI. Su forma subrectangular y escultura lamelar, la distinguen fácilmente de *C. brasiliensis*; el espesor constante de sus valvas la distingue de *C. paraibanensis*. *C. gasar* está documentada de sedimentos del Mioceno Medio y Tardío de Francia, de donde migró hacia las costas de África occidental en tiempos Plio-Pleistocenos. La paleontología documenta así dos vías migratorias del género *Crassostrea*: la Indo-Pacífica de *C. gryphoides*, que llegó a las costas americanas durante el Mioceno Temprano (Figs. 17 y 18), y la *C. gasar*, cuya llegada a las costas americanas es Pleistocena.

CRASSOSTREA MARCADORA DE LA GLACIACIÓN AUSTRAL

El paleontólogo Alcide d'Orbigny en su viaje alrededor el mundo a bordo de la goleta "Astrolabe" (1838) observó un banco de ostras de gran tamaño, de decenas de km de extensión a lo largo de las costas de Argentina. La denominó *Ostrea patagonica*, y la consideró como marcadora de las glaciaciones del Período Cuaternario. Esta observación fue confirmada por estudios posteriores, en Argentina y Uruguay. La sorpresa fue el identificar esta especie, como fósil en los sedimentos Pleistocenos de Venezuela. La citamos como material de comparación con las *Crassostrea* que se estudian aquí.

Crassostrea patagonica (d'Orbigny 1842)

Figs. 6-1, 2, 3

Ostrea patagonica d'Orbigny 1842: 133, pl. 7, figs. 14-16; Ortmann 1897: 356, pl. 11, fig. 4; 1902: 110, pl. 20, figs. 1a-d; Camacho 1966: 68, lám. 10, figs. 5a, 5b.

Ostrea virginica G. var. a; Díaz de Gamero 1968: 35, pl. 2, fig. 6; pl. 3, fig. 1.

Crassostrea patagonica (d'Orbigny); Macsotay 2005: 89; Macsotay & Cáceres 2005: 95; Peraza & Macsotay 2011: 2, figs. 2-2a, 2b, 2c.

Diagnosis: VI grande, pesada, gruesa, axialmente elongada, externamente subconvexa a aplanada. Umbo grande, con cavidad subumbonal grande y moderada; resilífero generalmente opistogirado, ancho. La huella muscular aductora en forma de lágrima, con tendencia a elongarse axialmente (Fig. 6-1) en posición postero-distal. Huella de inserción del músculo de Quenstedt, pequeño e inmediatamente debajo del resilífero. La superficie de adhesión (Fig. 6-2) no se restringe al área de la charnela, sino que se extiende hasta 1/3 de la valva, mostrando contacto con otra valva de *Crassostrea patagonica*. La VD es más corta, aplanada-cóncava, de resilífero más corto. La ornamentación externa es de lamelas concéntricas gruesas (Fig. 6-3). Ambas valvas son de grosor semejante, el cual solo disminuye gradualmente hacia el extremo distal. Esta es su diferencia con la *C. paraibanensis*, la cual adquiere su grosor máximo hacia el área umbonal.

Dimensiones: El ejemplar completo más grande de la Formación El Veral, media, de alto: 313 mm, de ancho: 142 mm y 58 mm. La VI más grande de la Formación Aramina, de Araya, midió: de alto, 245 mm, de ancho, 105 mm y de semidiámetro 32 mm. La VI recolectada del tope de la Formación Cumaná (Figs. 6-1, 2, 3) mide, de alto, 220,5 mm, de ancho, 88,2 mm y de semidiámetro, 44,1 mm.

Biocrón: en Argentina, aparece en el piso Entrerriense, de edad Mioceno Tardío, pero forma sus mayores bancos durante el Pleistoceno. En Venezuela, *C. patagonica* se ha hallado hasta ahora en las Formaciones El Veral, Tucupido, San Gregorio y Araya, del piso Gelasiense, del Pleistoceno Temprano. En el área de Cumaná, en Aramina superior, Caigüire y Cumaná, del Pleistoceno Temprano a medio. En Trinidad, frecuente la Formación Erin – Gelasiense – donde se asocia a *C. paraibanensis*. Deducimos su origen en relación a la Glaciación Antártica, y migración hacia el norte, con las corrientes frías llegando a Trinidad y Venezuela, justo con la llegada de la malacofauna criofílica, al área del Caribe meridional.

Biotopo: el rasgo más llamativo de los bancos de *C. patagonica* en Venezuela y Trinidad, es la ausencia casi total de epibiontes sobre las valvas. Si se tratara de aguas holomarinadas, se tendría balánidos y algas calcáreas incrustantes, en especial en ambientes de alta energía, a juzgar por las localidades de recolecta. Las biohoradaciones que se observan sobre nuestras conchas de *C. patagonica*, son la de esponjas (*Clione* sp.) y vermes espionidos, en ausencia total de algas calcáreas y de foraminíferos incrustantes. Por ello,

atribuimos el hábitat a extensas lagunas o ensenadas someras semicerradas, con aguas marinas frías, de baja energía y arcilla en suspensión. Es posible que estas ensenadas, estuvieran alimentadas por un río de flujo estacional. La especie se extingue durante el Pleistoceno Medio (piso Ioniense) cuando comienza el recalentamiento de las aguas marinas del Mar Caribe, con las etapas interglaciales.

Fauna asociada: el muestreo del banco de *Crassostrea patagonica* aportó como evidencia la presencia de gasterópodos pequeños, como única fauna asociada: *Tegula (Agathistoma) puntaordana* Weisbord, *Calliostoma puntaordanum* Weisbord y *Nerita fulgurans* Gmelin, la única especie del género *Nerita* del Mar Caribe, que vive también en aguas de salinidad reducida, (hasta 28-32 ppm) según Von Cosel (1986).

Género *Saccostrea* Dollfus & Dautzenberg 1920

Propuesto como género para el taxón *Ostrea (Saccostrea) saccellus* Dujardin (1835: 272), el cual es sinónimo de la *Ostrea cuccullata* Born (1778: 100).

Según Stenzel (1971) (1971: N1134-N1135, figs. J104, J105, J106) Concha pequeña, a tamaño medio, de contorno variable, incluyendo dos ecomorfos: 1) Ostreiforme, de contorno vertical-oval o espatulado, semejante a *Ostrea (Ostrea)* s.s.; 2) Rudistiforme, con VD operculiforme y VI cónico-delgado a tubular, con área ligamentaria alta y delgada.

Es un género incubatorio, con cavidad umbonal muy profunda, en general. Ambas valvas con chomata fuertes, que normalmente rodean la valva entera, interiormente. Una línea paleal de inserciones musculares conecta el musculo de Quenstedt con el aductor posterior. Difiere de *Crassostrea* en su cavidad umbonal más profunda, presencia de chomata fuertes, y una tendencia a desarrollar un área ligamentaria más alargada. Su biocrón va del Mioceno Temprano al Reciente, y es de distribución circumglobal en climas tropicales. Los rudistiformes forman colonias en aguas marinas de baja energía, y proliferan en plataformas submarinas. Los ostreiformes habitan adheridos sobre rocas en acantilados de baja energía." Otra diferencia entre *Saccostrea* y *Crassostrea* consiste en que el primero se ve favorecido por aguas holomarinadas, y no necesariamente estuarinas. Entre los caracteres distintivos en la VI de *Saccostrea* se halla la estructura almohadillada que refuerza la huella muscular aductora en su mitad distal; asimismo, el margen interior engrosado de toda la periferia, aparte del resilífero.

ESPECIACIÓN DEL GÉNERO *SACCOSTREA* DOLLFUS & DAUTZENBERG 1920

El género *Saccostrea* se origina durante el Mioceno Temprano en el Mar Para-Tethys (combinaba el actual Océano

Indico con el Protomediterráneo) proliferando en la costa oriental de África y Madagascar, para posteriormente durante el Mioceno Medio invadir la costa occidental de África y el Mar Caribe. De carácter euhalino circumlocal en mares tropicales (Stenzel 1971) los representantes del género *Saccostrea* no habitan en ambientes estuarinos, tal como lo hacen las especies del Género *Crassostrea*. A Venezuela solo arribó el ecofenotipo ostreiforme *Saccostrea distans* (White 1887) (= *Ostrea insularis* Pilsbry & Brown 1917) a finales del Mioceno Temprano, que se extendió a República Dominicana, y Brasil. Para el Mioceno tardío, evoluciona *S. cujiensis* en la Formación Socorro, y de ésta evoluciona a *S. palmula* durante el Plioceno, que pasa a ser anfiamericana en el Pleistoceno. *S. cuccullata* es anfiamericana, pero su arribo al Caribe meridional, es del Holoceno.

Saccostrea palmula (Carpenter 1857)

Figs. 14-1 al 6, 10 al 12

Ostrea ? *conchaphila* var. *palmula* Carpenter 1857: 163, 550.

Ostrea palmula (Carpenter); Hertlein & Strong 1936: 55, pl. 1, fig. 14; Dall 1921: 18; Keen 1960: 66, 68, fig. 124.

Crassostrea palmula (Carpenter); Ramírez & Sevilla 1965: 1-36, 8 figs.; Castillo-Rodríguez & García-Cubas 1986: 269-270, lám. 13, figs. a, b, y d.

Ostrea democraciana chiriguarana F. Hodson 1927: 20, pl. 10, fig. 5; pl. 11, figs. 1, 2, 3; Vignali 1965: 33.

Ostrea (Ostrea) pannucea Weisbord 1964: 177-178, pl. 22, figs. 1, 2.

Crassostrea rhizophorae (G.); Bitter 2003: 87, fig. (*non* Guilding, 1828)

Diagnosis: es una de las especies más variables de Ostreidae de la Provincia Panámica, donde la VD varía de convexa a cóncava y la VI es cóncava, en forma de copa. Su contorno es semilunar-trigonal, equivalva pero no equilateral. Umbo y área ligamentaria opistogirados, charnela más o menos amplia, área ligamentaria pequeña, con el resilífero a menudo inclinado hacia atrás. La inserción del músculo aductor es reniforme a semicircular, ubicada en el área postero-distal y de coloración azul violeta o verde-amarillento. Presenta chomata en el 1/3 proximal a la plataforma charnelar (Figs. 14-2, 14-5), en nuestros ejemplares del estuario del Lago de Maracaibo. Los ejemplares ilustrados de San Blas, Nayarit, México, se observan numerosas chomata más pequeñas y dispersas en la mayor parte de las márgenes (Castillo-Rodríguez & García-Cubas 1986, lám. 13-c y 13-d). En el ejemplar de Panamá, casi no se observan chomata (Keen 1960, fig. 124). *C. pannucea* Weisbord, es un ejemplar juvenil de *S. palmula*. La superficie de la VD es casi lisa, con líneas de crecimiento lamelares

hacia los márgenes, con bordes ornados con 6 a 17 pliegues comisurales. Coloración externa varía de blanco ceniza a verde, con venas transversales violáceas. El tamaño promedio de doce ejemplares, varía de 50 a 75 mm de altura.

Comparaciones: *S. palmula* es fácilmente diferenciable de las otras especies de *Crassostrea* por sus pliegues comisurales y la presencia de chomata a lo largo del borde interno. La semejanza es mayor con *Ostrea (Ostrea) lixula* Weisbord, especie común en la Plataforma de Margarita (Figs. 12-6 al 9, 12-16) el cual también posee chomata en las valvas, pero sus umbos son opistogirados, y la huella muscular aductora es muy diferente.

Distribución geográfica: en la costa Pacífica desde Puget Sound (EEUU) y Baja California, hasta Ecuador y las islas Galápagos (Hertlein & Strong 1946, Olsson 1961). En Venezuela occidental, abunda en la Boca La Cañonera, Bahía de El Tablazo, estado Zulia, y alrededor del delta del Río Mitare, en el Golfo de Venezuela. En el oriente, se han hallado juveniles adheridos a algunas conchas de *Crassostrea*, en la Laguna de Chacopata.

Hábitat: *S. palmula* en la costa Pacífica, es relativamente abundante en las zonas supralitoral y mesolitoral superior, de áreas rocosas expuestas al oleaje. También penetra moderadamente en los esteros y áreas de manglar resistiendo aguas salobres (Castillo-Rodríguez & García-Cubas 1986). También habita sobre arrecifes coralales expuestos a la resaca, hasta los 7 m de profundidad (Olsson 1961). En Venezuela, en Boca La Cañonera, habita en aguas algo salobres, turbias, sobre fondo lodoso, donde las VI se fijan sobre las conchas desarticuladas de *Protothaca pectorina* (Lamarck 1818). En Punta Caimán, utiliza como superficie de fijación, conchas varias de moluscos, algunos hasta fósiles. Por su tamaño reducido y relativa escasez no tiene valor comercial (Castillo-Rodríguez & García-Cubas 1986). En Maracaibo, se le observó a la venta, con fines alimentarios, en el mercado de los Guajiros.

Biocrón: en Venezuela, se conoce desde el Pleistoceno Temprano (Gelasiense) en las Formaciones La Vela, Tucupido y de Mare (W-4, según Weisbord 1964) como *O. pannucea*. De la Formación "Barrigón" también del Pleistoceno Temprano se citó como *O. democraciana chiriguarana* (Vignali 1965). En la Formación El Manglillo, del Pleistoceno Tardío, es escasa, aunque de amplia dispersión. Es un taxón endémico.

Saccostrea caraboboensis (Weisbord 1964)

Figs. 12- 12, 13, 17

Ostrea (Ostrea) caraboboensis Weisbord 1964: 180-11, pl. 22, figs. 9, 10; pl. 23, figs. 11, 12.

Ostrea (?) caraboboensis Macsotay & Campos Villarreal 2001: 154.

Diagnosis: traducción de la descripción de la VI de las arcillas de Goaguaza, Edo. Carabobo, por Weisbord (1964):

"Concha pequeña a mediana, ovalada, arqueada, fija por su cara posterior, la cual está irregularmente aplanada. El ápex es alto, el umbo opistogirado, y la escultura externa consta de lamelas concéntricas y plicaciones radiales. Interiormente con catachomata pequeños, hasta la mitad distal. Huella muscular aductora grande, ovoidal y posterior. El resilífero es bajo, corto y ancho, cruzado por numerosas lamelas de crecimiento. El Holotipo mide, 21 mm de alto, 12,3 mm de ancho y 9,5 mm de semidiámetro."

La VD de los ejemplares vivientes, se describen así: "Plano-cóncava, ovoide, y de contorno triangular, siendo de menor tamaño que la VI correspondiente. Internamente presenta anachomata subrectangulares, extendidos en la mayor parte de su margen. Huella muscular aductora amplia, ovoidea, en posición postero-central. La escultura externa, semejante a la VI, de lamelas concéntricas y plicaciones radiales cortas." Esta descripción se realizó en base a tres ejemplares articulados y vivientes recolectados de la Ensenada de La Guardia, donde la VI más grande, medía 32 mm de alto.

Tres VI y dos VD recolectadas en la misma localidad en el Cerro Barrigón, Península de Araya (Fig. 12-12, 13) de época Calabriense del Pleistoceno Temprano, son los más antiguos que se conocen. Estos ejemplares son de contorno externo más irregular que los tipos de Goaguaza, debido a su esfuerzo por fijarse a un substrato más expuesto a las corrientes fuertes. La VD es aplanada, de escultura semejante a las VVII, con charnela muy corta; la huella muscular aductora es muy amplia, en posición posterior. La VD mayor, medía de alto, 28,6 mm, de ancho, 24,3 mm, y de semidiámetro, 16,3 mm. Corresponden al miembro Barrigón de la Formación Cumaná.

Comparaciones: el taxón más semejante a *S. caraboboensis* es *S. cf. S. cucullata* (Born) (Figs. 12-1, 12-5) en su aspecto externo y ornamentación. La VI es cóncava y carente de catachomata, pero presenta el engrosamiento típico de *Saccostrea*. La VI de *S. caraboboensis* es pleurotética y fuertemente opistogirada.

Biocrón: la originación es durante la época Calabriense, Pleistoceno temprano y persiste hasta el Holoceno, siempre en Venezuela. El holotipo fue descrito de las arcillas de Goaguaza, actualmente incluidas en la Formación La Eminencia, del Pleistoceno medio. Forma parte de la fauna criofílica, que invadió el mar Caribe meridional, y subsiste en áreas donde las corrientes de surgencia, aportan aguas marinas de baja temperatura, en el oriente de Venezuela.

Distribución geográfica: Macsotay & Campos Villarroel (2001) la citan de las ensenada de Manzanillo, Margarita y frente a Chacopata, Estado Sucre. Ha sido sembrado por error en las gabarras de ostricultura en el Golfo de Cariaco.

Saccostrea ? *gibsonsmithi*

(Macsotay & Campos Villarroel 2001)

Lopha (?) *gibsonsmithi* Macsotay & Campos Villarroel 2001: 154-155, lám. 26, figs. 1, 3, 5, 6.

Diagnosis: concha grande, pentagonal en contorno, inequivalvas e inequilaterales; opistogirados, con plataforma charnelar ancha y eje charnelar perpendicular al eje axial. Huella muscular aductora distal y posterior, (diferente de *S. palmula*, al que recuerda por su contorno externo) además de carecer de chomata, y de poseer el músculo de Quenstedt. Esta especie, hallado hasta ahora sólo en el banco carbonático de La Sola (C-21), constituye un taxón enigmático el cual reúne caracteres externos de *Lopha* y *Crassostrea*. No se le conocen taxones que puedan relacionarse en el Plio-Pleistoceno del Mar Caribe meridional, ni en la costa pacífica de Centroamérica. Interiormente, se asemeja a *Saccostrea*, y en especial, a *S. palmula*. Habita aguas holomarinas.

Saccostrea cf. *S. cucullata* (Born 1778)

Figs. 12-1 al 5

cf. *Ostrea cucullata* Born 1778: 100; 1780: 114, pl. 6, figs. 11, 12; Nickles 1950: 182.

cf. *Saccostrea cucullata* (Born); Stenzel 1971: N1134, figs. J105, J106; Rosewater 1975: 31, fig. 23.

Discusión: nuestros ejemplares coinciden con los ecomorfos ostreiformes de *S. cucullata*, caracterizados por su área ligamentaria alta, con resilífero ancho, y huella muscular aductora redondeada, con cavidad subumbonal profunda. El margen de las conchas es ondulante, con la VD convexa u cóncava y la VI profundamente cóncava. Huella muscular aductora subcircular de mayor tamaño que en *S. cucullata*, y que carece de chomata en el interior de las valvas.

Distribución: ensenada de La Guardia, al oeste de Juan Griego (D-18, Estado Nueva Esparta) entre 9 y 13 m de profundidad, atrapados en dos nasas. Seis ejemplares vivos, además de 8 valvas izquierdas desarticuladas, en aguas holomarinas. Dos ejemplares juveniles de Los Cachicatos, Golfo de Cariaco, adheridos a manglares.

Dimensiones: el ejemplar más grande, de *S. cf. S. cucullata*, la VI mide, de alto, 44 mm, y su VD correspondiente, 39 mm.

Biocrón: *S. cucullata*, el tipo del Género *Saccostrea*, se originó durante el Mioceno medio en Francia y España,

y aún se halla viva en el Océano Indico, desde Australia a Madagascar, y las costas sudeste y oeste de África (Lapègue *et al.* 2002). Ésta es la primera cita de la especie de las costas americanas o del Caribe.

Saccostrea cujiensis (Hodson 1927)

Ostrea democraciana cujiensis Hodson 1927: 20-21, pl. 12, figs. 1-3; Tello 1975: 275.

Diagnosis: concha de contorno semilunar, ambas valvas aplanadas y muy delgadas. VI muy somera y ornada con plicaciones radiales poco prominentes. VD es aplanada o subconvexa, ornado solo con lamelas de crecimiento. VI con huella muscular aductora reniforme, en posición posterior y central. Opistogirado, interior con chomata solo en la porción 1/3 proximal de la charnela, semejante a *S. palmula*, con área de fijación semejante en la VI. Definitivamente es una *Saccostrea*, siendo la especie ancestral de ésta. No hay parentesco con *Ostrea democraciana democraciana*, especie que corresponde al género *Cubitostrea*.

Biocrón: originado durante el Mioceno medio, en la Formación Socorro de Falcón norcentral y en las capas de El Porvenir (Gibson Smith & Gibson Smith 1979) de la península de Paraguaná. Durante el Mioceno Tardío, frecuenta las Formaciones Caujarao y Urumaco, de la Serranía de Falcón. El holotipo procede de la localidad 1855, cerca de Cují, al sureste de Urumaco. Se asocia a malacofauna marina, altamente biodiversa. Se cita a esta especie extinta, porque es el ancestro de *S. palmula*, la cual de aquí, invade la Cuenca de Panamá, durante el Plioceno, mientras que permanece en refugios relícticos hasta nuestros tiempos.

ESPECIES DE *OSTREIDAE* HALLADOS
ASOCIADOS A *CRASSOSTREA* Y *SACCOSTREA*

El autor de estas líneas laboró como investigador científico (y submarinista) en el Instituto Oceanográfico de la Universidad de Oriente, en Cumaná, Venezuela, entre los años 1967 y 1972. Se realizaron labores de recolecta de ostreidos de criaderos naturales en manglares para realizar con ellos, investigaciones varias: alimentación, reproducción, uso de juveniles para sembrado, composición química de las vísceras, etc. Lo cierto es que fueron clasificados todos como *Crassostrea rhizophorae* (Guilding 1828). Entre el material, de gran semejanza estaban ejemplares de las siguientes especies:

Ostrea (Ostrea) lixula Weisbord 1964

Figs. 10-7; 12-6 al 9, 10, 11, 14 al 16

Concha que posee concavidad interna en su VI, pero carece de cavidad sub-umbonal. Descrita como un fósil

pleistocénico, fueron descubiertos por Macsotay & Campos Villarroel (2001) como abundantes en la Plataforma de Margarita y en el Golfo de Cariaco, donde se adhieren a substratos duros. Es holomarina, pero se asocia a *C. rhizophorae rhizophorae* en manglares de aguas no salobres. Es endémico de Venezuela.

Ostrea (Ostrea) puelchana d'Orbigny 1842.

Figs. 10- 4, 5, 6

Este *ostreidae* presenta grandes semejanzas con algunas de las especies que nos ocupan. Por su forma, y lamelas concéntricas en ambas valvas, se asemeja a *C. paraibanensis*, (fig. 13) pero su resillífero es corto, sus huellas musculares son grandes y reniformes, y posee el mismo grado de inflación en ambas valvas. Posee chomata como *O. lixula*, pero carece de plicaciones en sus márgenes. Habita sobre fondos de conchas, arena y grava, entre 3 y 40 m de profundidad; es holomarina (Macsotay & Campos Villarroel 2001).

Ostrea (Ostrea) cristata Born 1778

Figura 10-8.

Esta especie citada con el nombre *O. equestris* por Loideiros *et al.* (1999) al igual que *O. (O) puelchana*, forma bancos sobre fondos duros, preferentemente en la plataforma media o externa (Macsotay & Campos Villarroel 2001, mapas 27 y 28). Su margen distal crenulada, la asemeja a *O. lixula* (Fig. 10-7), pero carece de chomata.

CONCLUSIONES

Aún dentro de familias supuestamente estudiadas como las Ostreidae, se puede hallar varias especies en cada género. Así, dos o tres especies de *Crassostrea* pueden coexistir en un mismo estuario como lo reportaron Nascimento (1991) y Singarajah (1980) de las costas del Brasil. Dos o más especies pueden ser simpátricas, desmintiendo esa hipótesis de la especie única (Orton 1928) en una localidad particular. De hecho, las estadísticas de cultivo de *Crassostrea* de países como Brasil, México, Perú y Venezuela, incluyen casi siempre dos o tres especies, aunque se hayan identificado como una única (FAO 1999). Para ello, se requiere estudios de taxonomía morfológica y molecular, para lograr diferenciar y así optimizar los cultivos para la maricultura.

Las costas de Venezuela, albergan nueve taxones de *Crassostrea*, y cinco de *Saccostrea*, cifra superior a la de las costas de México o de Brasil. Estas asociaciones multispecíficas son posibles en áreas que son "refugios relicticos", donde las condiciones oceanológicas son lo suficientemente variadas y que lo hayan sido por 6 ó 12 millones de años

en el pasado geológico (Petuch 1982, Landau *et al.* 2007). Nuestras conclusiones son válidas para la vecina isla de Trinidad, y la Península de La Guajira, en Colombia.

Han contribuido a esta biodiversidad, los cambios paleogeográficos, como el haber estado bajo la influencia del Océano Pacífico desde el Mioceno Temprano al Plioceno Tardío, y luego, bajo la influencia del Océano Atlántico, durante toda la época Pleistocena. La Historia Geológica del área es imprescindible para la comprensión de la biodiversidad actual en costas e islas de Venezuela. Finalmente, se desea resaltar la utilidad de estos *Ostreidae* especializados, para definir parámetros paleoambientales, habitualmente difíciles de determinar en sedimentos antiguos.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece a Régulo Campos Villarroel la donación de su colección de ostras pertenecientes a la familia Ostreidae. Asimismo, recibimos ejemplares adicionales de H. Taissoun, (Universidad del Zulia), Julio Pérez (Universidad de Oriente), Manuel Gil y Roberto Urange. Se agradece a Rafael Martínez Escarbassier (Universidad Central de Venezuela) la lectura crítica y oportunas sugerencias al manuscrito. Por numerosas referencias bibliográficas inaccesibles, se agradece a A. Seilacher (Universidad de Tübingen), Helen E. Vokes (Universidad de Louisiana), Franck Wesselingh (Natuurhistorisches Museum de Leiden) y a Mercedes Socas Bassons. El autor desea expresar su agradecimiento a la Sra. Laura Ricolfi y el Sr. Felice Rivalta, por facilitar las circunstancias relativas a los envíos de bibliografía. Este trabajo se vio mejorado por la revisión crítica y de estilo de Marcelo Sánchez-Villagra (Universidad de Zurich), Ángel L. Vilorio (Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas) y Gilson Rivas (Universidad del Zulia).

REFERENCIAS

- Absher, T. M. 1989. *Populações naturais de ostras de gênero Crassostrea do litoral do Paraná—desenvolvimento larval, recrutamento e crescimento*. PhD Thesis, Oceanography Institute, Universidade de Sao Paulo, Brasil.
- Adanson, M. 1757. *Histoire Naturelle du Sénégal. Coquillages*. Paris, viii + 275 pp., 19 pls.
- Ahmed, M. 1975. Speciation in living oysters. *Advances in Marine Biology* 13: 357–397.
- Altena, C. O. v. R. 1971. The marine Mollusca of Suriname (Dutch Guiana) Holocene and recent, II, Bivalvia and Scaphopoda. *Zoologische Verhandelingen* 119: 1–100.
- Bitter, R. 2003. *Moluscos bivalvos marinos del Estado Falcón*. Santa Ana de Coro: Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda, 97 pp., illustr.

- Carlton, J. T. & R. Mann. 1996. Transfers and world-wide introductions. Pp. 691–706. *En*: Kennedy, V. S.; R. I. E. Newell & A. F. Eble (eds.). *The Eastern Oyster, Crassostrea virginica*. College Park, MD: Maryland Sea Grant.
- Castellanos, Z. 1967. Catálogo de los moluscos marinos Bonaerenses. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires* 8: 1–365.
- Castillo-Rodríguez, G. & A. García-Cubas. 1986. Taxonomía y Anatomía comparada de las ostras de las costas de México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México* 13(2): 249–314.
- Contreras, F. 1932. Datos para el estudio de los ostiones mexicanos. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México* 3: 193–212.
- Cosel von, R. 1986. Moluscos de la región de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Costa del Caribe Colombiano). *Anales del Instituto de Investigaciones del Mar, de Punta Betín*, 15/16: 79–370.
- Cox, L. R.; N. D. Newell; D. W. Boyd & C. C. Branson. 1971. *Bivalvia, Mollusca 6, part N*, 3 vols. Geological Society of America, University of Kansas, 1224 pp.
- Dall, W. H. 1898. Contributions to the Tertiary fauna of Florida. *Wagner Free Institute Sci., Transactions* 3: 571–947.
- Díaz-Merlano, J. M. & M. Puyana-Hegedüs. 1994. *Moluscos del Caribe Colombiano. Un catálogo ilustrado*. Colombia: COLCIENCIAS, Fundación Nature, INVEMAR, 291 pp.
- Díaz de Gamero, M. L. 1968. Paleontología de la Formación El Veral (Mioceno) estado Falcón. *Revista Geos* (Caracas) 17: 7–51.
- Díaz de Gamero, M. L. & O. Linares. 1989. Estratigrafía y paleontología de la Formación Urumaco, del Mioceno Tardío de Falcón Noroccidental. *VII Congreso Geológico Venezolano Barquisimeto* 1: 419–437.
- FAO. 1999. *Aquaculture Production Statistics. 1988-1997. FAO Fishery Circular 815*, Revision 11, Roma: Food and Agriculture Organization, 82 pp.
- Fernández, J. & M. Jiménez. 2007. Fauna malacológica del litoral rocoso de la costa sur del Golfo de Cariaco y costa norte del estado Sucre, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 46: 3–11.
- Figueiras, A. & O. Sicardi. 1968. Catálogo de los Moluscos Marinos del Uruguay (II). *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* 2: 355–375.
- Galtsoff, P.S. 1964. The American oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). *U.S. Fisheries Bulletin*, Fish and Wildlife Service 64: 1–480.
- Günter, G. 1950. The generic status of living oysters and the scientific name of the common American species. *The American Midland Naturalist* 43: 438–449.
- Günter, G. 1951. The species of oysters of the Gulf, Caribbean and the West Indies. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean* 1: 40–45.
- Gutiérrez, L., C. Coronado & J. E. Pérez. 1989. Genetic variation in Venezuelan mollusks, II, *C. rhizophorae* and *C. virginica* (Ostreidae). *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 28: 171–175.
- Harry, H. W. 1981. Nominal species of living oysters proposed during the last fifty years. *The Veliger* 24: 39–45.
- Hertlein, L. G. & A. M. Strong. 1940. Mollusks from the west coast of Mexico and Central America. *Zoologica* 25: 369–430.
- Hubbard, B. 1920. Tertiary Mollusca from the Lares district, Porto Rico. *New York Academy of Sciences, Scientific Survey of Porto Rico and Virgin Islands* 3: 79–164.
- Hodson, F., H. K. Hodson & G. D. Harris. 1927. Some Venezuelan and Caribbean mollusks: *Bulletins of American Paleontology* 13(49), 160 pp., 40 pls.
- Ignacio, B. L., T. M. Absher, C. Lazoski & A. M. Solé-Cava. 2000. Genetic evidence of the presence of two species of *Crassostrea* (Bivalvia: Ostreidae) on the coast of Brazil. *Marine Biology* 136: 987–991.
- Jung, P. 1969. Miocene and Pliocene mollusks from Trinidad. *Bulletins of American Paleontology* 247: 291–657.
- Keen, A. M. 1960. *Sea shells of Tropical west America*. California: Stanford University Press, 619 pp.+ illustr.
- Lapègue, S.; I. Boutet; A. Leitao; S. Heurtebise; P. García; C. Thirioth-Quièvreux & P. Boudry. 2002. Trans-Atlantic distribution of a Mangrove Oyster species revealed by 16S mtDNA and karyological analysis. *Biological Bulletin* 202: 232–242.
- Laurain, M. 1980. *Crassostrea gryphoides* et *C. gingensis* (Schlotheim) deux expressions morphologiques d'une même espèce (Miocene, Bivalvia). *Geobios* 13: 21–43.
- Liñero-Arana, I.; J. E. Pérez & O. Díaz. 2009. El (Des) conocimiento de la biodiversidad del Golfo de Cariaco (Venezuela) causas y perspectivas futuras. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 48: 223–227.
- Littlewood, D. T. 1991. Oyster cultivation in the Caribbean with an emphasis on mangrove oysters in Jamaica. *World Aquaculture* 22: 70–73.
- Lodeiros, C.; B. Marín & A. Prieto. 1999. *Catálogo de moluscos marinos de las costas nororientales de Venezuela: Clase Bivalvia*. Cumaná: Edición APUDONS, 109 pp.
- Macsoyay, O. 1965. Carta faunal de macrofósiles correspondientes a las formaciones cenozoicas de la península de Araya, estado Sucre. *Revista Geos* (Caracas) 13: 37–49.
- Macsoyay, O. 1975. Geología submarina y fauna de micrometazoarios del Golfo de Santa Fe, Venezuela nororiental. *Boletín de Geología* (Caracas) 12(23): 443–492.
- Macsoyay, O. 1982. Intervalos batimétricos y batimetabólicos de algunos moluscos béticos marinos de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 140: 149–203.
- Macsoyay, O. & R. Campos Villarreal. 2001. *Moluscos representativos de la plataforma de Margarita. Descripción de 24 especies nuevas*. Valencia: Edit. Rivolta, 280 pp.
- Macsoyay, O. & L. F. Caraballo. 1976. Geología y bioestratigrafía Cenozoica de la parte oriental del Golfo de Cariaco, Edo. Sucre, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 15: 25–56.

- Macsotay, O. & W. S. Moore. 1974. Cronoestratigrafía de algunas terrazas Cuaternarias marinas del Oriente de Venezuela. *III Conf. N.N.U.U. sobre el Derecho del Mar*, 12:1–63.
- Maloney, N. J. & O. Macsotay. 1967. Geology of La Tortuga Island, Venezuela. *Asociación Venezolana de Geología, Minería y Petróleo, Boletín Informativo* 10(10): 267–287.
- Marcucci, E. 2000. Características de los estuarios de Venezuela y manejo ecológico de los sedimentos dragados. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Geólogos* 25: 5–22.
- Marozova, A. L.; K.D. Leung-Tack; V. I. Kholodov; V. V. Trousevich; S. Camara; V. K. Maskevski; F. X. Ibrahimov & P. D. Lamakin. 1991. *Losreiculture en milieu de mangroves (Etude de Cas en Guinée et au Sénégal)*. I. E. Timochenko & S. Konate (eds.). Série documentaire 7, France: COMAR, 148 pp.
- Martínez, R. 1962. Aspectos bioecológicos de la *Crassostrea rhizophorae* en la Laguna Grande de Obispo. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 2: 7–18.
- Mauzy, C.J. 1912. A contribution to the paleontology of Trinidad. *Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 15: 23–112.
- Mauzy, C. J. 1925. A further contribution to the Paleontology of Trinidad (Miocene horizons). *Bulletins of American Paleontology* 10(42): 159–402.
- McLean, R.A. 1941. The oysters of western Atlantic. *Notulae Naturae* 67: 1–14.
- Müller-Karger, F. E. & R. J. Varela. 1988. Variabilidad de la masa de fitoplankton en aguas superficiales del Mar Caribe: una perspectiva desde el espacio con el CZCS. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, XLVIII, suplemento 3: 179–201.
- Orton, J. H. 1928. The dominant species of *Ostrea*. *Nature* 121: 320–321.
- Olsson, A. A. 1961. *Mollusks of the Tropical Eastern Pacific particularly from the southern half of the Panamic-Pacific faunal Province (Panama-Perú), Panamic-Pacific Pelecypoda*. New York: Paleontological Research Institution, 574 pp.
- Parodiz, J. J. 1948. Sobre "Ostrea" actuales y Pleistocénicas de Argentina y su ecología. *Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Comunicaciones, serie Ciencias, Zoología*, n° 6, xiv + 22 pp.
- Peraza, T. 2004. *Moluscos de las Formaciones Caujarao y La Vela, del Domo de La Vela, estado Falcón*. Caracas: Escuela de Geología, Minas y Geofísica, U.C.V., 158 pp. (tesis MSc).
- Peraza, T. & O. Macsotay. 2011. Evolución del grupo *Crassostrea virginica/C. rhizophorae* durante el Neógeno de la Provincias Caribe y las Carolinas. *Primer Congreso Venezolano de Geociencias*. Caracas, 5-8 diciembre 2011, 4 pp.
- Pérez, J. E.; C. Graziani & M. Nirchio. 1997. ¿Hasta cuándo los exóticos! *Acta Científica Venezolana* 48: 127–129.
- Pérez, J. E.; M. Nirchio; C. Alfonsi & C. Muñoz. 2006. The biology of invasions: the genetic adaptation paradox. *Biological Invasions* 8: 1115–1121.
- Pérez, J. E.; C. Alfonsi; S. K. Salazar; O. Macsotay & J. Barrios. 2007. Especies marinas exóticas y criptogénicas en Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 46: 79–96.
- Princz, D. 1978. Los Moluscos marinos del Golfo de Venezuela. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 109: 51–76.
- Pritchard, D. W. 1967. What is an estuary: physical viewpoint. Pp. 3–5. *En: Lauff, G. H. (ed.): Estuaries*. American Association for the Advancement of Science (AAAS) Publication 83. Washington, DC: AAAS. 757 pp.
- Ramírez, R. G. & M. L. Sevilla. 1965. *Las Ostras de México*. Secretaría de Industria y Comercio. Dirección General de Pesca e Industrias Conexas. 36 pp.
- Ranson, G. 1951. *Les Húîtres, Biologie-Culture*. Savoir en Histoire Naturelle, vol. 23. Paris: Paul Lechevalier, 260 pp.
- Ranson, G. 1960. Les prodissoconques (coquilles larvaires) des Ostreidés vivants. *Bulletin de l'Institut Oceanographique Monaco* 1183: 1–41.
- Ranson, G. 1967. Mollusques lamelibranches: Ostreidae. *Annales de l'Institut Oceanographique Monaco* 45: 189–191.
- Richards, H. G. 1962. Studies of the Marine Pleistocene, pt. II, The Marine Pleistocene Mollusks of Eastern North America. *American Philosophical Transactions*, new series 52:42–141.
- Rios, E. C. 1970. *Coastal Brazilian seashells*. Rio Grande do Sul: Museu Oceanografico de Rio Grande, 255 pp.
- Sánchez-Villagra, M. R.; R. J. Burham; D. C. Campbell; R. M. Feldmann; E. S. Gaffney; R. F. Kay; R. Lozán; R. Purdy & J. M. Thewissen. 2000. New near-shore marine fauna and flora from the early Neogene of northwestern Venezuela. *Journal of Paleontology* 74: 957–968.
- Singarajah, K.V. 1980. On the taxonomy, ecology and physiology of a giant oyster, *Crassostrea paraibaensis* new species. *Bulletin of Marine Science* 30: 833–847.
- Stenzel, H. B. 1971. Oysters. Pp. 954–1224. *En: Moore, R. C. (ed.). Treatise on Invertebrate Paleontology. Mollusca 6. Bivalvia. Part N*. The Geological Society of America and the University of Kansas Press, vol 3.
- Stuardo, J. & A. Martínez. 1976. Relaciones entre algunos factores ecológicos y la biología de poblaciones de *C. corteziensis* Hertlein, 1951, de San Blas, Nayarit, México. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 2: 84–130.
- Tello, J. 1975. *Catálogo de la Fauna Venezolana. VIII. Mollusca*. Caracas: Publ. De la Comisión Organizadora de la III Conferencia de las N. N. U. U. sobre el Derecho del Mar, 599 pp.
- van Andel, T. J. & H. Postma. 1954. *Recent sediments of the Gulf of Paria*. Vol. I. Amsterdam: North Holland Publishing Company, 245 pp.
- Vélez, R. A. & D. Díaz. 1988. Efecto del trasplante experimental de la ostra *Crassostrea virginica* a un medio marino sobre la gametogénesis, supervivencia y crecimiento. *Caribbean Journal of Science* 24: 207–212.
- Vignali, M. 1965. Estudio geológico de las rocas sedimentarias de Araya. U.C.V. Escuela de Geología y Minas. *Revista Geos* (Caracas) 13: 23–36.

- Vokes, H. E. & E. H. Vokes. 1983. Distribution of shallow-water marine Mollusca, Yucatán Peninsula, Mexico. *Middle American Research Institute Publication* 54 (Tulane Univ.) 183 pp.
- Ward, L. W. 1998. Mollusks from the lower Miocene Pollack farm site, Kent County, Delaware: a preliminary analysis. Pp. 5–19. *En*: Benson, R. N. (ed.). *Geology and paleontology of the lower Miocene Pollack Farm Fossil Site, Delaware: Delaware Geological Survey Special Publication* No. 21.
- Warmke, G. L. & R. T. Abbott. 1961. *Caribbean Seashells*. Narbert, Pa.: Livingston Publishing Co., 348 pp.
- Weisbord, N. E. 1964. Late Cenozoic pelecypods from Northern Venezuela. *Bulletins of American Paleontology* 54(204): 1–564.
- Woodring, W. P. 1925. Miocene mollusks from Bowden, Jamaica; Pelecypods and Scaphopods. *Carnegie Institute of Washington, Publication* 366, 222 pp.
- Woodring, W. P. 1982. Geology and Paleontology of Canal Zone and adjoining parts of Panama. Description of Tertiary Mollusks (Pelecypods: Propeamussidae to Cuspidaridae). *U. S. Geological Survey Professional Papers* 306-F: 541–759.

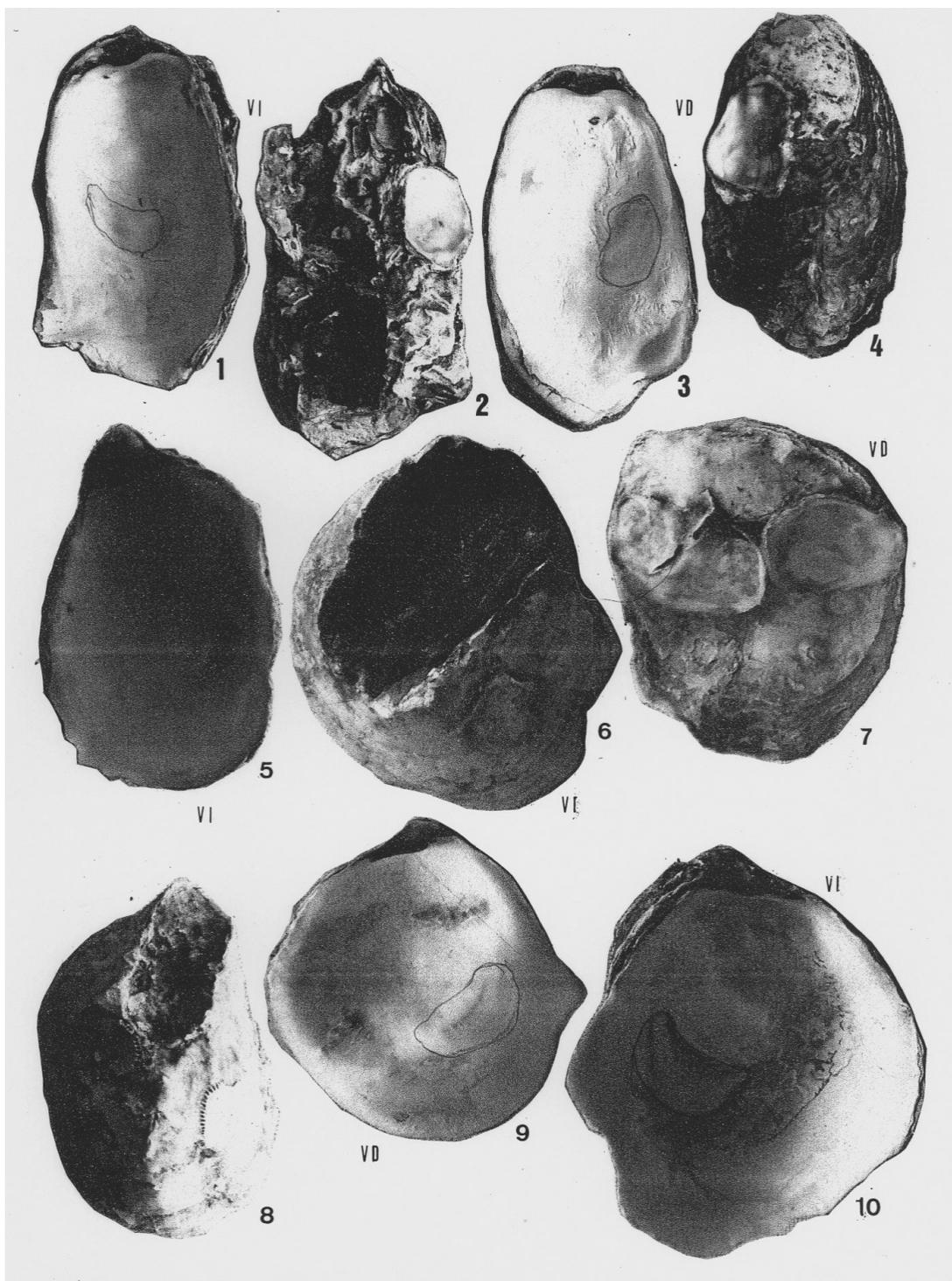


Figura 1. *Crassostrea rhizophorae rhizophorae* (1-10). Vista interna y externa de la VI (1, 2) y de la VD (3, 4) de un ejemplar articulado proveniente de la Laguna de Chacopata. Nótese la superficie de adhesión de la valva izquierda al rizóforo del mangle, al que corresponde el abombamiento xenomórfico (4) de la valva derecha. Ambas valvas poseen como epibiontes, valvas juveniles de la especie. Corresponde al morfotipo *lacerata*. Vista interna y externa (5, 8) de una valva izquierda típica, donde la superficie de adhesión al rizóforo ocupa menos del 50 % de la altura total de la valva. Se observa la base de un balánido como epibionte. Ejemplar proveniente de Chichiriviche, estado Falcón. Vista interna y externa de la valva derecha (6, 10) y la valva izquierda (7, 9) de un ejemplar recolectado en la laguna de Chacopata. Corresponde al morfotipo *guyanensis*, mostrando un 75% de la superficie de adhesión a un rizóforo en la valva izquierda; la valva derecha presenta la deformación xenomórfica correspondiente. La superficie externa de la valva derecha presenta juveniles de *Ostrea* (*Ostrea*) *lixula* y balánidos juveniles adheridos.

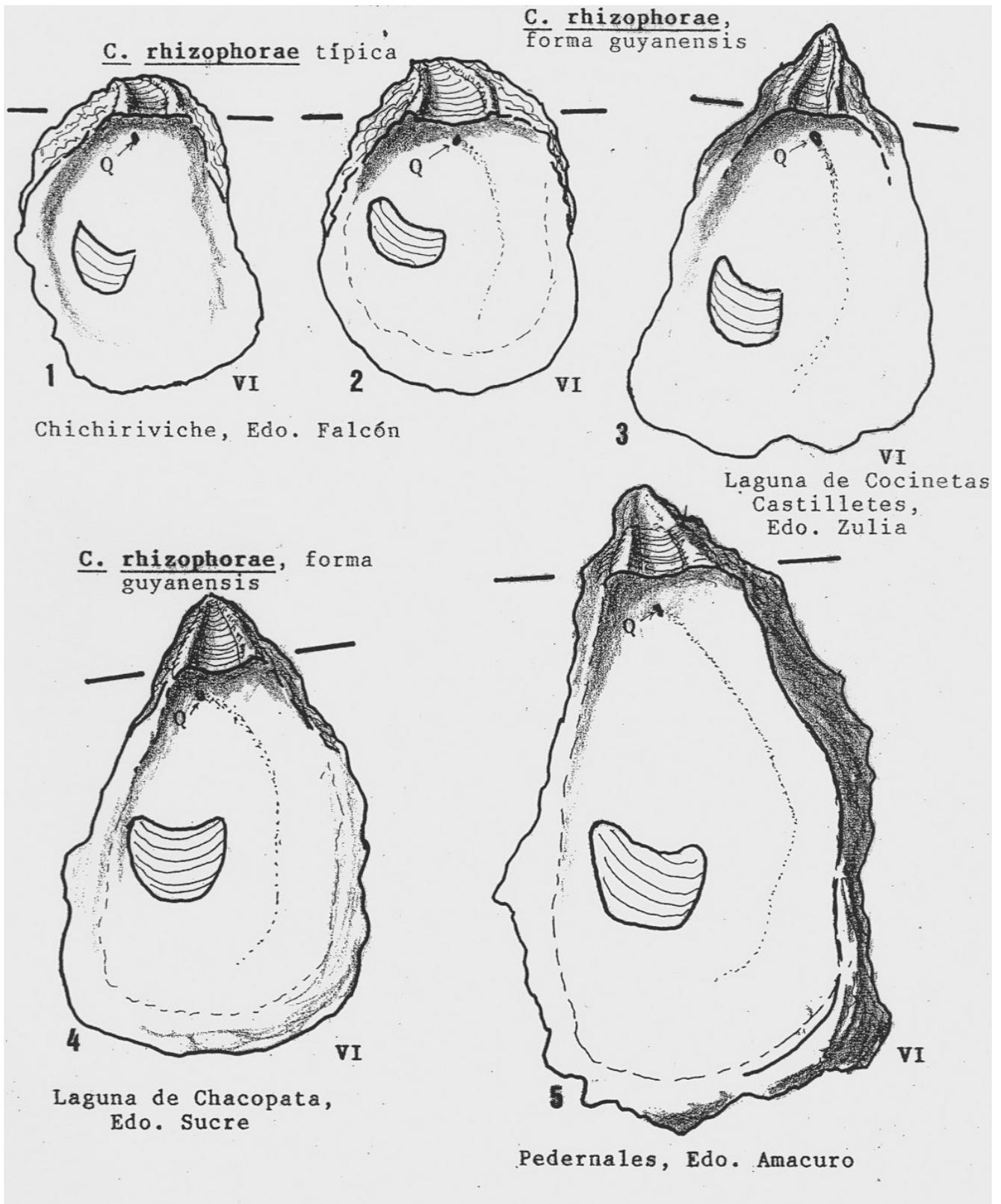


Figura 2. Variaciones morfotípicas de *Crassostrea rhizophorae rhizophorae* de fijación arborícola, observadas sobre valvas izquierdas (VI) con cavidad umbonal presente.

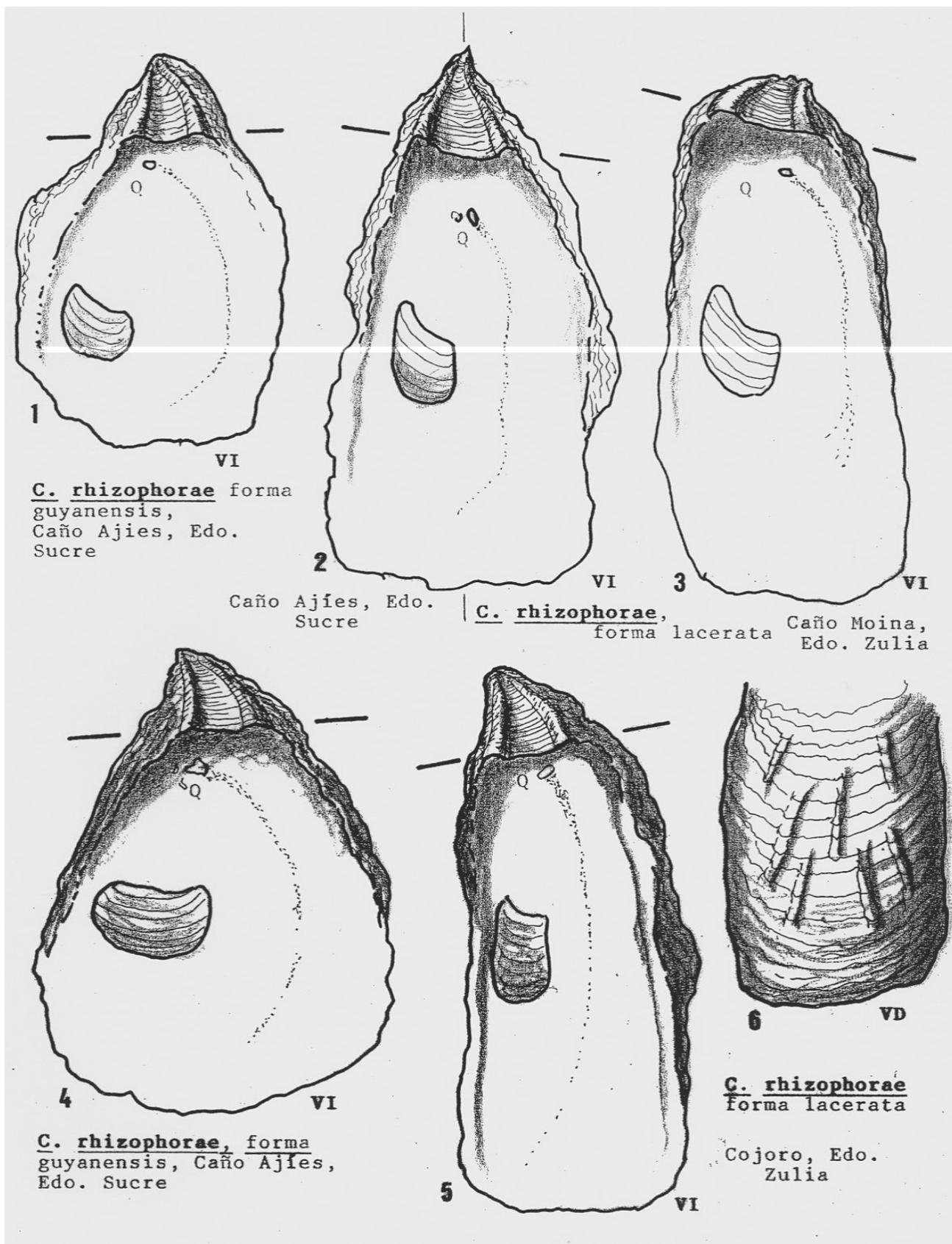


Figura 3. Variaciones morfotípicas de *Crassostrea rhizophorae rhizophorae* de fijación arborícola, con poca cavidad umbonal presente.

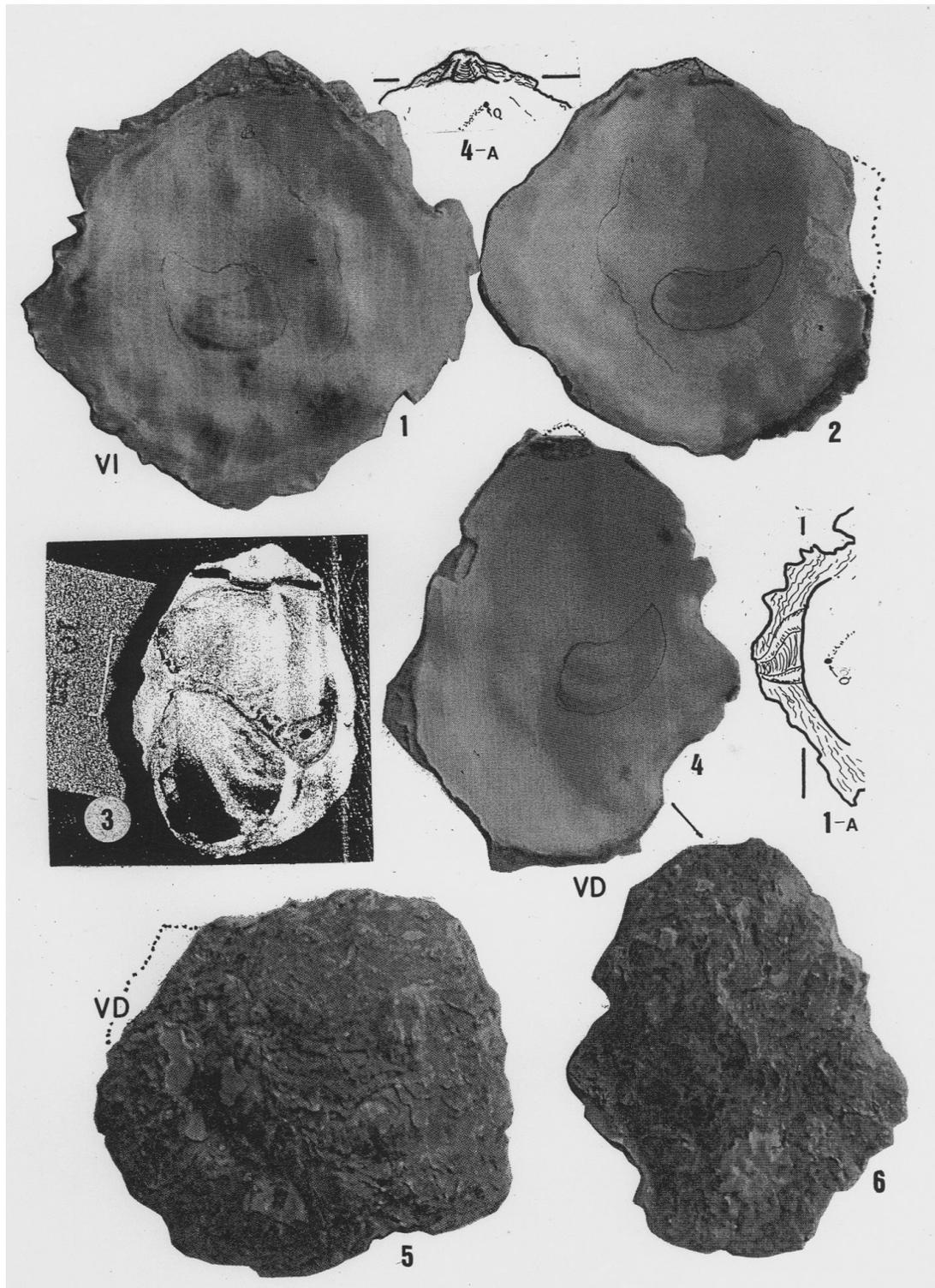


Figura 4. *Crassostrea brasiliana* de la Salina de Araya, estado Sucre (1-6). Vista interna (1, 1-A) de una VI, correspondiente a un ejemplar adulto de contorno redondo; el dibujo de la charnela (1-A) mostrando el resilífero ortogirado. La huella muscular aductora es reniforme y en posición central-posterior, como en *C. r. rhizophorae*. 2, 5. Vistas interna y externa de la VD de 5-1, donde se observa la escultura foliar diferente de *C. r. rhizophorae*. En ella se observa la huella muscular de Quenstedt. 3. Holotipo de *Crassostrea brasiliana* (Singarajah 1980: fig. 4) donde se observan dos juveniles adheridos al interior de la VD (no izquierda) de un ejemplar de mayor tamaño. 4-6. Vistas interna y externa de una VD de un adulto alargado axialmente. Nótese la plataforma de adhesión de un balánido en su mitad distal. El resilífero (4-A) es ortogirado, pero más bajo que en la VI.

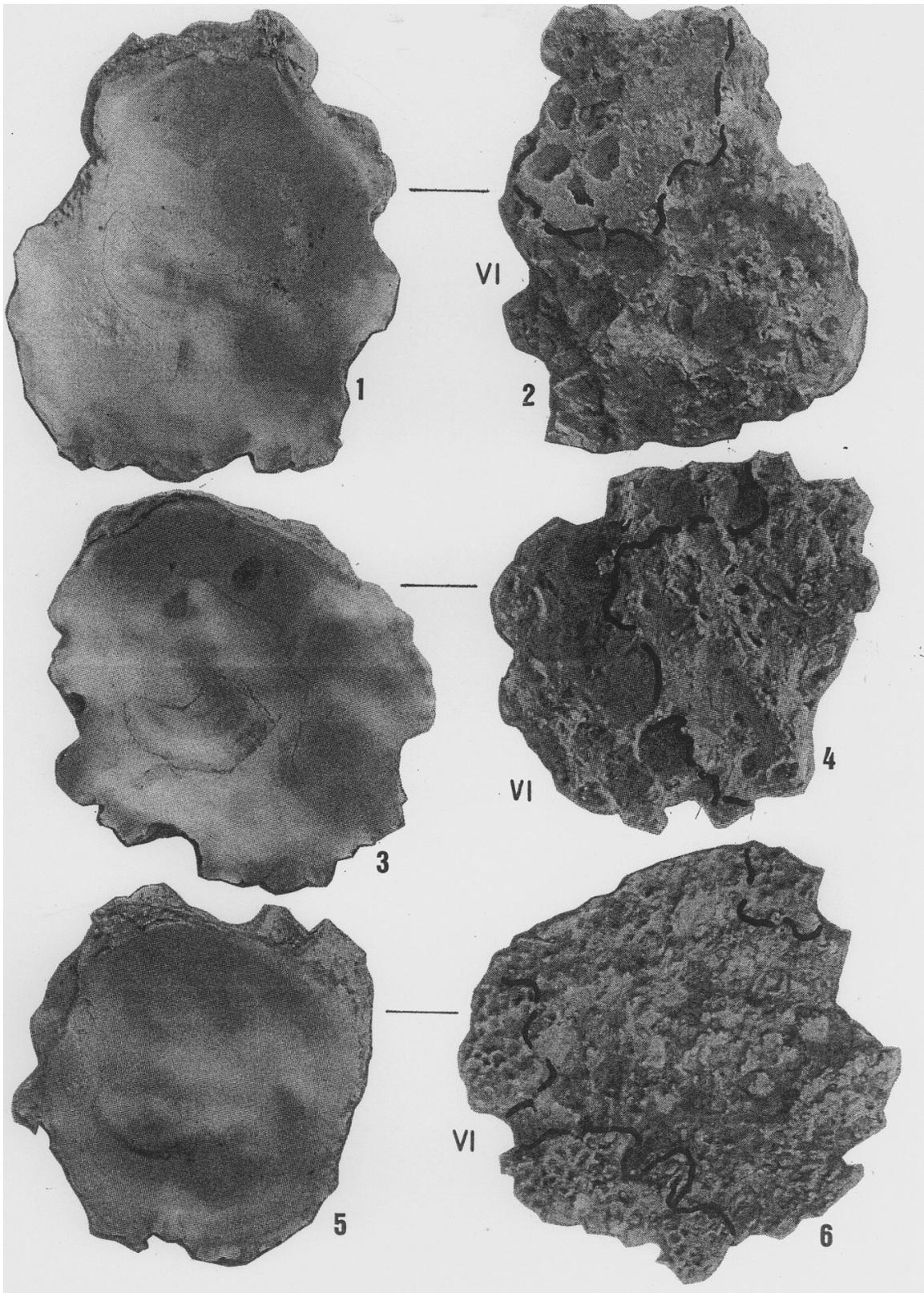


Figura 5. *Crassostrea brasiliana* de la Salina de Araya, estado Sucre (1-6). Vista interna y externa de una VI, con huella muscular aductora, postero-central. La superficie de fijación es de más de 45%. 3-4. Vista interna y externa de una VI, que a diferencia de la anterior, presenta una huella muscular de Quenstedt, en posición anterior con respecto al resilífero. Su área de fijación es del 60%. Corresponde a la VCD de la figura 4 (4-6). 5-6. Vistas interna y externa de una VI cuya área de fijación es del 75%.

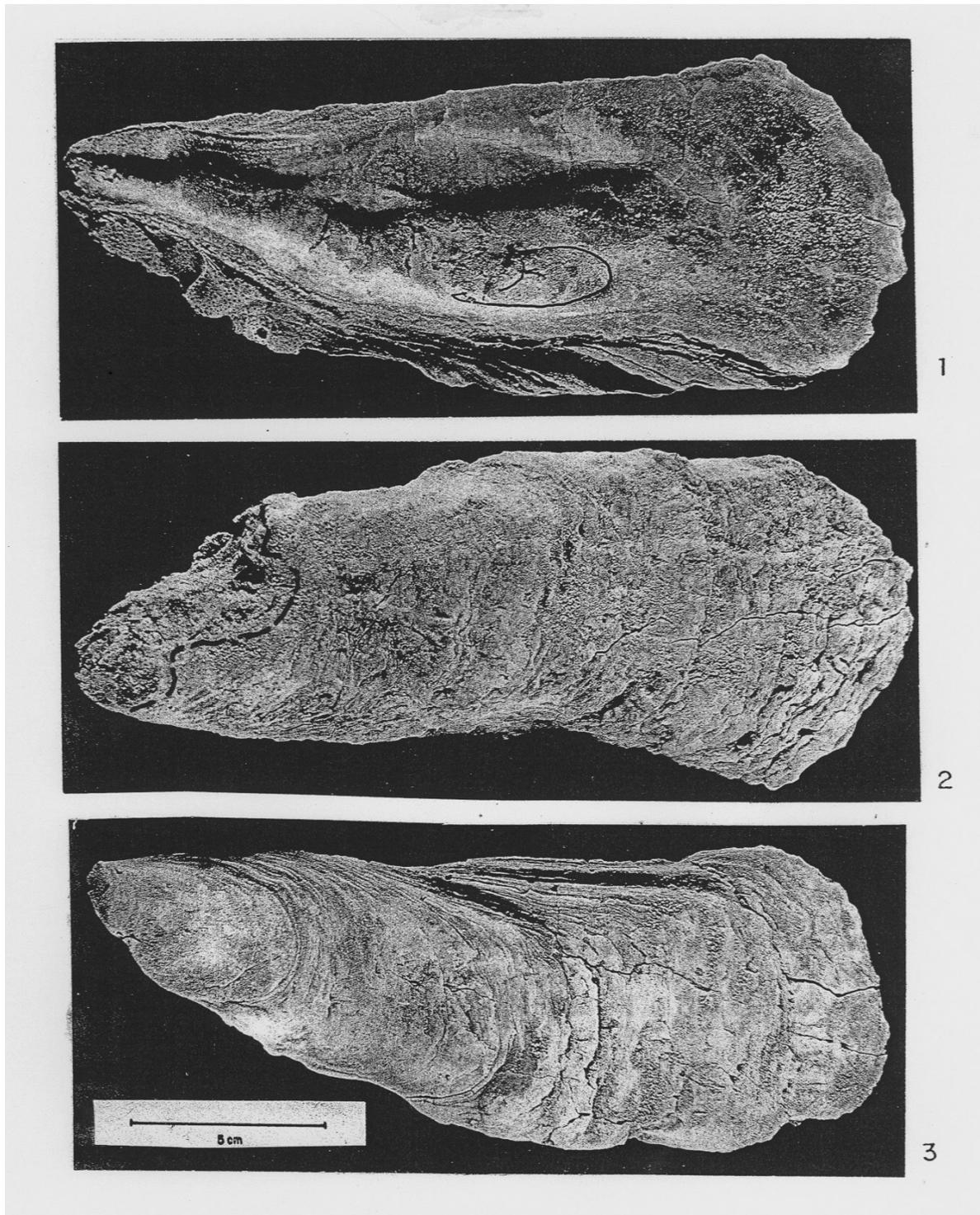


Figura 6. Área tipo Formación Cumaná, Pleistoceno Temprano a Medio. (1-3) *Crassostrea patagonica*. Vista interna de una VI, donde se observa la charnela larga y ortogirada. Nótese las biohoradaciones de espongiario (*Clione* sp.) extendidas en el área peri-umbonal (1) pero ausentes del interior de la valva. Vista interna de la misma valva anterior (2), cuya superficie con lamelaciones concéntricas, de halla biohorodada por vermes espiónidos. Nótese el área de fijación reducida. Vista externa (3) de la VD correspondiente a la VI (1-2). Al igual que en la vista anterior, externamente se halla biohorodada por vermes espiónidos. No se observa xenomorfismo en el área umbonal. Las imágenes corresponden a un ejemplar articulado recolectado *in situ*, en posición de vida, con la charnela hacia abajo, en la quebrada María de la Cruz, capa superior de la Formación Cumaná. El ejemplar formó parte de un banco de *Crassostrea*, que murieron por asfixia con sedimentos limo-arenosos, durante una tormenta tropical, ya que en su interior no hay biohoradaciones ni epibiontes.



Figura 7. Formaciones El Manglillo y Mamporal, dos facies del Pleistoceno Tardío. (1-12) *Crassostrea rhizophorae praia*. Vista externa (1) e interna (2) de una VI, mostrando la ornamentación radial de dos categorías y un resilífero mucho más ancho que el de *C. rhizophorae rhizophorae*. Vistas externa (3) e interna (4) de la VD correspondiente. Vista externa e interna (5, 6) de una VD con frecuentes biohoradaciones de pequeños espiónidos en la superficie externa. Vista externa (7) e interna (8) de la VI correspondiente a 5 y 6. El área de fijación ocupa el 30% en la porción proximal. Los epibiontes consisten en bivalvos y serpúlidos, recolectados en la Formación Mamporal, laguna de las Marites, Isla de Margarita. Vista externa (9) e interna (10) de una VI. Nótese el área de fijación restringida a la porción temprana de la valva. Su acostillado radial se asemeja al del ecomorfo *lacerata* de *Crassostrea r. rhizophorae*, pero desarrollado sobre la valva opuesta. Vista externa (11) e interna (12) de una VD correspondiente a 9 y 10. Las valvas fueron recolectadas en la Formación Mamporal, laguna de las Marites, Isla de Margarita, donde se encuentran asociadas a la fauna de aguas hipersalinas.

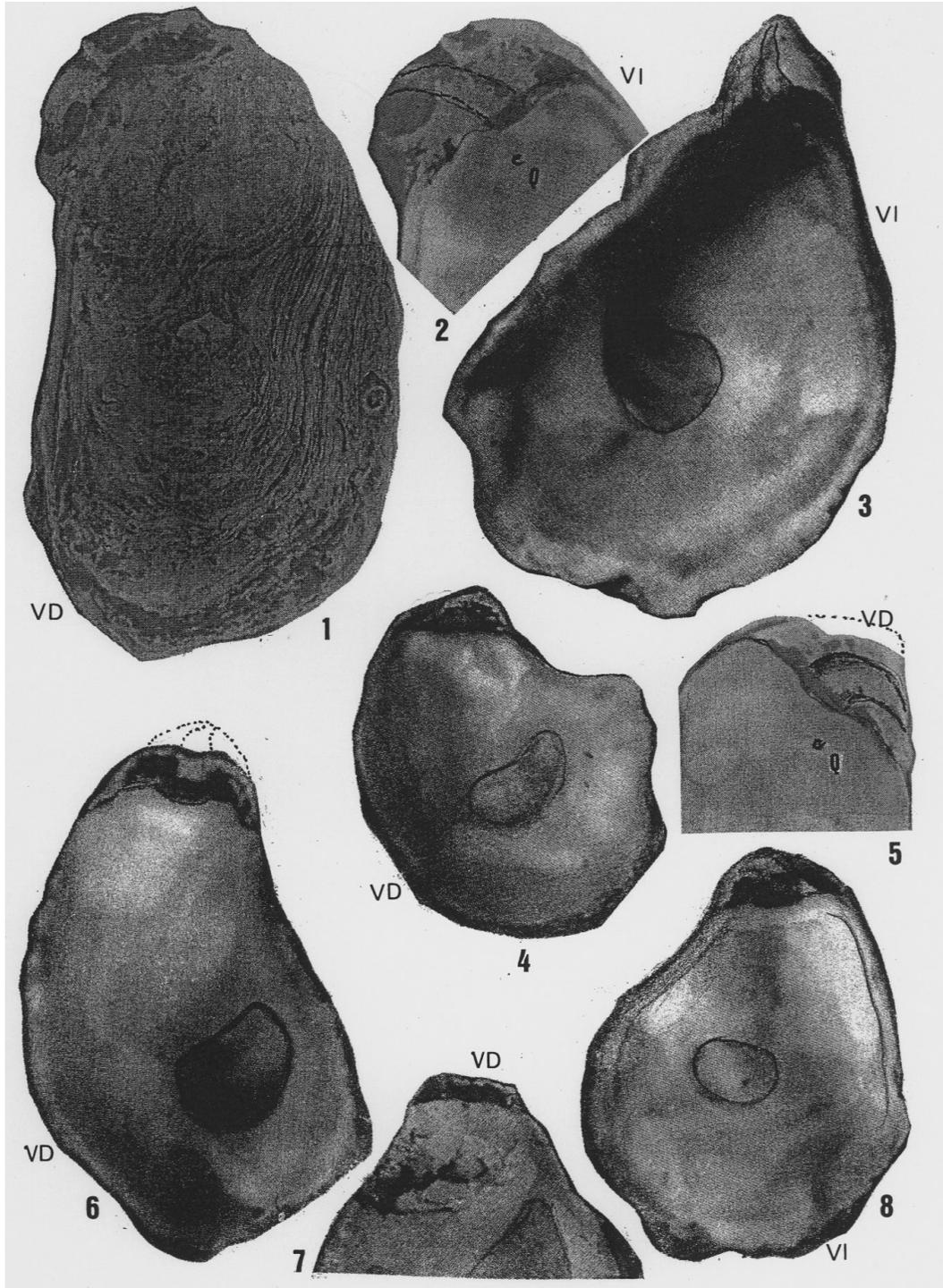


Figura 8. Material procedente de las costas de Brasil Suroriental y donados por Julio Pérez. Los ejemplares de Venezuela que iban a ser usados en este estudio, procedentes del Delta del Orinoco, tenían la charnela fracturada. *Crassostrea gasar* (1-8). Vista externa (1) de una VI que mide 75 mm (alto) x 46.5 mm (ancho), donde el único epibionte es un balánido. Vista interna (2) de la misma valva del 1, aumentada en 1,2 donde se observa el resilífero ancho, con el surco resiliar estrecho en el medio y su músculo de Quenstedt subcentral. Vista interna de dos VI que miden respectivamente (3) 90 mm x 61,8 mm (individuo con el resilífero ortogirado) y 73 mm (alto) x 53,7 mm (ancho). Nótese el resilífero opistogirado. El margen completo de las valvas es más gruesa a todo lo largo del borde que en *Crassostrea r. rhizophorae*. En la VD (5) se observa esta misma relación, la huella muscular de Quenstedt se encuentra en posición posterior. Dos VD, miden 64,6 mm (alto) x 48,6 mm (ancho) (4) y 75 mm (alto) x 48 mm (ancho) (6), observándose en este último dos grados de curvatura del eje axial. En el interior de una VD (7) el resilífero es ortogirado hacia atrás.

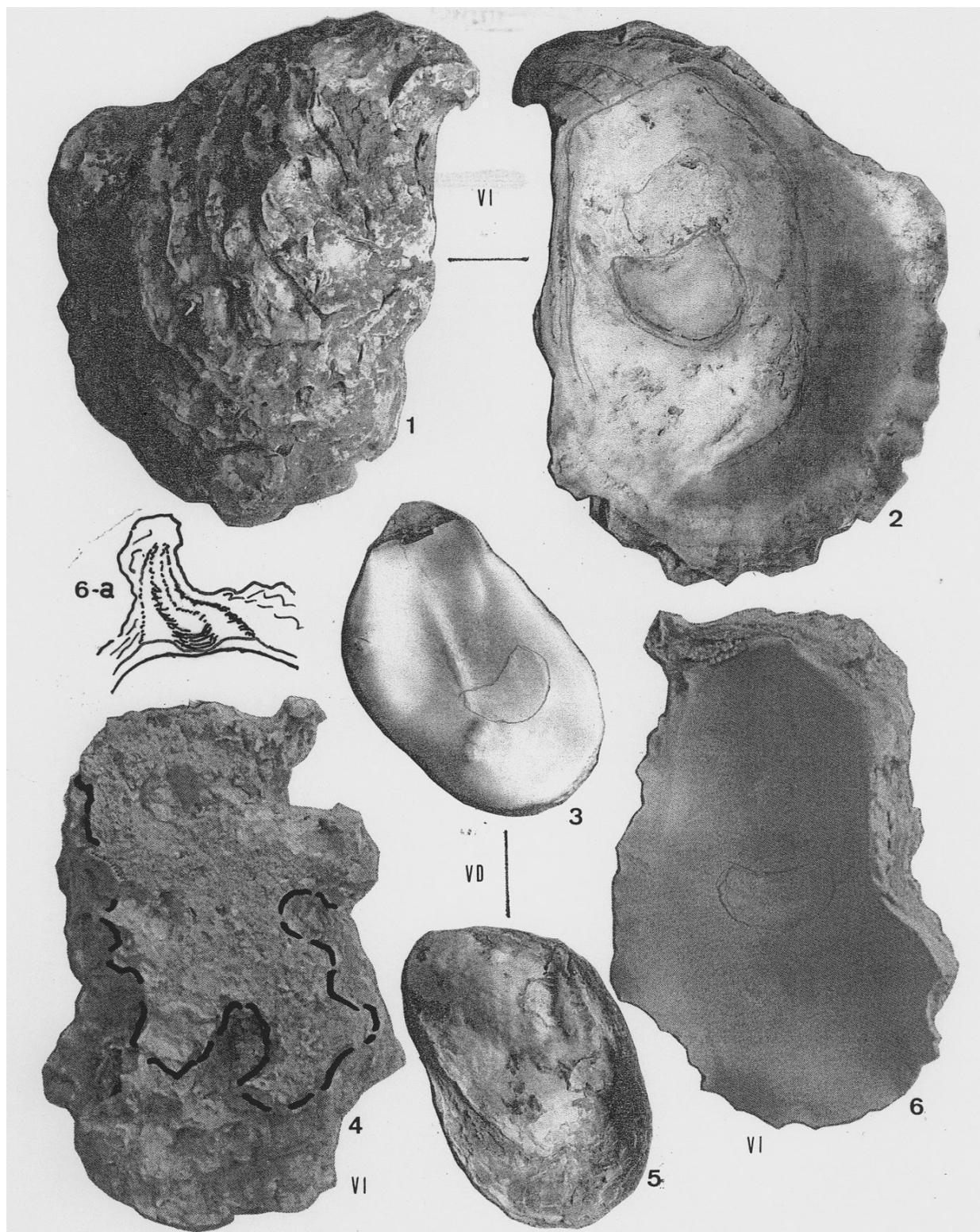


Figura 9. *Crassostrea corteziensis*. Laguna de Chacopata, estado Sucre. Vista externa e interna de una VI. Obsérvese la forma y posición de la huella muscular aductora y el margen interior acolchado, especialmente en el sector distal (2). Externamente presenta lamelas de crecimiento bien diferenciadas con crenulación independiente en cada lamela (1). *Crassostrea rhizophorae rhizophorae* (3-6) Vista externa e interna (4, 6) de una VI procedente de las Salinas de Araya, donde habitaba sobre un substrato de roca y balánidos, que corresponde al ecofenotipo *guyanensis*. Su área de fijación es de 60%, semejante a la de *C. brasiliensis*, con la que cohabita en esta localidad. El dibujo (6-a) de la charnela de la VI ilustrada (6) es opistogirado.

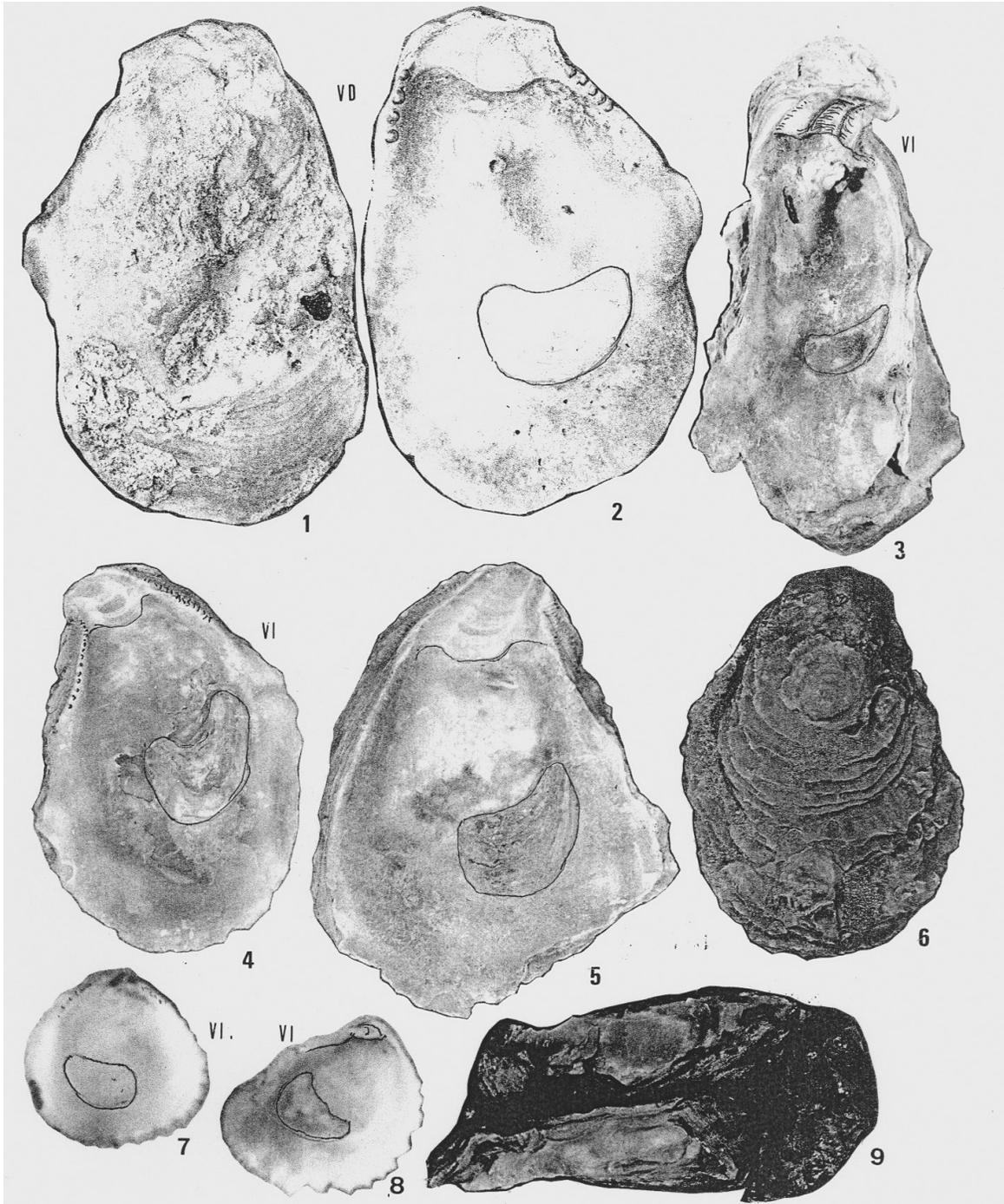


Figura 10. *Crassostrea iridiscens*. Vista externa (1) e interna (2) de una VD bien preservada de la Formación El Manglillo de Amuay, Península de Paraguaná. Obsérvese la huella muscular aductora central y las anchomata prominentes, características de esta especie. *Crassostrea rhizophorae* (3-9). Vista interna (3) de una VI bien preservada de la Formación Coche, Pleistoceno Temprano (límite Gelasiense-Calabriense). Un grupo de conchas vivientes (9) muestreadas, donde las conchas no sólo se adhieren al sustrato, sino que unen sus valvas también. Sobre fondo rocosos, cerca de la Isla de Los Lobos, estado Sucre. *Crassostrea (Ostrea) puelchana* (4-6). Vistas interna y externa de una VI (4, 6) y vista interna de otra VI (5) donde se muestra la presencia de chomatas en los márgenes cerca de la charnela, la forma y tamaño de las huellas musculares aductoras y la ausencia de las huella de los músculos de Quenstedt. Formación Cumaná, Pleistoceno Temprano a medio, de los cerros de Caigüire, estado Sucre. Se ilustraron las conchas fósiles, ya que las vivientes son de menor tamaño y más delgadas. *Ostrea (Ostrea) lixula* (7) Vista interna de una VI de una especie endémica común en áreas costeras de Venezuela. A menudo hallada en asociación con *Crassostrea r. rhizophorae*. *Ostrea (Ostrea) cristata* (8). Vista interna de esta especie, una de las más comunes en la costa Atlántica y del Mar Caribe.

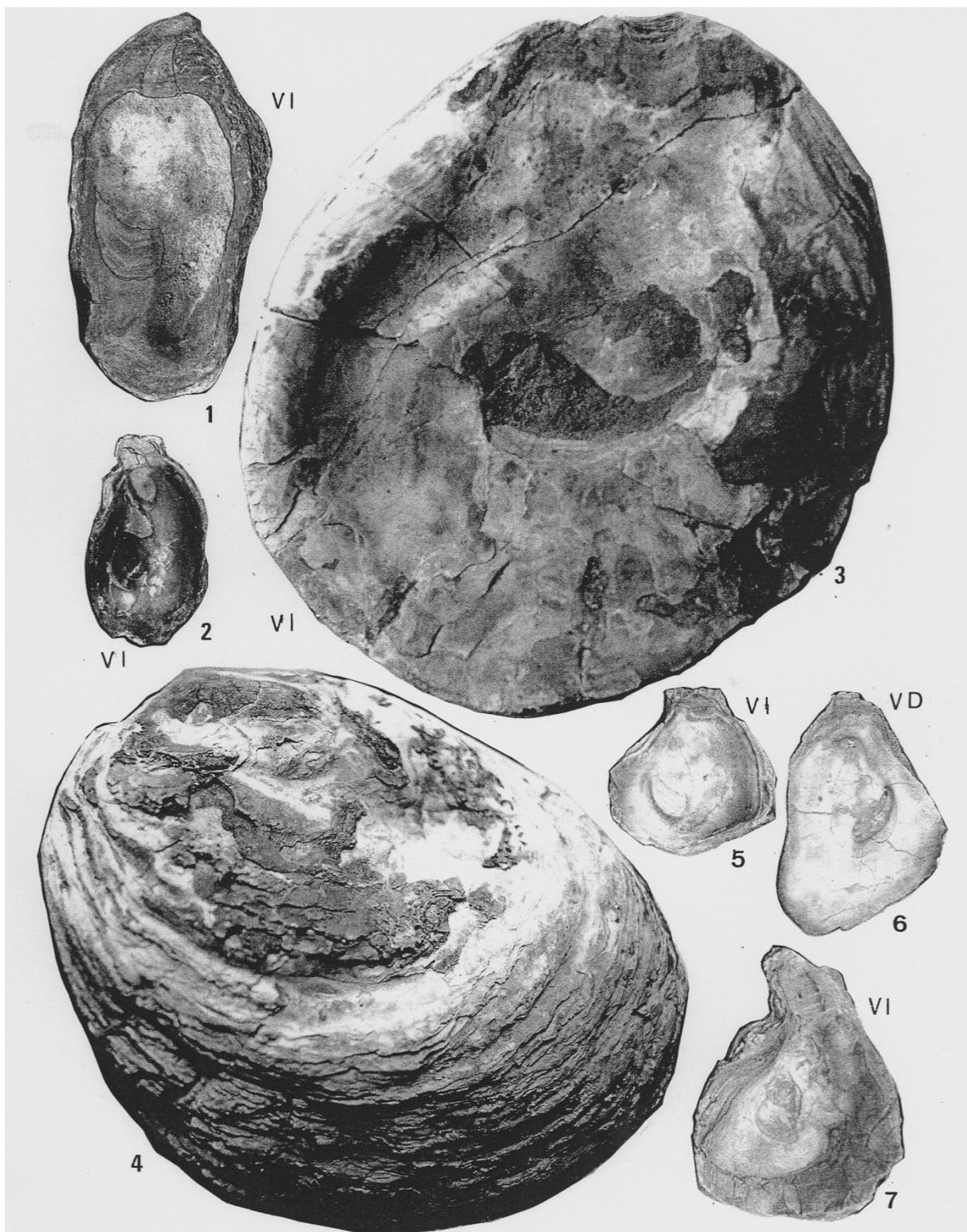


Figura 11. *Crassostrea rhizophorae praia* (1, 2). Vista interna de dos VI, que nos muestran las semejanzas con *Crassostrea r. rhizophorae*, pero cuyas superficies de adhesión umbonal, confirman su afinidad con la subespecie *praia*. Recolectadas en la misma localidad de la Formación El Manglillo de las figuras 3 y 4. *Crassostrea corteziensis* (3, 4). Vistas interna y externa (reducido a 0,6 X) de una VI adulta, proveniente de la Formación El Manglillo. Pleistoceno Tardío de Amuay, Península de Paraguaná, estado Falcón. *Crassostrea cabobasensis cabobasensis* (5-7). Esta especie ocupó hasta el Plioceno Tardío (Piacenziense) el nicho ecológico de *Crassostrea r. rhizophorae* de la actual Provincia del Caribe. Se ilustra como comparación. Formación Inferior-Pliocena de la Península de Araya, estado Sucre.

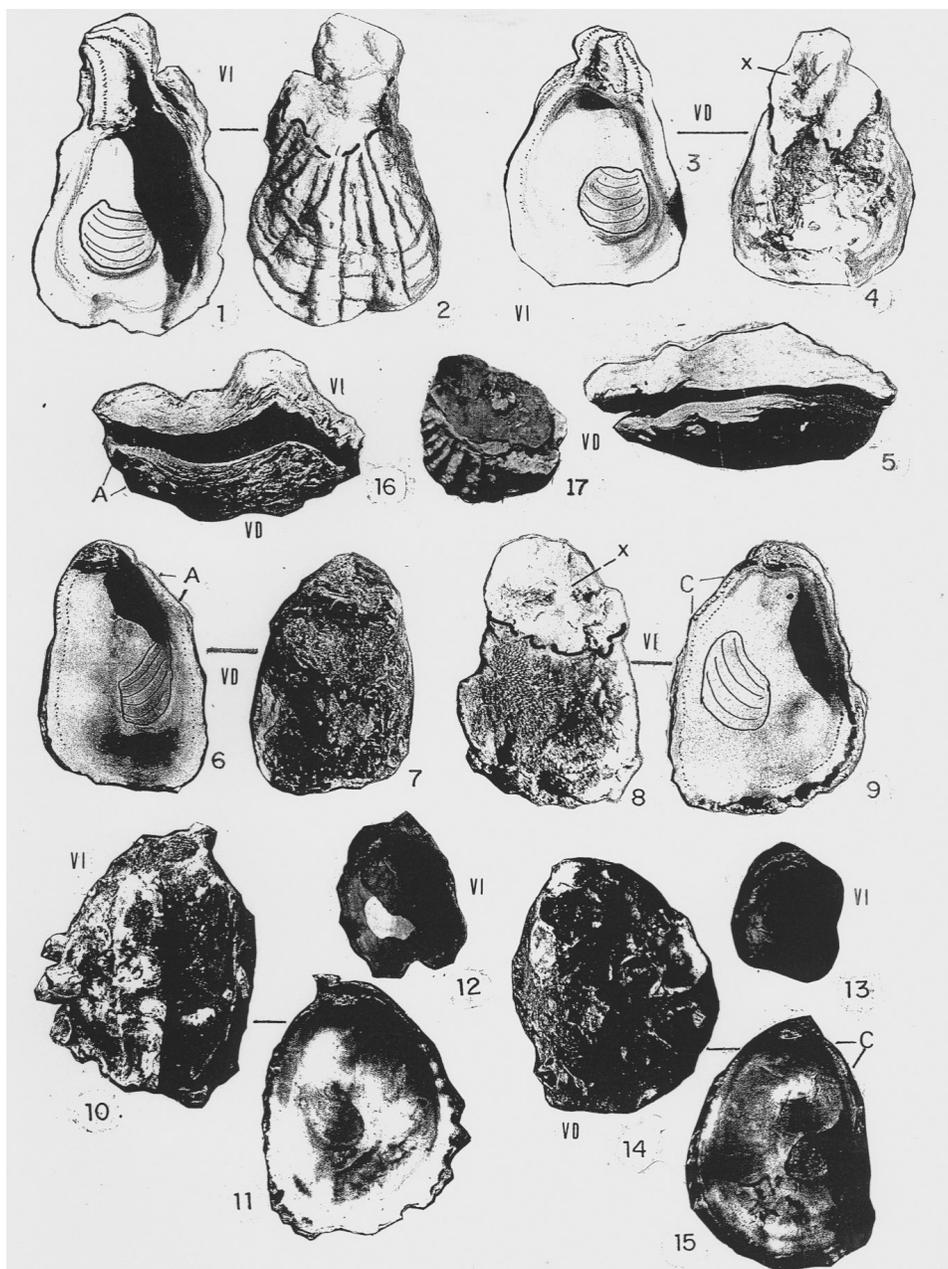


Figura 12. *Saccostrea* cf. *S. cucullata*. Ejemplares recolectados vivos sobre rizóforos de mangle en Los Cachicatos. Golfo de Cariaco. Vista interna y externa (1, 2) de una VI. Concavidad umbonal y resilífero alto y carente de chomata. Nótese la presencia de acostillado radial tosco y la ausencia de epibiontes. Vista interna y externa de la VD (3, 4) correspondiente a la anterior. Se nota la ausencia de acostillado radial, a estilo de *Ostrea* (*Ostrea*). El resilífero es alto y ancho en ambas valvas. El xenomorfismo (x) de la VD refleja el área de adhesión de la VI. Las mismas valvas (1-4) articuladas y vistas desde el margen anterior (5) mostrando la ausencia de chomata. *Ostrea* (*Ostrea*) *lixula* (6-9, 16). Ejemplar vivo recolectado por buceo al Este de Punta Charagato, isla de Cubagua, a 8 metros de profundidad en el cuadrante 18-E (Macsoṭay & Campos 2001) fijada sobre una roca calcárea. La VD (6, 7) es de menor talla que la VI (8, 9). A: anachomata; y C: catachomata. Nótese que los epibiontes consisten en algas calcáreas incrustantes y briozoarios. Las mismas valvas articuladas (16) vistas desde el margen anterior. Nótese la semejanza superficial con *Saccostrea* cf. *cucullata* de la figura 12-5. *Ostrea* (*Ostrea*) *lixula* (10-11, 14-15). Vistas externa e interna (10, 11) de la VI y de la VD (14, 15) de un ejemplar adulto, capturado vivo en el cuadrante E-21 (ver Macsoṭay & Campos 2001) entre 16-22 metros de profundidad. Nótese la superficie de adhesión a un objeto cilíndrico (10). *Saccostrea caraboboensis* (12-13, 17). Aspecto interno de dos VI (12, 13) donde se observa el umbo fuertemente opisotogrado, muy distinto a las demás especies del género. El aspecto externo (17) de la misma VI del No. 12, donde se destaca el carácter pleurotético: 2/3 partes están adheridas a un fragmento de bivalvo, mientras que el 1/3 restante presenta acostillado radial. Fueron recolectadas en el Miembro Barrigón de la Formación Cumaná, edad Calabriense, Pleistoceno Temprano.

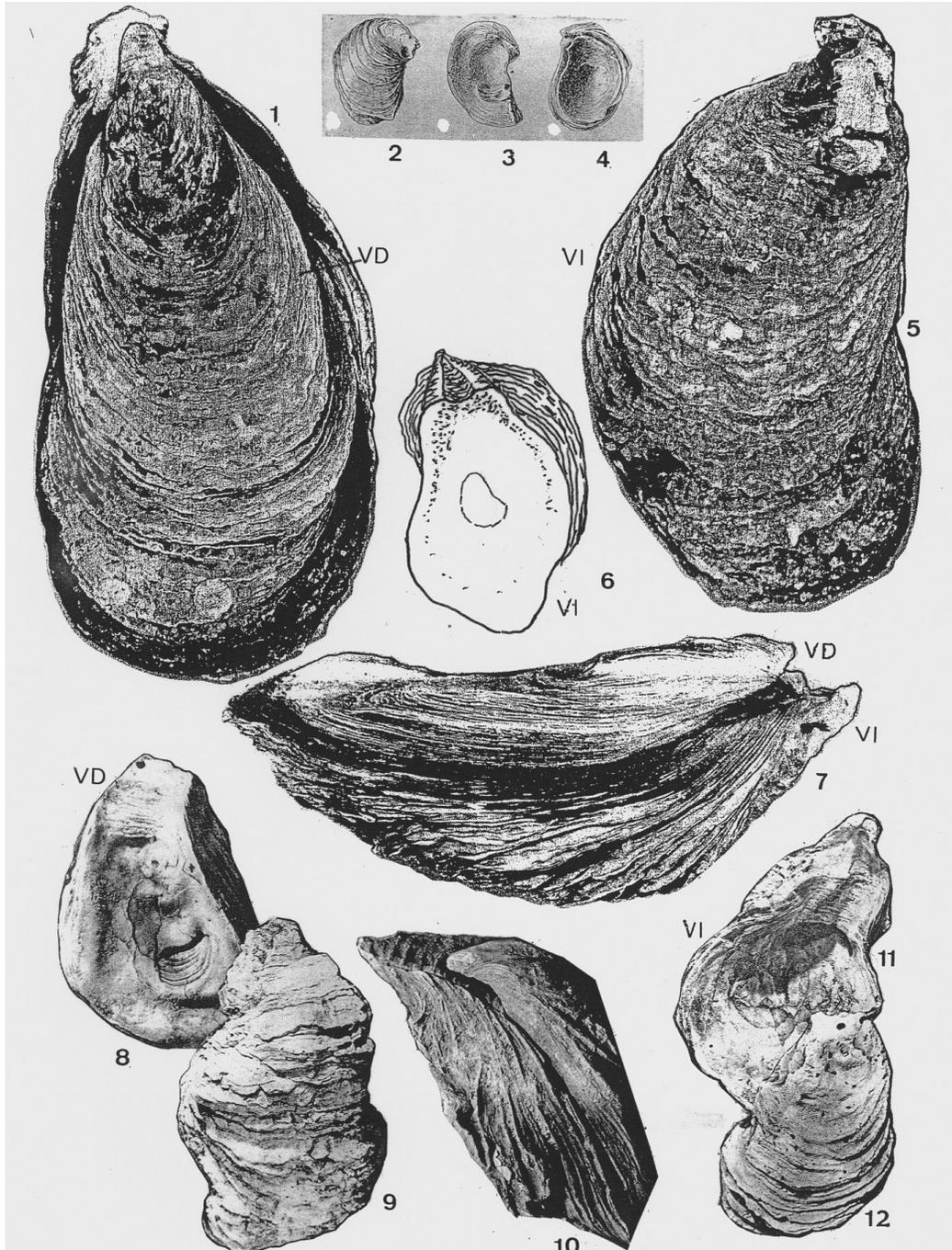


Figura 13. *Crassostrea paraibanensis* (1-12). Aspectos de ambas valvas articuladas, donde se observa la escultura lamelar concéntrica. La VD es menor que la VI (5) donde el área de fijación en el área umbonal es pequeña. Vista lateral (7) observable en posición de vida, especializado para vivir sobre fondos lodosos. Nótese el umbo saliente, apuntado y a menudo curvo. Reproducción del holotipo (Singarajah 1980: fig. 2), el cual mide 206 mm (alto) x 96 mm (ancho), mientras el diámetro de ambas valvas articuladas es de 72 mm. Fue hallado a 2.8 metros de profundidad en el estuario de Salinas, Paraiba, Brasil oriental. (2-4) reproducción de conchas juveniles, recolectadas en sedimentos de edad Pleistoceno Temprano de Trinidad (tomados de Maury 1912: pl. 5, figs. 3-5). Fueron identificados como *Ostrea puelchana* Maury non d'Orbigny, 1842. (6) Copia simplificada del aspecto interno de una VI ilustrada, recolectada viva en el estuario de Livramento, Brasil. Mide 182 mm (alto) x 100 mm (ancho) y posee un grosor de 80 cm (Singarajah 1980: fig. 3). (8-9, 11-12) Aspectos interno y externo de una VD y una VI (8-9) de 90 mm (alto) x 60 mm (ancho); y de una VI y VD (11-12) de 105 mm (alto) x 65 mm (ancho), provenientes del campo Petrolero Vessigny, cerca de Pitch Lake, Trinidad. Formación Morne L'Enfer, edad Pliocena. (10) Aspecto lateral de un ejemplar articulado de 180 mm de alto, muestreado en la capa de *Crassostrea paraibanensis* de la figura 15. Nótese el grosor sostenido por ambas valvas y la prominencia de los umbos donde resalta la VI.

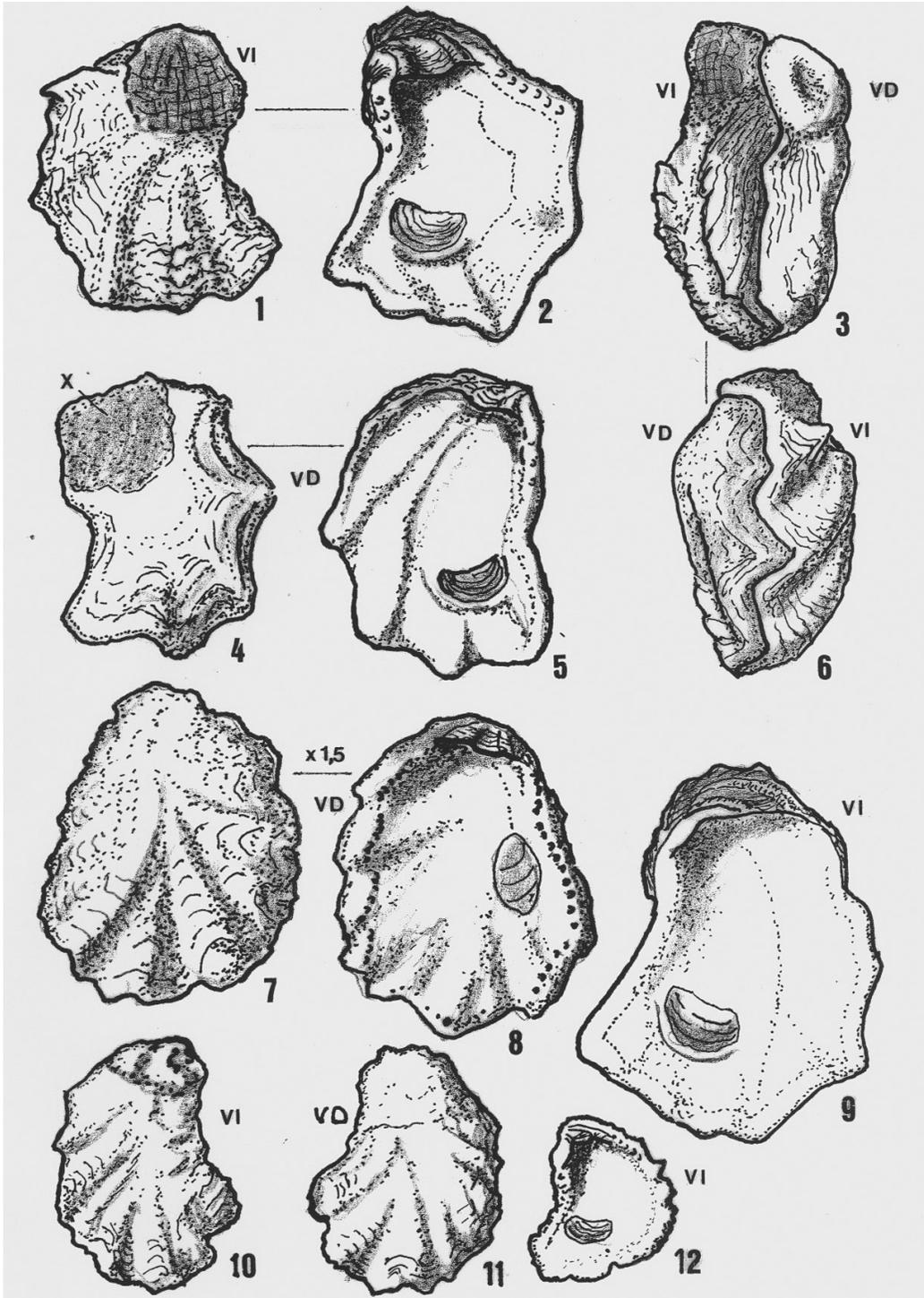


Figura 14. *Saccostrea palmula*. Vista externa (1) e interna (2) de las VI y VD correspondientes (4, 5). Las mismas valvas articuladas vistas desde atrás (3) y desde adelante (6) para mostrar la asimetría bilateral y el carácter de las aplicaciones comisurales. Note la expresión xenomórfica (x) en la VD de la superficie de adhesión de la VI. Bahía de La Cañonera, estado Zulia. Capturado vivo. *Saccostrea guppyi* (7-8). Reproducción de las figuras originales de Woodring (1925, pl. 7, figs. 1, 2) en la que se muestra la vista externa e interna de la VD. Formación Bowden, Pleistoceno Tardío (Piacenziense), Jamaica. *Saccostrea gibsonsmithi* (9). Vista interna de la VI del holotipo de la especie, viva en la plataforma externa de Margarita. *Saccostrea palmula* (10-12) descrita originalmente con el nombre de *Ostrea democraciana chiriguarana* por H. Hodson (1927) de las formaciones Socorro y Urumaco, Mioceno Medio a Tardío, en facies marina de aguas someras, turbias, con abundante materia orgánica y de influencia salobre. El stock de *Saccostrea palmula* se inició en la cuenca de Falcón, (Venezuela) para luego migrar a la costa Pacífica de América Central.



Figura 15. Banco de *Crassostrea paraibanensis* en la parte superior de la Formación Aramina del Grupo Cubagua, de edad Plioceno Tardío. El afloramiento se halla a 1,5 km al Oeste-Suroeste del cementerio de la población de Manicuaire, Península de Araya, estado Sucre. El banco consiste en areniscas calcáreas y asperón de cuarzo, en el cual se hallan ejemplares articulados adultos del bivalvo. Parte del banco se halla en posición de vida (recostados con su VI sobre el sedimento) y parte de las valvas desarticuladas, sugiriendo una depredación regular. Foto: Manuel Gil.

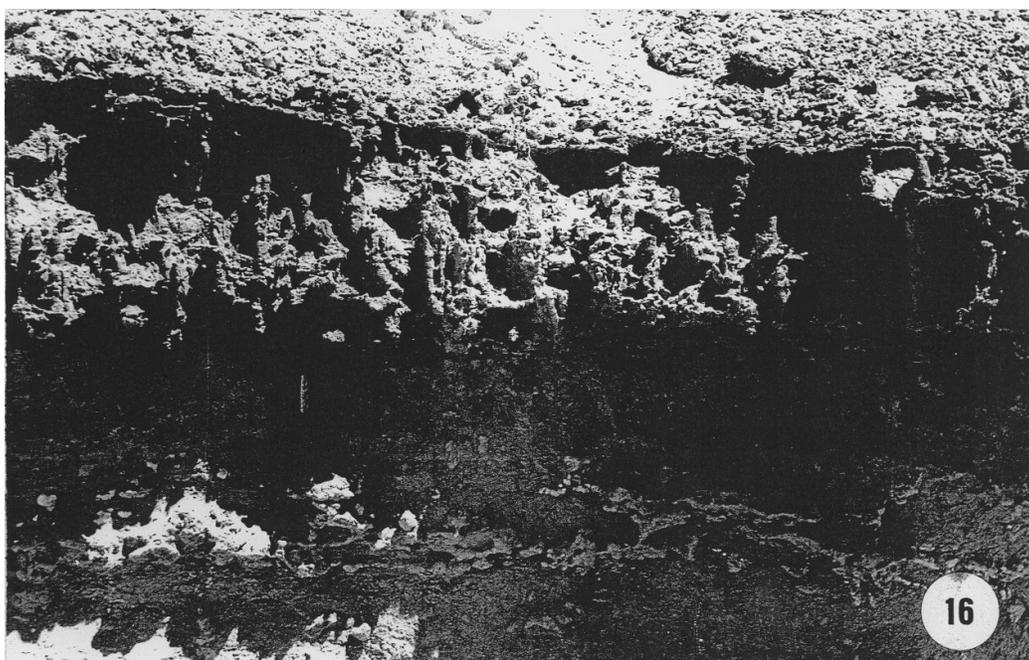


Figura 16. Horizonte de rizolitos de manglar fósil en la parte superior de la formación Aramina-. Este paquete de areniscas ferruginosas suprayace el horizonte de la figura 15, con el banco de *Crassostrea paraibanensis*. Representa la fosilización de los rizomas de mangles en posición de vida. El tope del horizonte de rizolitos de manglar, lo marca una capa centrimétrica de ferrolita, una arenisca firmemente cementada con Fe_2O_3 . Este nivel marca la emersión del manglar y se halla cubierta por una arenisca calcárea conteniendo gasterópodos de un paleoambiente de bosque húmedo. En la parte inferior de la foto se observan nódulos dolomitizados de galerías de *Thalassinoides*, icnofósil, originado por actividad de crustáceos.

Karl Peter Trebbau Millowitsh, educador ambiental y creador de zoológicos. Una breve biografía y bibliografía comentada

Gilson A. Rivas¹ & Jorge M. González²

¹*Museo de Biología, Facultad Experimental de Ciencias, Universidad del Zulia, apartado postal 526, Maracaibo 4011, estado Zulia, Venezuela. anolis30@hotmail.com*

²*Austin Achieve Public Schools, Austin (Research Associate, McGuire Center for Lepidoptera and Biodiversity), USA. gonzalez.jorge.m@gmail.com*

(Recibido: 17-05-2018 / Aceptado: 05-03-2019)

Karl Peter Trebbau Millowitsh, mejor conocido en Venezuela como el Dr. Pedro Trebbau, es un médico veterinario, zoólogo, naturalista y ambientalista venezolano de origen alemán. Nació en Colonia, Alemania, el 20 de mayo de 1929, dentro de una familia involucrada con las artes escénicas (Rodríguez 2015). Desde niño mantiene animales en la casa familiar, seguro debido a su curiosidad natural, pero también derivado de las historias familiares;

uno de sus bisabuelos había creado un zoológico (Anónimo 2018) (Fig. 1). Una vez culminado su bachillerato, cursó estudios de Zoología en Frankfurt y Freiburg, para luego estudiar Medicina Veterinaria en Giesen (Trebbau & Pritchard 2016). En 1953 decidió ir a Venezuela con la intención de estudiar en la escuela de veterinaria de la Universidad Central de Venezuela por uno o dos semestres, aprender sobre la fauna suramericana y conocer la Es-



Figura 1. Desde temprana edad Pedro Trebbau mostró interés por los animales. En 1936, posando de manera muy natural y seguro de sí mismo con dos cachorros de león en el zoológico de Berlín. Foto: Archivo Pedro Trebbau.

tación Biológica de Rancho Grande, la cual se encontraba en pleno funcionamiento y con gran actividad desde su fundación en 1950 por otro naturalista nativo de Colonia (Trebba 1998, González 2010, Trebba & Pritchard 2016, Anónimo 2018). Se quedaría a vivir definitivamente en el país.

Su pasión por los animales fue inmediatamente reconocida por sus profesores y compañeros de estudios. En su habitación, en las residencias estudiantiles, mantenía terrarios con varias serpientes, incluyendo algunas venenosas, causando preocupación en su compañero de habitación y otros estudiantes (J. J. Castillo, *com. pers.*). En 1956, cursando aún sus últimas materias, y gracias a sus conocimientos en mastozoología y herpetología, es invitado para representar a la Facultad de Medicina Veterinaria en la expedición interdisciplinaria realizada por la Universidad Central de Venezuela (UCV) al Auyantepui, en la Guayana venezolana (Lindorf 2006).

En 1957 adquiere la nacionalidad venezolana, viaja a Estados Unidos para realizar una pasantía en el Zoológico de San Diego, California, y a fines de ese año regresa a Alemania para culminar su carrera en la Universidad de Giesen (Anónimo 2018). En 1958 regresa a Venezuela y obtiene el título de médico veterinario en la UCV.

Apenas se gradúa, le ofrecen la dirección del Parque Zoológico El Pinar, en Caracas. Allí intenta modernizar al pequeño zoológico, planteando a las autoridades gubernamentales la necesidad de construir y establecer un zoológico moderno, que pudiera convertirse en emblema no sólo de la ciudad de Caracas, sino del país. Consigue los terrenos y concibe el Zoológico de Caricuao, decretado por el gobierno venezolano en 1974, convirtiéndose en su primer director.

Su espíritu de educador lo lleva a promover la necesaria modernización de los zoológicos del país estimulando educación, investigación y conservación (Trebba 1983, Trebba *et al.* 1994). En cuanto al aspecto educativo, durante las décadas de 1960 y 1970 se hizo célebre divulgando aspectos diversos de nuestra fauna, gracias a sus emblemáticos programas televisivos sobre conservación y conocimiento de la fauna venezolana (Zoológico Infantil, La Fauna y Campamento de la Selva) (Fig. 2).

Siempre estuvo activo e involucrado en diversas tareas, que siempre convergían en el mundo de los zoológicos. Fue presidente de la Asociación Cultural Humboldt y la Fundación Nacional de Parques Zoológicos y Acuarios (FUNPZA). Ha sido miembro de diversas organizaciones interesadas en la protección y la investigación de animales silvestres tanto en su ambiente natural como en cautiverio, tales como el Consejo Nacional de la Fauna Silvestre (CONAFASI), representando al Instituto Nacional de

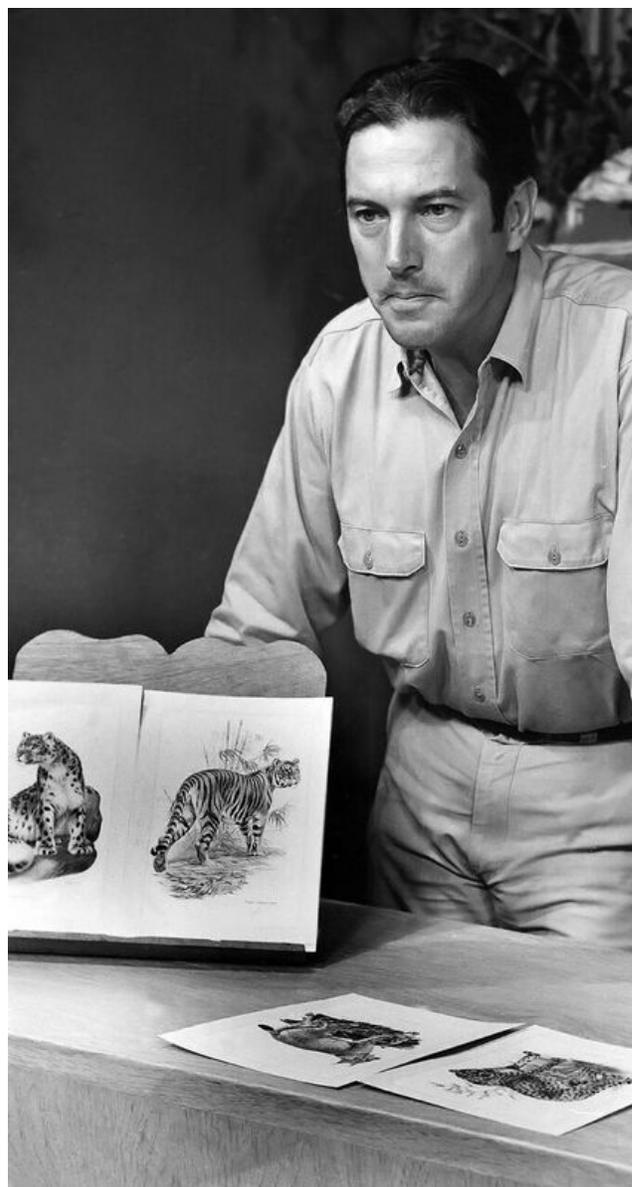


Figura 2. Pedro Trebba muestra unas láminas de felinos durante la grabación de su programa educativo La Fauna, transmitido por Televisora Nacional-Canal 5, Venezuela. Foto: Archivo Pedro Trebba.

Parques (INPARQUES). Fue asesor *Ad honorem* de esta última institución por muchos años. Ha sido miembro de organizaciones tales como la Fundación Científica Los Roques, Audubon de Venezuela y Fundatrópicos, entre otras (Rodríguez 2015). Más importante aún, Trebba impulsó la formación de jóvenes de toda Venezuela, promoviendo su entrenamiento en diversas áreas del conocimiento en varias partes del mundo donde es reconocido y respetado.

La larga experiencia y amplitud de conocimientos del Dr. Pedro Trebbau en el manejo de diversos grupos animales se ven reflejadas en sus escritos, los cuales se encuentran notablemente dispersos en diversas fuentes impresas en un lapso de seis décadas. Nuestra intención ha sido recopilar en este artículo una lista de sus publicaciones más conocidas. Luego de la referencia a cada uno de sus trabajos se agregan comentarios y observaciones. Esta bibliografía está ordenada alfabética y cronológicamente. Se incluyen artículos publicados en revistas científicas y divulgativas, así como libros, folletos y otros (prólogos, presentaciones, revisiones). Creemos que este listado no es de ninguna manera exhaustiva. Sabemos que eventualmente se localizarán otros títulos que probablemente han escapado a nuestra atención.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. Pedro Trebbau por su apoyo incondicional, sus enseñanzas y constantes palabras de estímulo. Gracias a Hiram Moreno, Vivian Páez y Ángel L. Vilorio por la revisión y comentarios a la versión original de esta nota.

REFERENCIAS

- Anónimo. 2018. Pedro Trebbau, pedrotrebbau.com/index.html. Revisado: 17 de marzo, 2018.
- González, J. M. 2010. Ernst Schäfer (1910-1992) - from the mountains of Tibet to the Northern Cordillera of Venezuela. A biographical sketch. *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia* 159: 83–96.
- Lindorf, H. 2006. La expedición universitaria a la meseta Auyán-Tepui, abril 1956. *Acta Botánica Venezuelica* 29: 177–188.
- Rodríguez, A. 2015. *Las rutas venezolanas de Pedro Trebbau*. Caracas: Familia Trebbau López, 183 pp.
- Trebbau, P. 1983. Los Parques Zoológicos. Pp.: 378–381. En: R. Gondelles A. (ed.). *El libro venezolano del ambiente*. Tomo II. La defensa del hábitat. Caracas: Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales (SVCN).
- Trebbau, P. 1998. 50 años Conservación de la fauna y flora venezolana. Pp.: 343–353. En: K. Krispin (ed.). *Asociación Cultural Humboldt. 50 años de irradiación cultural*. Caracas: Asociación Cultural Humboldt.
- Trebbau, P., M. Díaz & E. Mujica. 1994. The potential for captive breeding program in Venezuela: efforts between zoos, government, and non-governmental organizations. Pp. 486–494. En: Mace, G. M., P. Olney & A. T. C. Feistner (eds.). *Creative conservation: interactive management of wild and captive animals*. London and New York: Chapman and Hall.
- Trebbau, P & P.C.H. Pritchard. 2016. *Venezuela y sus tortugas*. Caracas: Oscar Todtmann Editores, 184 pp.

BIBLIOGRAFÍA COMENTADA

Boher Bentti, S. & P. Trebbau. 1992. El papel de los parques zoológicos modernos en la conservación de los yaguares en Venezuela. Pp. 301–305. En: *Felinos de Venezuela: biología, ecología y conservación*. Memorias del Simposio organizado por FUDECI del 1 al 4 de septiembre de 1991. Caracas: FUDECI.

Los zoológicos modernos han pasado de ser simples almacenes de animales, con jaulas y barrotes, a convertirse en lugares con recintos que se aproximan mejor a los ambientes naturales de los animales. Al emerger la ecología como un tópico de interés público muchos zoológicos comenzaron a establecer, como actividad principal, programas de conservación. Esta idea, común en zoológicos de todo el mundo también se presenta en este trabajo, especialmente en el caso de los felinos, y muy especialmente para el yaguar. Se plantea la necesidad de que los zoológicos modernos se comprometan con un programa de conservación y lo hagan prioridad con el objeto de preservar esta especie amenazada.

Bree, P. J. H. van & P. Trebbau. 1974. Sobre algunas anomalías del esqueleto de la tonina de agua dulce, *Inia geoffrensis* Blainville 1817. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela* 33: 3–9.

Notas acerca de algunos elementos del esqueleto de las toninas los cuales participan en la articulación del hombro.

Cañizales, I., S. Boher Bentti & P. Trebbau M. 2019. *Oso hormiguero*. Madrid: La Fauna, 24 pp.

Este libro de corte divulgativo forma parte de una colección y es uno de la primera entrega de tres títulos (los otros son *Águila arpía* y *Cocodrilo americano*). Esta colección dirigida a un público juvenil, puede ser de interés a personas de cualquier edad; como se anuncia en la contraportada de la serie “Este libro es una invitación para que te adentres en el fascinante mundo de los animales, sin importar tu edad”. Los libros fueron bellamente ilustrados por Leonardo Rodríguez. En ellos se habla de las características, dieta, costumbres, reproducción, origen, amenazas y esfuerzos para la conservación de la especie. La edición se basó en una idea original de Pedro Trebbau, la investigación documental fue llevada a cabo por Israel Cañizales y Salvador Boher, mientras que la adaptación de textos estuvo a cargo de Eduardo Sánchez Rugeles.

Cañizales, I. & P. Trebbau M. 2019. *Águila arpía*. Madrid: La Fauna, 24 pp.

Sigue el mismo estilo al de *Oso Hormiguero*, pero la investigación documental fue llevada a cabo por Israel Cañizales.

Cañizales, I. & P. Trebbau M. 2019. *Cocodrilo americano*. Madrid: La Fauna, 24 pp.

Sigue el mismo estilo al de *Oso Hormiguero*, pero la investigación documental fue llevada a cabo por Israel Cañizales.

Mondolfi, E. & P. Trebbau. 1978. Distribution and status of the giant otter (*Pteronura brasiliensis*) in Venezuela. Pp.: 34–42. En: N. Duplaix (ed.). *Otters: Proceedings of the First Working Meeting of the Otter Specialist Group*, Paramaribo, Suriname, 1977. Morges, Switzerland.

Comentarios sobre la distribución y el estado de conservación de la nutria gigante. Se expresa la preocupación sobre la cacería ilegal de esta especie para negociar sus pieles, lo cual se hace principalmente a través de la frontera con Colombia.

Mondolfi, E. & P. Trebbau. 1997. Distribution and status of the giant otter (*Pteronura brasiliensis*) in Venezuela. Second report, Nov. 1997, unpublished; 6 pp.

Informe original presentado al grupo de especialistas en nutrias sobre la distribución, cacería ilegal y estado de conservación de la nutria gigante en Venezuela. En este trabajo se actualiza la información presentada al grupo de especialistas en años anteriores.

Pauler, I. & P. Trebbau. 1995. Erstnachweis von *Podocnemis lewyana* Duméril, 1852 (Testudines) in Venezuela. *Salamandra* 31:181–186.

Podocnemis lewyana es una especie endémica del nores-te colombiano. Los límites de su distribución incluyen al Mar Caribe en el norte, el departamento de Tolima hacia el sur y el departamento de Sucre al oeste. Su rango de distribución es ampliado hacia el este, específicamente hasta el río Tarra en Venezuela, basado en el hallazgo de un individuo perteneciente a esta especie, producto del traslado local por parte de colonos colombianos.

Pritchard, P. & P. Trebbau. 1984. *The turtles of Venezuela*. Contribution to Herpetology 2. [USA]: Society for the Study of Amphibians and Reptiles, viii + 403 pp.

Con alrededor del 10% de las especies de tortugas conocidas, así como la presencia de especies representativas de las 12 familias conocidas a nivel mundial, Venezuela es presentada como un país de excelencia para elaborar esta revisión comprensiva sobre quelonios. Distribución, biología, ecología, comportamiento reproductivo, taxonomía, se presentan aquí para todas las especies de tortugas conocidas del país. Este es un trabajo excepcional que representó en su momento una notable contribución al en-

tendimiento de la herpetología suramericana. Este libro se ha convertido en trabajo de referencia habitual acerca de estos reptiles no sólo en Venezuela, sino también en Suramérica, ya que muchas de las especies mencionadas también se encuentran en países vecinos. Es un “clásico” de la literatura herpetológica por su valor científico y artístico, siendo además uno de los más citados y reconocidos trabajos publicados por Trebbau.

Rivas, G. A., T. R. Barros, F. B. Molina, P. Trebbau & P. C. H. Pritchard. 2015. The presence of *Mesoclemmys raniceps* and *M. nasuta* in Venezuela and comments on the type locality of *Hydraspis maculata* (Chelidae). *Chelonian Conservation and Biology* 14:104–107.

Entre las tortugas de agua dulce de Venezuela, dos de las especies más enigmáticas por su rareza e información engañosa sobre su distribución son *Mesoclemmys raniceps* y *Mesoclemmys nasuta*. En la literatura, sólo tres registros pertenecientes a estas dos especies parecieran confirmar su presencia en Venezuela. Sin embargo, un estudio detallado de la evidencia demuestra que el tipo de *Hydraspis maculata* (sinónimo de *M. raniceps*), no fue recolectado específicamente en Venezuela y los otros dos presuntos registros son realmente de una hembra adulta de *M. zuliae* y un juvenil de *M. heliostemma*. Se concluye en este trabajo que no existe evidencia concreta que indique que las especies *M. nasuta* y *M. raniceps* estén presentes en Venezuela.

Roze, J. A. & C. (sic) P. Trebbau M. 1958. Un nuevo género de corales venenosas (*Leptomicrurus*) para Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 9: 128–130.

Durante una expedición a la región de la Guayana venezolana, el Dr. Pedro Trebbau recolectó un ejemplar de *Leptomicrurus collaris*, siendo esta la primera mención de una serpiente del género *Leptomicrurus* para el país. En este trabajo se describe el ejemplar, incluyendo su hemipene y se hace un recuento sobre la historia nomenclatural de la especie.

Trebbau, P. 1968. El oso palmero. *Uyapar* (Ciudad Guayana) 35:6–7.

Dentro del superorden Xenarthra (orden Pilosa), el oso palmero es la especie viviente de mayor tamaño. Aprovecha el autor este artículo, para hacer una breve descripción de su clasificación y añade que quizás el uso del nombre común de oso puede deberse a que los individuos de esta especie, al sentirse amenazados, se paran sobre sus patas traseras y abren los brazos como lo hacen los verdaderos osos. También hace alusión a sus características, costumbres, alimentación, reproducción, hábitat, así como las experiencias con esta especie en cautiverio.

Trebbau, P. 1969. La chenchena o guacharaca de agua. *Uyapar* (Ciudad Guayana) 44:4–5.

Artículo ameno dirigido a un público amplio. Describe las características de esta peculiar ave asociada a la vegetación de caños y ríos, sus hábitos, alimentación y experiencias con la especie en cautiverio. Al igual que otros artículos publicados por el autor en la revista *Uyapar*, se trata de una nota de corte divulgativo sin descuidar la calidad científica.

Trebbau, P. 1969. El oso de anteojos. *Uyapar* (Ciudad Guayana) 45:4–5.

También conocido como Oso Frontino, Oso Andino, esta es la única especie de plantigrado que habita en América Latina. El autor nos presenta detalles sobre la distribución de esta especie en la región aledaña a la frontera colombo-venezolana. Incluye información general sobre sus hábitos, comportamiento y tipo de alimentos que prefiere. Presenta detalles sobre su pelambre y coloración distintiva. Comenta sobre como este oso huye de la presencia del hombre, y como éste afecta a su conservación. Igualmente menciona la rareza de esta especie en zoológicos del mundo.

Trebbau, P. 1969. La tortuga arrau. *Uyapar* (Ciudad Guayana) 46:14–15.

Especie emblemática de la conservación biológica en Venezuela. Artículo escrito en estilo muy divulgativo, sin embargo, no deja a un lado el rigor científico. Inicia haciendo alusión al tamaño de la especie, que es una de las mayores tortugas vivientes de agua dulce, su alimentación, ciclo reproductivo, amenazas naturales y antrópicas, importancia económica, protección legal y legislación asociada, así como la importación de conservar el recurso fauna. Al igual que otros trabajos del autor publicados en la revista *Uyapar*, va acompañado de dibujos a blanco y negro, posiblemente elaborados por el propio Trebbau.

Trebbau, P. 1970. Importancia de los parques zoológicos en la conservación de la fauna. *Defensa de la Naturaleza* (Caracas) 1: 17–19.

Los zoológicos cumplen un papel relevante en la conservación de la biodiversidad. En estas instituciones se debe realizar labores de investigación, así como programas de cría de animales en cautiverio con el objeto de repoblar o mantener ejemplares de origen silvestre. Estos últimos le permiten al público conocer animales de tierras lejanas. Esto convierte a los zoológicos en aliados para la conservación. Este trabajo sería la base de una ponencia que el Dr. Trebbau dictaría en el Simposio Internacional sobre Fauna

Silvestre y Pesca Fluvial y Lacustre Amazónica organizado por el Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA (IICA – Trópicos) y el Ministerio de Agricultura de Brasil, en 1973.

Trebbau, P. 1971. Importancia de los parques zoológicos para la conservación de la fauna silvestre. *Natura* (Caracas) 44–45: 24–28.

Versión del trabajo anterior, adaptado para la revista *Natura*, de corte más popular y de amplia difusión en Venezuela. Bajo el mismo título, Trebbau tuvo una ponencia al Foro sobre Protección y Fomento de la Fauna Silvestre, realizado en Caracas, bajos los auspicios de la Asociación para la Protección de la Naturaleza, entre los días 16 y 18 de julio de 1970.

Trebbau, P. 1971. A note on a fostered common opossum *Didelphis marsupialis*. *International Zoo Yearbook* 11(1): 50.

Una nota muy interesante en la cual Trebbau menciona que mientras fungía como director del Jardín Zoológico El Pinar, alguien le llevó una hembra muerta de rabipelado (*Didelphis marsupialis*) que aún tenía cuatro pequeños en su bolsa, pero separados ya de los pezones. Estos le fueron introducidos al bolso de otra rabipelada que tenían en el zoológico. Esta hembra tenía ocho crías bien desarrolladas, sin embargo, tres de los huérfanos lograron pegarse a sus pezones y desarrollarse perfectamente.

Trebbau, P. 1972. Notes on the Brazilian Giant Otter (*Pteronura brasiliensis*) in captivity. *Der Zoologischer Garten* 41: 152–156.

Este trabajo comienza explicando que aunque la nutria gigante o perro de agua era común en los llanos venezolanos y está legalmente protegida para el país, ha sido difícil controlar la caza para aprovechar su piel por parte de cazadores furtivos, quienes la comercian en Colombia ilegalmente. Continúa el trabajo con detalles acerca de su distribución suramericana, descripción de la especie y su diferenciación de las nutrias pequeñas del género *Lutra*. Se presentan observaciones sobre el comportamiento y la reproducción en cautiverio en Venezuela. Se incluyen detalles acerca de las dietas suministradas a jóvenes y adultos. También se comenta sobre riesgos a su salud, y se aportan recomendaciones para intentar establecer un programa de reproducción en cautiverio, en vista de ser un animal amenazado. El trabajo incluye cuatro fotografías: la primera ilustra la exhibición de nutrias en el Parque del Este (Caracas); la segunda, presenta como los animales al salir del agua se revuelcan en el suelo para secarse; la tercera muestra a una hembra y comenta como diferenciarla del

macho. La última fotografía muestra a un macho cuya cola fue mutilada en la zona terminal, luego de una pelea con otro macho.

Trebbau, P. 1975. Measurements and some observations on the freshwater dolphin *Inia geoffrensis*, in the Apure River, Venezuela. *Der Zoologische Garten* 45: 153–167.

Se presentan medidas morfométricas de ejemplares de la tonina de agua dulce recolectados en el río Apure. Igualmente se presentan observaciones diversas sobre toninas de esta región. Se incluyen comparaciones con ejemplares de otras regiones del país.

Trebbau, P. 1976. Los pequeños felinos de Venezuela. *Natura* (Caracas) 59: 18–20.

Por lo general muchas personas usan los nombres de tigrillo, tigrillo, manigordo o cunaguaro, para referirse a pequeños felinos manchados, pero muchos desconocen que estos nombres son usados para referirse a tres especies. Otras personas quizás han oído hablar de la onza o gato montés, pero poco conocen sobre sus hábitos e incluso del puma, considerado en ocasiones a pesar de su tamaño, entre las especies de pequeños felinos. Este artículo, con mucha modestia, ofrece al público no especializado una breve descripción de cada una de estas especies, con información sobre gestación, tamaño, distribución geográfica, papel que desempeñan en la naturaleza, entre otros aspectos.

Trebbau, P. 1977. El Parque Caricuao. *Natura* (Caracas) 62: 22–25.

Se presentan los detalles que llevaron a la construcción del Parque Zoológico Caricuao en los terrenos de la antigua hacienda colonial cafetalera Santa Cruz y asiento original de la tribu indígena a la que pertenecía el cacique Caricuao. Aunque el parque fue decretado en 1974, fue en 1977 cuando fue abierto al público. Se describen los diversos ambientes y la vegetación, la cual fue plantada de manera que el visitante pudiera apreciar las diferencias entre un bosque deciduo y un bosque de galería, y distinguir estos de la sabana. En el artículo se comentan, además, los propósitos educativos, de conservación y de investigación del parque. El Dr. Trebbau sería, además del creador conceptual del zoológico, su primer director.

Trebbau, P. 1977. *Parques zoológicos. Cuadernos Lagoven*. Caracas: Departamento de Relaciones Públicas de Lagoven, 23 pp. + [i].

El segundo número de la serie de Cuadernos Lagoven dedicados a los recursos naturales (el primero sería *El arrecife coralino* de Freddy Losada, 1976), en él se presenta una

síntesis de la historia, evolución y estructura de los zoológicos, así como la importante función que deben cumplir estos centros y el personal que debe laborar dentro de ellos.

Trebbau, P. 1977. Presentación. En: Dessau, Ralph. *Los Tucucitos de Caracas*. Caracas: Consejo Municipal del Distrito Federal / Litografía Tecnocolor, 159 pp.

Una metrópolis como Caracas con un rápido proceso de crecimiento urbano, con cada vez menos áreas verdes en su interior, pero con la prodigiosa ubicación entre montañas tanto al norte como al sur, ha hecho posible que puedan ser observadas aun, una variedad de especies de tucucitos (Aves: Trochilidae), llamadas muchas veces joyas voladoras, por los amantes de estas aves. Aquí, el Dr. Trebbau llama la atención sobre la utilidad de este libro, escrito por su amigo, el ingeniero Ralph Dessau, para sensibilizar a los habitantes de la ciudad de Caracas en cuanto la conservación de la naturaleza. Ilustrado con hermosas fotos, que muestran en detalle a estas especies, escasamente vistas de esta manera por la gran mayoría de las personas. Trebbau finaliza el prólogo con estas palabras “No podemos pretender proteger algo que no conocemos”.

Trebbau, P. 1978. Some observations on the mating behavior of the Brazilian Giant Otter (*Pteronura brasiliensis*). *Der Zoologische Garten* 48: 187–188.

Describe detalles sobre el cortejo y cópula de una pareja de nutrias en el Parque del Este, Caracas. Comenta sobre la gestación. Termina la nota sobre la necesidad de establecer grupos para reproducción de la especie en cautiverio. El trabajo incluye un dibujo, basado en una fotografía de una pareja copulando.

Trebbau, P. 1978. La tonina o *inia* de agua dulce. *Natura* (Caracas) 65: 26–28.

Esta especie se encuentra distribuida en la cuenca del río Orinoco y en todos sus tributarios; es el cetáceo de agua dulce más grande del mundo. Su coloración es variable, desde diversas tonalidades de gris hasta rosado. Las toninas de agua dulce tienen cuerpo hidrodinámico y flexible, con un rostrum alargado y provisto de numerosos dientes y vibrisas sensoriales. Sus ojos están adaptados a aguas turbias. Melón cefálico pronunciado. Producen ondas que le permiten explorar su ambiente. Es una especie amenazada y por lo tanto se debe establecer medidas para su protección.

Trebbau, P. 1979. Presentación. En: Weidmann, Karl. *Fauna de Venezuela*. Caracas: Oscar Todtmann Editores, 160 pp.

Luego de la publicación de *Fauna de descriptiva de Venezuela* (1942) de Eduardo Röhl, obra más técnica para

su época, *Fauna de Venezuela* de Weidmann da una visión menos académica de la fauna del país. Esa fauna que apenas podíamos observar en los zoológicos o en libros de otros países, se muestra aquí en imágenes captadas en ambientes naturales venezolanos. Pedro Trebbau, como pionero en la comunicación de la conservación ambiental en Venezuela y del recurso fauna en particular, llama la atención en su presentación acerca de cómo Karl apenas, *con su pequeño y frágil kayak, una tienda de campaña y, por supuesto, un equipo de filmación*, logra penetrar en lo más íntimo de la vida silvestre venezolana y deleitarnos con esas maravillosas fotos. Pedro aprovecha para señalar que a diferencia de otros países aún tenemos muchas áreas prístinas que debemos preservar de la expansión humana, que aún si esta expansión puede traer progreso, este debe hacerse de manera armoniosa con la naturaleza. Finalmente deja claro que, si bien los zoológicos nunca podrán reemplazar a la naturaleza, estos pueden ser centros de educación e investigación, además de su función como sitios de recreación y disfrute, donde especies bien mantenidas en recintos modernos pueden sensibilizar a personas que no han tenido la fortuna de ver especies silvestres en su hábitat natural.

Trebbau, P. 1980. Some observation on the Capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*). *Der Zoologische Garten* 50: 40–44.

En este trabajo se presentan las diversas subespecies conocidas de chigüires o capibaras, así como las existentes en Venezuela. Se comenta acerca de los usos de estos animales en este país, sobre el programa de conservación y manejo racional de este mamífero, preparado por el biólogo Juhani Ojasti, y cómo el mismo está siendo implementado con gran éxito. Se incluyen comentarios diversos sobre biología, alimentación, enemigos naturales, parásitos más comunes y procreación de esta especie. También se aportan nociones sobre cómo manejar esta especie en cautiverio. El trabajo incluye tres fotografías mostrando manadas de chigüires, tanto en tierra como en agua.

Trebbau, P. 1980. [Colaboración]. *En*: Welch, Claude A. 1980. *Ciencias biológicas; de las moléculas al hombre*. México: Compañía Editorial Continental, 999 pp. + [i].

Esta edición de un libro de biología general muy difundido fue originalmente publicada en México y distribuida en varios países latinoamericanos. Contó con la asesoría de varios especialistas provenientes de diversos países, ya que la idea original de los editores era que pudiera adaptarse a los programas de estudio de la biología de la región latinoamericana. Entre estos asesores, los autores contaron con el Dr. Trebbau.

Trebbau, P. 1983. Los parques zoológicos. Pp.: 378–381. *En*: R. Gondellés A. (ed.). *El libro venezolano del ambiente. Tomo II. La defensa del hábitat*. Caracas: Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales (SVCN).

Este artículo cuenta con una breve introducción histórica sobre el origen de los zoológicos y como estos recintos, junto a los acuarios, dejaron de ser centros de exhibición para convertirse en centros de investigación y educación, sin abandonar su función recreativa y de esparcimiento. Finaliza el artículo con información sobre los zoológicos en Venezuela, mencionando los existentes hasta el momento, incluyendo los “Parques Safari”, los cuales deben también cumplir con los tres principios básicos por los cuales se rigen los zoológicos modernos.

Trebbau, P. [sin fecha]. *La fauna: nuestros llanos. Primero de la serie El Maravilloso Mundo de Pedro Trebbau. Álbum didáctico de 204 cromos*. Caracas, Agustín Lisbona, S.A. Ediciones Madrid.

Este álbum de “barajitas” o cromos, muy exitoso y popular en su momento, fue pensado como una manera de educar a los niños y jóvenes de una manera divertida. Su idea general era que los venezolanos conocieran los animales de nuestro país que son desconocidos por muchos. De allí se origina una frase que más de una vez utilizó: “Todo el mundo sabe que es una jirafa pero no un cuchí cuchí.” Todas las “barajitas” fueron elaboradas con material fotográfico del propio autor y K. Weidmann, H. Köpke y B. Busto, así como incluyen ilustraciones o dibujos de autor anónimo. En la portada del álbum se ve al Dr. Pedro Trebbau con tres niños, dos de ellos sus hijos. Tanto el álbum como las “barajitas” circularon por toda Venezuela por un período de unos dos años. El álbum no tiene fecha de aparición, pero se comenzó a vender a mediados de 1980.

Trebbau, P. 1991. El parque zoológico moderno. *Natura* (Caracas) 91: 36–41.

Con frecuencia, a los zoológicos no se le reconocen sus labores relacionadas con la conservación de diversidad biológica, investigación y recreación, debido, en gran parte, a que muchas de estas instituciones todavía suelen aparecer como espacios de almacenamientos de animales que únicamente buscan satisfacer la curiosidad de las personas. En este artículo se muestra la evolución de los parques zoológicos y las funciones que debería cumplir un zoológico moderno. Por último, se menciona brevemente el estado de los zoológicos en Venezuela y proponen medidas para transformar estos centros en lugares, no solo de esparcimiento, sino en espacios para la educación e investigación. Se propone la creación de una institución reguladora que coordi-

ne, regule y controle las labores de los parques zoológicos y acuarios del país. En este mismo año se creó la Fundación Nacional de Parques Zoológicos y Acuarios (FUNPZA), siendo Trebbau su fundador y primer director.

Trebbau, P. 1991. Notas sobre el crecimiento de la caramera en los cérvidos. Pp.: 139–140. En: FUDECI (ed.). *El venado en Venezuela: conservación, manejo, aspectos biológicos y legales*. Memoria del simposio. Caracas: Fudeci, Profauna y Fedecave. Jardín Botánico de Caracas.

En esta ponencia se expone la función que tienen las carameras de los cérvidos en su ciclo de vida, desde cómo se originan, la importancia en el ciclo reproductivo, hasta ser consideradas como uno de los trofeos más cotizados por cazadores deportivos.

Trebbau, P. 1998. 50 años Conservación de la fauna y flora venezolana. Pp.: 343–353. En: K. Krispin (ed.). *Asociación Cultural Humboldt. 50 años de irradiación cultural*. Caracas: Asociación Cultural Humboldt.

La fauna venezolana ha atraído a numerosos naturalistas e investigadores quienes han venido al país también con el interés de descubrir los diversos ecosistemas y las bellezas naturales del país. Trebbau presenta aquí una lista de personalidades alemanas o de habla alemana o hijos de alemanes, quienes han nacido, vivido o visitado Venezuela, y al mismo tiempo han dejado huella de su recorrido científico. El Primer y quizás más relevante fue el Baron Alexander von Humboldt, quien estimularía a otros a seguir sus pasos. Eduardo Röhl, uno de los más destacados conservacionistas e investigadores de comienzos del siglo XX. Se cita también al botánico y ecólogo de plantas Volkmar Vareschi. Entre otros mencionados destacan el fotógrafo de naturaleza Karl Weidmann, el especialista en manglares Federico Pannier, el botánico Otto Huber, Ekkerhard y Peter Vareschi, Federico Schwartzkopf. El zoólogo Ernst Schäfer, fundador de la Estación Biológica y Museo de Rancho Grande. Inga Steinworth de Goetz, exploradora del Amazonas venezolano. Frederic y Angelika de Fries, y Tomás Blohm, conservacionistas con gran interés en el llano venezolano. Stefan y Gertrud von Fedak, creadores del magnífico Parque de la Exótica Flora Tropical en San Felipe, Yaracuy. El Dr. Fernando Sandner Montilla, reconocido ofidiólogo. Klaus Müller, creador de programas de conservación de la biodiversidad en el oriente del país. Wilfred Merle, especialista en ecoturismo. Área en la que también encontramos a Norbert y Gabriele Maria Flaugert, creadores de un oasis de biodiversidad en los alrededores de Bejuma. Ernesto Boede y Rafael Hoogsteijn, médicos veterinarios ambos, dedicados a la conservación. Finalmente, el propio Pedro Trebbau, creador del Parque Zoológico Ca-

ricuao, presentador de un programa educativo sobre fauna venezolana, el cual inculcó a la población la necesidad de conservar sus recursos naturales. Este capítulo formó parte del libro editado por Karl Krispin para conmemorar los 50 años de la Asociación Cultural Humboldt.

Trebbau, P. 2001. Parque Zoológico Caricuao/Caricuao Zoological Park. Pp.: 968–971. En: C. E. Bell. (ed.). *Encyclopedia of the World's Zoos*. Vol. 2 (G-P). Chicago and London: Fitzroy Dearborn Publishers.

Se presenta una breve descripción del Parque Zoológico Caricuao, su ubicación y sus ambientes. Se listan los animales más representativos y la distribución de los ambientes del parque. Incluye una breve biografía del Dr. Trebbau.

Trebbau, P. 2008. Vorwort. En: Vinke, S., H. Vetter, T. Vinke & S. Vetter. 2008. *Südamerikanische Landschildkröten, Chelonoidis carbonaria, C. denticulata and C. chilensis*. Schildkrötenbibliothek 3. Frankfurt am Main: Edition Chimaira, 355 pp.

Este libro proporciona información detallada sobre las tortugas de patas rojas, de patas amarillas y del Chaco presentes en el continente americano. Presenta la taxonomía de las tres especies, así como detalles y condiciones para la cría en cautiverio de cada una de ellas. Se incluyen referencias sobre trabajos previos, la parasitología y la legislación protectora existente. El Dr. Trebbau, gracias a sus experiencias con tortugas y su manejo en zoológicos fue invitado a escribir la presentación del libro.

Trebbau, P. 2008. Preface. En: Vinke, S., H. Vetter, T. Vinke & S. Vetter. 2008. *South American tortoises, Chelonoidis carbonaria, C. denticulata and C. chilensis* (Chelonian Library 3). Frankfurt am Main: Edition Chimaira, 360 pp.

Esta es la versión en inglés del libro anterior.

Trebbau, P. & P. J. H. van Bree. 1974. Notes concerning the freshwater dolphin *Inia geoffrensis* (de Blainville, 1817) in Venezuela. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 39: 50–57.

Notas sobre las medidas morfométricas de material museístico de la tonina de agua dulce proveniente de varias regiones de Venezuela. Se incluyen detalles sobre su distribución en Venezuela, notablemente aumentada para el momento gracias a reportes personales y datos de colecciones. Presentan detalles bionómicos de la especie basados en observaciones de ejemplares en su medio natural y en cautiverio. Los autores hablan sobre la fenología de la especie; cómo los colores varían entre un gris azulado profundo hacia tonalidades más claras hasta tornar rosados, dependiendo de la edad del ejemplar. Osamentas conservadas en diversos museos fueron estudiadas, permitiéndolo-

les presentar una tabla detallada con las dimensiones de diversas secciones de cada una.

Trebbau, P. & I. Cañizales. 2001. *Fundación Nacional de Parques Zoológicos y Acuarios*. Pp.: 1498–1499. En: C. E. Bell (ed.). *Encyclopedia of the World's Zoos*. Vol. 3. Chicago and London: Fitzroy Dearborn Publishers.

La Fundación Nacional de Parques Zoológicos y Acuarios, FUNPZA, fue creada en 1991, adscrita al Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales, MARN, con el objetivo de asesorar y apoyar a los zoológicos y acuarios nacionales, así como el control de su desempeño técnico y profesional. Las actividades de FUNPZA involucran, entre otras, asesoría y apoyo técnico, seguimiento de la colección animal, desarrollo de talleres y cursos de entrenamiento, acompañamiento legal, elaboración y seguimiento de convenios de intercambio, todo para el mejor desarrollo de los zoológicos y acuarios como centros de conservación. Se promueve el desarrollo de programas de conservación *ex situ* e *in situ*, que involucren a los zoológicos y acuarios, estableciendo nexos con la Oficina Nacional de Diversidad Biológica del MARN. FUNPZA trabaja por el desarrollo de los zoológicos y acuarios venezolanos como centros de conservación y busca establecer relaciones estratégicas con instituciones nacionales e internacionales para alcanzar este objetivo.

Trebbau, P., M. Díaz & E. Mujica. 1994. *The potential for captive breeding programs in Venezuela: efforts between zoos, government, and non-governmental organizations*. Pp.: 486–494. En: Mace, G. M., P. Olney & A. T. C. Feistner (eds.). *Creative conservation: interactive management of wild and captive animals*. London and New York: Chapman and Hall.

Se presentan detalles para la realización de programas de reproducción de animales amenazados en zoológicos venezolanos con la intervención y apoyo de organizaciones gubernamentales y no-gubernamentales. Se incluyen detalles de la relevancia de la reproducción de animales en cautiverio con propósitos de reintroducción de individuos en zonas críticas en Venezuela. Se sugieren programas de reproducción y liberación para el caimán del Orinoco, el cóndor de los Andes, el oso frontino, tortugas marinas y aves Psitácidas, en ejecución en el país. Se menciona el progreso requerido para poder llevar a cabo tales programas, gracias a la colaboración de diversas instituciones privadas, públicas y gubernamentales, incluyendo zoológicos.

Trebbau, P. & J. M. González. 2001. *Una exhibición para bachacos*. *NeoZoo* 10(10): 8–9.

Se describe el bachequero de hormigas cultivadoras de hongos establecido en 1996 en una escuela de Heidelberg,

Alemania. Fue construido con la idea de estimular la educación ambiental. Se detallan las zonas más relevantes del bachequero y las funciones que cada una desempeña en el desarrollo de la colonia. La publicación de esta nota estuvo relacionada con la idea de estimular la creación de un proyecto similar en algunos de los zoológicos venezolanos.

Trebbau, P. & D. Grossberg. 1981. *Diez especies venezolanas en peligro de extinción*. Caracas: Ediciones Corpoven [28] pp.

Como bien lo indica el título, en este folleto se presentan diez de las especies venezolanas amenazadas con su posible extinción: puma, oso frontino, cunaguaro, danta, tortuga verde, venado caramerudo, caimán del Orinoco, jaguar, lapa y nutria. Se indican las razones de este *status* y se intenta educar e ilustrar al lector acerca de las actividades a realizar para preservar estas especies tan importantes en los diversos ecosistemas a los que pertenecen.

Trebbau, P. & M. C. Lamas (revisores). 1993. *Edición en español del resumen ejecutivo de La Estrategia Mundial de la Conservación en Zoológicos. El papel de los zoológicos y acuarios del mundo en la conservación Global. IUDZG-La organización mundial de zoológicos y el grupo de especialistas de cría en cautiverio-IUCN-SSC*.

El primer documento denominado Estrategia Mundial de Conservación en Zoológicos y Acuarios (EMCZA), fue publicado en 1993. Este primer documento se basó principalmente en la Estrategia Mundial de Conservación de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, la cual a su vez se relacionó con la Conferencia sobre Desarrollo y Medio Ambiente de la convención de Diversidad Biológica celebrada en Río de Janeiro en 1992. Intenta esta estrategia, caracterizar las posiciones modernas para cada zoológico e involucrase y ser proactivos en actividades de investigación y educación, pero con el fin primordial de estimular la conservación de las especies. Trebbau fue uno de los especialistas seleccionados por la IUDZG para revisar este documento, a ser distribuido entre todos los operadores de zoológicos presentes de los países de habla hispana.

Trebbau, P. & E. Mondolfi O. 2001. *Jaguar*. Pp.: 1498–1499. En: C. E. Bell (ed.). *Encyclopedia of the World's Zoos*. Vol. 2 (G-P). Chicago and London: Fitzroy Dearborn Publishers.

En este trabajo se describe la biología del jaguar, principalmente en Venezuela, incluyendo su reproducción y aspectos diversos de su comportamiento. Se hace un resumen histórico de la presencia del animal en zoológicos. Se presentan detalles de diversas exhibiciones en zoológicos del mundo. Se ofrecen al final detalles para establecer un

programa de reproducción en cautiverio debido a que esta especie está en la lista de animales amenazados y existen numerosos individuos de ambos sexos en cautiverio donde el animal puede reproducirse sin mayores complicaciones.

Trebbau, P. & P. C. H. Pritchard. 2016. *Venezuela y sus tortugas*. Caracas: Oscar Todtmann Editores, 184 pp.

Este libro es menos técnico que Pritchard & Trebbau (1984) ya que fue escrito para un público más amplio, sin embargo, incluye información científicamente relevante. Se presentan detalles de las 22 especies de tortugas conocidas en Venezuela. Para cada especie se proporcionan nombres científicos y comunes en castellano, así como en las lenguas indígenas de Venezuela. Además, se mencionan las características generales de cada especie, distribución geográfica, hábitat, alimentación, reproducción, uso y estado de conservación. Varios especialistas actualizaron la información y la bibliografía, incluyendo todo lo publicado sobre este grupo zoológico, hasta 2015. Se agregó un capítulo escrito por Jorge Carrillo-Briceño y Marcelo Sánchez-Villagra titulado “Tortugas del pasado” el cual, como su nombre indica, habla sobre especies venezolanas en el registro fósil. Las fotografías muestran a cada una de las especies tanto individualmente como en su hábitat. Igualmente se ilustran sus interacciones con el hombre, en obras de arte, comerciales y las características del caparazón de

cada especie. Aunque este libro complementa la información presentada en Pritchard & Trebbau (1984), también es valioso por sí solo.

Trebbau, P. & P. C. H. Pritchard. 2018. *Venezuela and its turtles*. Madrid: La Fauna, 227 pp.

Esta es la traducción al inglés del trabajo anterior, pero incluyendo ligeras modificaciones de texto y con un formato y diseño diferente. Finaliza el mismo con el siguiente comentario: “Este libro es un compendio de las características generales de las tortugas venezolanas, su distribución geográfica, hábitat, alimentación, reproducción, uso y estado de conservación. Luego de un trabajo de campo extensivo, Trebbau y Pritchard presentan este documento a los lectores [de habla inglesa] como una herramienta que puede guiarlos a acciones más efectivas tanto en investigación como en conservación de estas especies.” Este libro, aunque complementario a las ediciones anteriores, es igualmente indispensable para entender, valorar y apreciar la fauna de tortugas de Venezuela y Sur América.

Trebbau, P. & P. C. H. Pritchard. 2018. *Venezuela y sus tortugas*. Madrid: La Fauna, 227 pp.

Este trabajo es la reedición de la versión del libro del mismo nombre publicado en 2016 en Caracas por O. Todtmann editores, pero con las mismas modificaciones, diseño y formato de *Venezuela and its turtles*.

Primer registro del ecotipo oceánico de delfín nariz de botella *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821) en Venezuela

First record of the oceanic ecotype of the bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*
(Montagu, 1821) in Venezuela

Sergio Cobarrubia-Russo¹, Manuela Gómez^{1,2}, Cassandra Pereira^{1,2}, Alimar Molero-Lizarraga³
& Beatriz López-Sánchez¹

¹Laboratorio de Ecología Acuática, Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas.

²Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela.

³Unidad de Diversidad Biológica, Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas.

Correspondencia: S. Cobarrubia-Russo: sergio.cobarrubia@gmail.com

(Recibido: 15-08-2018 / Aceptado: 22-11-2018)

RESUMEN

Se confirma el primer registro de presencia del ecotipo oceánico del delfín nariz de botella *Tursiops truncatus* para el mar patrimonial venezolano de la cuenca del Caribe Sur.

Palabras clave: Delfín mular, Tursión, forma pelágica, Caribe venezolano.

ABSTRACT

The first record of the presence of the oceanic ecotype of the bottlenose dolphin is confirmed for the Venezuelan patrimonial sea of the Southern Caribbean basin.

Key words: Mular dolphin, Tursión, pelagic form, Venezuelan Caribbean.

El género *Tursiops*, ha estado representado por dos especies, *T. truncatus* (Montagu 1821) de distribución casi cosmopolita y *T. aduncus* (Ehremberg 1833) restringida al Indo Pacífico (Wells & Scott 2002). De la primera especie se ha sugerido la existencia de dos ecotipos, uno costero pequeño y uno oceánico de gran talla (Mitchell 1975, Leatherwood & Reeves 1982, Perrin 1984). Ambas formas presentan diferencias de tipo ecológicas, fisiológicas, sociales y morfológicas (Hersh & Duffield 1990). De estas últimas, el ecotipo costero tiende a ser más largo, robusto y sus aletas son más reducidas (Reeves *et al.* 2008). Entre las ecológicas se encuentra el tipo de hábitat que emplean, el ecotipo costero se distribuye en hábitats costero interno, costero externo y parte del nerítico sin exceder profundidades de 100 m (Cobarrubia-Russo 2010, Gowans 2008), en continentes e islas; el oceánico puede encontrarse en el hábitat pelágico, por ejemplo, en la corriente del Golfo de

México (Atlántico norte) y en el este tropical del Pacífico (Reeves *et al.* 2008).

Se registraron avistamientos de *Tursiops truncatus* durante el primer crucero de un proyecto que registra la presencia y diversidad de cetáceos oceánicos entre el Puerto de La Guaira (19° 36' 2,75" N -66° 56' 43,50" W) y el Refugio de Fauna Silvestre y Estación Científico-Naval Simón Bolívar localizada en Isla de Aves (15° 40' 0,84" N -63° 37' 7,17" W); a bordo de un buque de transporte, donde tres observadores científicos se ubicaron en el puente de la nave (alt. 20 m), uno a babor, otro a estribor y el tercero alternaba entre dichos extremos. La presencia de *Tursiops truncatus* oceánico se registró en dos avistamientos, el primero ocurrió el 15/11/2017 a las 15:00 GTM, a los 12° 35' N y -65° 55' W, profundidad 4.352 m, rumbo de la nave 34°, velocidad 7 nudos, se detectaron cinco individuos (dos crías y tres adultos) acercándose a la nave. El segundo avis-

tamiento ocurrió el 19/11/2017 a las 08:30 GTM, a los 13° 49' 19,99" N y -64° 54' 14,39" W, profundidad 3.597 m, rumbo de la nave 214°, velocidad 8,7 nudos, se detectaron tres individuos (adultos) desplazándose paralelo al rumbo de la nave (Fig. 1). Todos los individuos identificados presentaban un tamaño considerablemente superior a la forma costera, una coloración más oscura y sus aletas eran considerablemente más cortas (Reeves *et al.* 2008). No hubo registro fotográfico porque no se pudo tener acceso a la proa por razones de seguridad.

De acuerdo a la bibliografía se sugería la presencia de *Tursiops truncatus* para la cuenca sur del Mar Caribe, estos dos avistamientos confirman la presencia del ecotipo oceánico.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Oficina Coordinadora de Hidrografía y Navegación del Ministerio del Poder Popular para la Defensa por permitir la ejecución del proyecto que busca registrar la presencia de cetáceos oceánicos en el Caribe Sur, «Primer inventario de Cetáceos del Caribe Sur, Ruta a la Base Científico Naval (ABV) y Refugio de Fauna Silvestre Isla de Aves».

REFERENCIAS

Cobarrubia-Russo, S. 2011. Distribución de *Tursiops truncatus*. Pp.: 38. In: S Cobarrubia-Russo (ed.): Ecología y comportamiento del delfín nariz de botella. Caracterización de la ecología y comportamiento de *Tursiops truncatus* en la costa de Aragua, Venezuela. Editorial Académica Española, Madrid.

Hersh, S. L. & D. A. Duffield. 1990. Distinction between Northwest Atlantic offshore and coastal bottlenose dolphins based on hemoglobin profile and morphometry. Pp.: 129–139. In: Leatherwood, S. & R. R. Reeves (eds.): *The bottlenose dolphin*. Academic Press, San Diego.

Leatherwood, S. & S. Reeves. 1982. Bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, and other toothed cetaceans. Pp.: 369–414. In: Chapman, J. A. & G. A. Feldhamer (eds.): *Wild mammals of North America*. John Hopkins University Press, Baltimore.

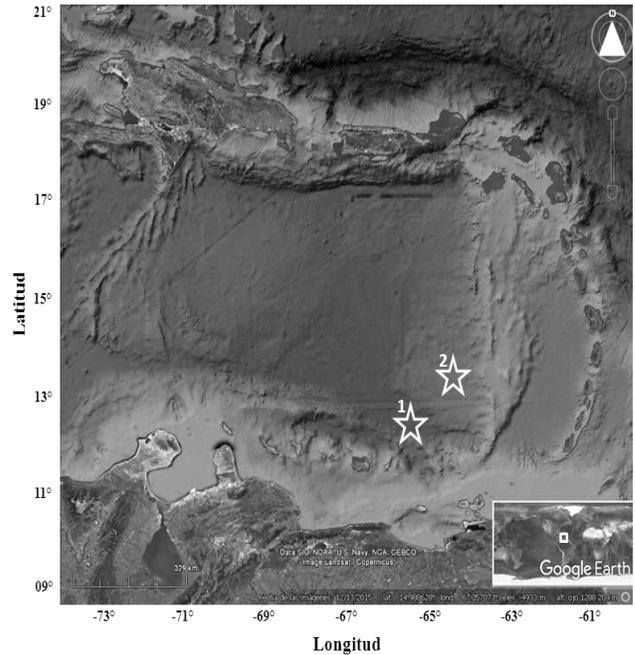


Figura 1. Localidades donde se registró *T. truncatus* oceánico (Mapa base: Google Earth).

Mitchell, E. 1975. Review of biology and fisheries for smaller cetaceans. *Journal of Fisheries Research Board Canada* 32(7): 889–983.

Perrin, W. F. 1984. Patterns of geographical variation in small cetaceans. *Acta Zoologica Fennica* 172: 137–140.

Reeves, R. R., B. S. Stewart, P. J. Clapham & J. A. Powell. 2008. Common bottlenose dolphin. Pp. 358–361. In: Reeves, R. R., B. S. Stewart, P. J. Clapham & J. A. Powell (eds.): *Guide to marine mammals of the world*. Alfred A. Knopf Inc. New York.

Reeves, R. R., B. S. Stewart, P. J. Clapham & J. A. Powell. 2008. Indo-Pacific bottlenose dolphin. Pp.: 362–365. In: Reeves, R. R., B. S. Stewart, P. J. Clapham, & J. A. Powell (eds.): *Guide to marine mammals of the world*. Alfred A. Knopf Inc. New York.

Wells, R. S. & M. D. Scott. 2002. Bottlenose dolphins. *Tursiops truncatus* and *T. aduncus*. Pp.: 122–128. In: Perrin, W. F., B. Würsig & J. G. M. Thewissen (eds.): *Encyclopedia of marine mammals*. Academic Press, San Diego.

Primer registro de depredación de *Mannophryne vulcano* (Amphibia, Anura) por el cangrejo de agua dulce *Rodriguezus iturbei* (Crustacea, Brachyura) en Venezuela

First record of predation of *Mannophryne vulcano* (Amphibia, Anura) by the freshwater crab *Rodriguezus iturbei* (Crustacea, Brachyura) in Venezuela

Beatriz López-Sánchez¹, Cassandra Pereira^{1,2} & Enrique Quintero-Torres¹

¹Laboratorio de Ecología Acuática, Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Apartado Postal 20632, Caracas 1020-A, Venezuela.

²Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela.

Correspondencia: B. López-Sánchez: bealopezsanchez@gmail.com; blopez@ivic.gob.ve

(Recibido: 10-02-2018 / Aceptado: 15-11-2018)

RESUMEN

Se registra y describe por primera vez la depredación del anuro *Mannophryne vulcano*, por el cangrejo de agua dulce *Rodriguezus iturbei*. De esta interacción, observada en horas de la mañana (10:15 am) a 1421 msnm, se hicieron fotografías. El cangrejo fue hallado debajo de una roca, atrapando la rana con sus dos quelípedos, el anfibio presentaba su pata posterior izquierda ya parcialmente devorada. Esta es la primera vez que se conoce de la depredación de un anuro por un cangrejo de agua dulce de la familia Pseudothelphusidae, y de hecho por un invertebrado, en la región Neotropical. Dado que ambas especies viven en simpatria, resulta interesante y necesario profundizar sobre esta relación trófica peculiar.

Palabras clave: Aromobatidae, Cordillera de La Costa, Pseudothelphusidae, relación trófica.

ABSTRACT

Predation on the anuran *Mannophryne vulcano* by the freshwater crab *Rodriguezus iturbei* is recorded and described for the first time. This interaction, observed during the morning hours (10:15 a.m) at 1421 masl, was recorded in photographs. The crab was detected under a rock holding the frog with its two chelipeds. The left leg of the amphibian had already been partially devoured. This is the first known record of depredation of an anuran by a freshwater crab of the family Pseudothelphusidae, and in fact by any invertebrate, in the Neotropical Region. Since both species live in sympatry, it is interesting and necessary to deepen into this peculiar trophic relationship.

Keywords: Aromobatidae, Cordillera de La Costa, predation, Pseudothelphusidae, trophic relationship.

Caracterizar las relaciones tróficas entre los componentes de un ecosistema resulta de gran relevancia puesto que permite entender el funcionamiento y la dinámica de la materia y energía a través del ecosistema (Ricklef y Miller 1999), y estas relaciones son consideradas como una de las principales fuerzas que estructuran la comunidad en ecosistemas acuáticos (Woodward 2009, Williner *et al.* 2014).

Los cangrejos de agua dulce del Neotrópico son componentes importantes de los ecosistemas acuáticos, perteneciendo a dos familias: Trichodactylidae común en los grandes ríos y lagos de tierras bajas, y Pseudothelphusidae, típica de pequeños ríos y quebradas de montaña alcanzando hasta los 3000 m s.n.m.; la distribución de estos últimos abarca desde México hasta Perú, incluyendo las Antillas

Mayores y las Guayanas (Rodríguez 1982). Por su parte los cangrejos de la familia Trichodactylidae son habitantes de las cuencas continentales más grandes de Suramérica: Amazonas, Orinoco, Magdalena y Paraguay-Paraná (Rodríguez 1992).

La ecología alimentaria de los cangrejos de agua dulce del Neotrópico ha sido poco estudiada, los esfuerzos se iniciaron hace una década y se han realizado principalmente en especies de la familia Trichodactylidae (Collins *et al.* 2007, Carvalho *et al.* 2013, Williner y Collins 2013, Pirela & Rincón 2013, Williner *et al.* 2014); en cangrejos Pseudothelphusidae aún se desconocen ejemplos o investigaciones al respecto.

El laboratorio de Ecología Acuática del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC) está llevando a cabo un proyecto iniciado en el año 2015, el cual evalúa la dinámica de las poblaciones de cangrejos de agua dulce en las quebradas del IVIC. Durante una salida de campo, en el marco de este proyecto, efectuada el 27 de septiembre de 2017 a la quebrada Manantial (10° 23' 27.7" N, 66° 58' 44.1" W) en horas de la mañana, se observó que una rana de la especie *Mannophryne vulcano* Barrio-Amorós, Santos y Molina 2010, había sido capturada por un ejemplar del cangrejo *Rodriguezus iturbei* (Rathbun 1919). Esta interacción fue observada aproximadamente a las 10:15 am a 1421 m s.n.m y fue registrada en fotografías (Fig. 1).

El cangrejo fue hallado debajo de una roca, este permaneció inmóvil al levantar dicha roca, inicialmente se encontraba totalmente sumergido bajo el agua y se pudo observar que con sus dos quelípedos había atrapado a una rana, la cual aún estaba viva. El quelípedo izquierdo sujetaba el muslo de la pata posterior izquierda de la rana, ya que el resto de la pata había sido devorada; y el quelípedo derecho tenía inmovilizada la pata anterior izquierda de la rana (Fig. 1). Unos pocos segundos –luego de levantar la roca– el cangrejo soltó la pata posterior izquierda y finalmente la pata anterior izquierda de la rana. Ambos ejemplares fueron trasladados al laboratorio para su identificación, medición y determinación del sexo.

El cangrejo fue identificado como un ejemplar macho de *Rodriguezus iturbei* de la familia Pseudothelphusidae, mediante el uso de claves especializadas (Rodríguez 1980, 1982); este presentó las siguientes dimensiones, ancho del caparazón (ac.) de 29,6 mm y longitud del caparazón (lc.) de 18,5 mm. La rana fue identificada por un especialista como una hembra de *M. vulcano* (C. Señaris com. pers.), familia Aromobatidae, la longitud rostro-cloacal (lrc.) del ejemplar fue de 21,7 mm (Fig. 2 A y B).

En Venezuela el cangrejo de agua dulce *R. iturbei* posee una distribución restringida asociada a la cuenca del río Tuy, abarcando la vertiente sur del ramal litoral y la vertiente norte del ramal interior de la Cordillera de la



Figura 1. Un cangrejo macho de *Rodriguezus iturbei* (Rathbun 1919) (ac. 29,6 mm; lc. 18,5 mm) atrapa con sus quelípedos a una rana de la especie *Mannophryne vulcano* Barrio-Amorós, Santos y Molina 2010, en la quebrada Manantial, IVIC.

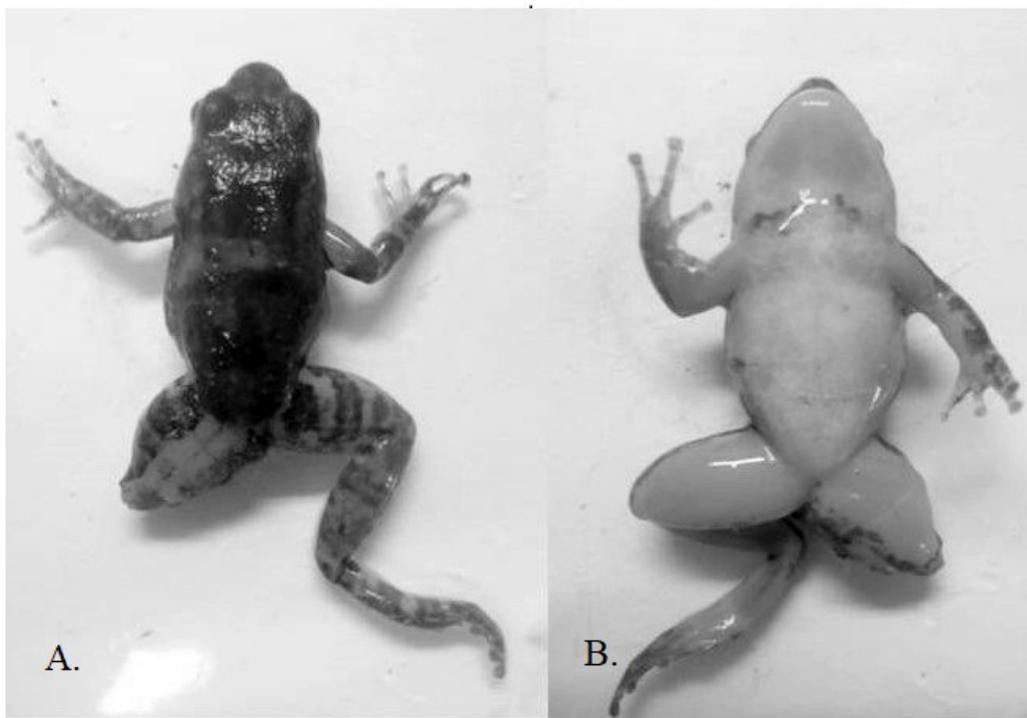


Figura 2. Detalle del ejemplar de *M. vulcano* (lrc. 21,7 mm) atrapado por el cangrejo *R. iturbei* en la quebrada Manantial, IVIC. A) Vista dorsal, B) vista ventral.

Costa, extendiéndose entre los estados Guárico, Miranda y el Distrito Federal, desde los 100 a 1300 m s.n.m. incluyendo tanto las zonas bajas (ej. El Guapo) como altas (ej. Altos Mirandinos, Parque Nacional Waraira Repano) (Rodríguez 1980, 1982; López 2004). Dentro del marco del proyecto que evalúa la dinámica poblacional de estos cangrejos (Proyecto IVIC-1324) se han recolectado varios ejemplares a 1487 m s.n.m., durante los muestreos realizados en las quebradas del IVIC, extendiendo así la cota altitudinal conocida hasta la fecha para esta especie.

Por su parte *M. vulcano* conocida como la “ranita acollorada de Caracas”, es una especie endémica de la Cordillera de la Costa del estado Miranda, Venezuela. Está presente en pequeñas corrientes sobre lechos rocosos con pequeñas caídas de agua, cubiertos por vegetación arbórea de la zona montañosa, entre los 400 y 1500 m s.n.m. (Barrio-Amorós *et al.* 2010, Hernández 2015).

Se ha señalado que los anuros pueden ser depredados por una gran diversidad de especies de invertebrados (Toledo 2005). En la región Neotropical, la mayoría de los casos de depredación de anuros se atribuyen a arañas de las familias Pisauridae, Ctenidae, Lycosidae, Sparassidae y Theraphosidae (Menin *et al.* 2005, Espinoza-Pernía y Infante-Rivero 2015). Toledo (2005) realizó una revisión sobre la depredación de anuros post-metamórficos (juveniles y adultos) por invertebrados, en la cual encontró 68 especies de anuros depredados por al menos 57

especies de invertebrados, entre los que se puede mencionar la depredación de *Colostethus inguinalis* (Anura, Dendrobatidae) por un cangrejo de agua dulce no identificado y de una rana (no identificada) por el cangrejo de los cocoteros *Birgus latro* (Decapoda, Coenobitidae) en el Pacífico.

Hasta donde se pudo indagar en la literatura, es la primera vez que se registra la depredación de un anuro por un cangrejo de agua dulce de la familia Pseudothelphusidae en el Neotrópico. Para *M. vulcano* tampoco se conocen registros previos de depredación por invertebrados. En vista que ambas especies viven en simpatria y considerando esta primera observación de depredación, resulta interesante y necesario que investigaciones posteriores profundicen el estudio de las relaciones tróficas en este ecosistema acuático, en particular en la relación depredador-presa entre ambas especies.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada por el Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (Proyecto IVIC-1324). Los autores expresan su agradecimiento a la Celsa Señaris (IVIC) por la identificación de la rana *Mannophryne vulcano*, y a los compañeros Sergio Cobarrubia-Russo (IVIC) y Manuela Gómez (UCV) por su valiosa colaboración durante el trabajo de campo.

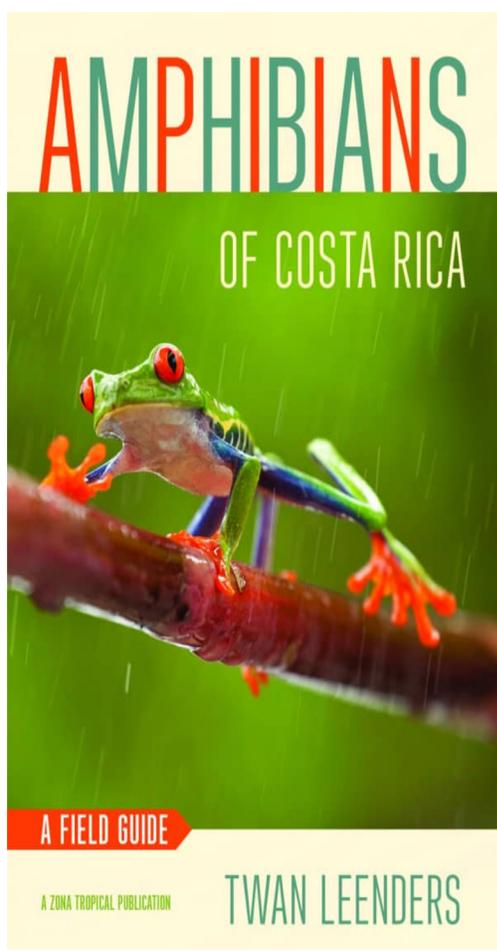
REFERENCIAS

- Barrio-Amorós, C., J. Santos & C. Molina. 2010. An addition to the diversity of dendrobatid frogs in Venezuela: description of three new collared frogs (Anura: Dendrobatidae: *Mannophryne*). *Phyllomedusa* 9(1): 3–35.
- Carvalho, D.D., P.A. Collins & C.J. De Bonis. 2013. Predation ability of freshwater crabs: age and prey-specific differences in *Trichodactylus borellianus* (Brachyura: Trichodactylidae). *J. Freshw. Ecol.* 28(4): 573–584.
- Collins, P.A., V. Williner & F. Giri. 2007. Littoral communities. Macrocrustaceans. Pp. 277–301. *En*: Iriondo, M.H., J.C. Paggi, and M.J. Parma (eds.): *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Espinoza-Pernía, J. & E. Infante-Rivero. 2015. Primer registro de depredación de *Leptodactylus fragilis* por *Lycosa* sp. en Venezuela. *Boletín del Cent. Investig. Biológicas* 49(3): 255–261.
- Hernández, J.V. 2015. *Reforzamiento poblacional y seguimiento de Mannophryne vulcano* (Anura: Aromobatidae) en una microcuena de montaña del estado Miranda, Venezuela. Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 45 pp. [Trabajo Especial de Grado].
- López, B. 2004. Los cangrejos de agua dulce (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae) de la vertiente sur del Parque Nacional El Ávila, Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 161-162:113–123.
- Menin, M., D. Rodrigues & C. Azevedo. 2005. Predation on amphibians by spiders (Arachnida, Araneae) in the Neotropical region. *Phyllomedusa* 4(1): 39–47.
- Pirela, R. & J. Rincón. 2013. Dieta del cangrejo dulceacuicola *Bottiella niceforei* (Schmitt & Pretzmann, 1968) (Decapoda: Trichodactylidae) y su relación con el procesamiento de la materia orgánica en una corriente intermitente del noroeste de Venezuela. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 41(4): 696–706.
- Ricklefs, R. E. & G. L. Miller. 1999. *Ecology* (4th ed.). Freeman, New York, NY, 822 pp.
- Rodríguez, G. 1980. *Crustáceos Decápodos de Venezuela*. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, 494 pp.
- Rodríguez, G. 1982. *Les crabes d'eau douce d'Amérique. Famille des Pseudothelphusidae. Faune Tropicale XXII*. Paris: ORSTOM, 223 pp.
- Rodríguez, G. 1992. *The freshwater crabs of America: family Trichodactylidae and supplement to the family Pseudothelphusidae. Faune Tropicale XXXI*. Paris: ORSTOM, 189 pp.
- Toledo, L.F. 2005. Predation of juvenile and adult anurans by invertebrates: Current knowledge and perspectives. *Herpetological Review* 36(4): 395–400.
- Williner, V. & P.A. Collins. 2013. Feeding ecology of the freshwater crab *Trichodactylus borellianus* (Decapoda: Trichodactylidae) in the floodplain of the Paraná River, southern South America. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 41(4): 781–792.
- Williner, V., D.D. Carvalho & P.A. Collins. 2014. Feeding spectra and activity of the freshwater crab *Trichodactylus kensleyi* (Decapoda: Brachyura: Trichodactylidae) at La Plata basin. *Zool. Stud.* 53: 71.
- Woodward, G. 2009. Biodiversity, ecosystem functioning and food webs in fresh waters: assembling the jigsaw puzzle. *Freshw. Biol.* 54: 2171–2187.

Amphibians of Costa Rica. A field guide

Leenders, Twan

2016. San José: Zona Tropical Publication,
Comstock Publishing Associates,
Cornell University Press, 531 pp.
ISBN 978-0-9894408-3-7



There is no doubt that Costa Rica has one of the best well-known Tropical herpetofauna in the world. It has been studied by single herpetologists and also teams for more than two centuries. It is also the only Neotropical country with more comprehensive books about its own herpetofauna (Savage 2002, Solórzano 2004, Kubicki 2004, 2007; Muñoz-Chacón & Johnston 2013, etc.).

For those reasons, everyone interested in amphibians and reptiles (professional or amateur) in Costa Rica were happy to have on hand several references that allow them to easily identify the species they could find over there (with only a few exceptions). However, the main reference that was written so far, Savage's masterwork (popularly called "the Bible"), has been paying the price of time. Treating it only the amphibians, it is now obsolete and has never been a true field guide. It was an encyclopedic volume that helps to identify the specimens once at home or at the laboratory. Kubicki's two books about leaf frogs (Phyllomedusidae) and glass frogs (Centrolenidae) are very complete, but also suffer from becoming out of date and most of the species have changed their generic names ever since. The mini-guide by Muñoz-Chacón & Johnston (2013) is more recent, having scientific names in order, but the presented information is too basic to help identifications, and the pictures are too small and not always good. *The Amphibians of Central America* by Köhler (2011) is a valid reference, and uses dichotomous keys that I am not sure how accurate they are, but also need important information about the morphology of each species; further, it has a wider scope and its strength is limited for Costa Rica. So, we herpetologists have so far believed to have all under control... until this new book arrived, making a triumphal entrance!

And that's why. We really needed a modern book dealing with Costa Rican amphibians (as we do about reptiles!), presenting an easy way to check species and identify them. Maybe we did not miss it, but now that we have it, I really want to thank Twan for that marvelous present.

The book, in field guide format, is small and prepared for action. It is easily portable to the ground, making the identification an easy goal. How? Actually, this book has not dichotomous keys, however, they probably are a little obsolete as well. New generation field guides, led in the Neotropics by masterpiece *Amphibians and Reptiles from*

Mindo Ecuador (Arteaga *et al.* 2013; see book review by Barrio-Amorós 2015), show a different panorama, with all species depicted in white background, and highlighting taxonomic characters useful to recognize every species. It is much more visual and appealing than boring and usually difficult to interpret key. It is also outstanding how the author made not only the distribution maps, but also the technical drawings, and how he also prepared (and cut) all images to fit the white background rule.

Step by step, the book starts with a cover which actually is not very appealing. For such a great effort inside, I think both the authors and editors should have selected a more interesting presentation. The letter font is ugly and the picture of a walking *Agalychnis callidryas* is predictable and non-breathhtaking. The inside cover explains how the distribution maps are presented and show a small and convenient map with ecoregions division of Costa Rica. It follows explaining how to take measurements to caecilians, salamanders, and anurans. A foreword by Robin Moore and the acknowledgments by the author are next. An introduction to the book, talking about the geography, climate and weather of the country, its ecoregions; a word on classification and scientific names, on how to observe and identify amphibians, and a necessary explanation about one of the amphibian modern nemesis, the amphibian decline, is after. Then, the author encourages readers to share their observations with other naturalists and specialists, as part of the newly recognized citizen science, which will be greatly benefited by this book.

Continues an introduction to each order; first the caecilians (same with salamanders and anurans), a very useful two pages pamphlet “Costa Rican Caecilians at a glance” (also the same later with salamanders and anurans) which depicts the three genera of the country with its main external characters. In the case of “Costa Rican frogs and toads at a glance” every family is introduced with its main characters using a single species as a representative. For each Order, will appear a short introduction (in one page) to the family (e. g. Caeciliidae), another short introduction on another page to each genus (e. g., *Oscacilia*), and then, the formal account for each species. The accounts are usually two to three pages long, and include the scientific and common names, its IUCN status; a short paragraph of definition; a distribution map, highlighting by number the ecoregions where it is distributed, and a comment on the general and local distribution; a natural history section which is quite complete and resumes most of the general knowledge on the species in question (not as deep as in Savage 2002), and a description section with a picture of the taxon on white background, where external obvious characters are highlighted and pointed out, bringing the

attention of the reader to help identification. Finally, a very interesting and visual section is “Similar Species”, in which it is possible to check closely the main differences with most of their alike taxa.

A glossary of technical terms follows every account; then a Bibliography, very short to me, although it is not intended to provide an extensive list of references; furthermore, the author suggests consulting the references in Savage (2002) volume and some websites, among which, I miss the *Amphibian Species of the World* (Frost 2016). The penultimate section is devoted to credit the photos in the book, and the last is a taxonomic index, useful to quickly locate the species, genus or family. Two pages in blank for notes and the inside back cover is a little more detailed physical map of the country. The cover shows two short blurbs and a presentation of the book and its author.

Now that I have presented the book and that I really enjoyed reading it, there are some little details to mention, which I hope will help to improve a future edition.

There is mention of three species of salamanders and two frogs that have never been recorded for Costa Rica: *Bolitoglossa indio*, *B. pygmea*, *Oedipina* sp. (which very probably is the newly described *O. berlini*), *Craugastor chingopetaca* and *Pristimantis taeniatus*. This is not bad per se... as the author states; *B. pygmea* is reported at 5 km of the border in Panama, therefore highly expected to occur in Costa Rica. *Bolitoglossa indio* was reported from close localities to the Costa Rican-Nicaraguan border, and one specimen is believed to be a record of this species from 1890. Of course, it can be very difficult to demonstrate this assessment without newly collected biological material. *Pristimantis taeniatus*, on the other hand, has been mentioned on an unpublished list from the Universidad de Costa Rica, and therefore it is included in the book without any distributional data. Gómez-Hoyos *et al.* (2018) will confirm the presence of the species through a picture taken recently.

I miss the accounts of some basic issues. First; scientific names should always be accompanied by their author(s) and year of description. This information helps to understand a lot about the history of the species at a glance. For example, if the species has been recently described or not, who is the authority to contact if the reader happens to have or require some information, etc. This should be linked to the reference (mentioned on the account and fully written on the bibliography section) of the original description. Also, there is no reason why there are sections with an appropriate heading (like Natural History, Description or Similar species) and others not mentioning it, as the Definition and Distribution. Also, and very important, it should be cited the origin of every speci-

men depicted, even if it is not Costa Rica. As a photographer, I would also like to see the photographer's credits on each picture and not in a heavily charged page at the end. This gives information and makes easier to contact the photographer if you are interested in the species or locality. On the contrary, if you want to know who is the photographer of, for example, the lower right photo of *Bolitoglossa alvaradoi* on page 42, you go to page 525 and need to start searching among hundreds of very small page numbers.

Another issue that could be better resolved is the size of the letter font on the accounts. It is very small (am I picky with this? am I the only one who had a hard time reading the very small lines, especially under low light?) Probably my sight is becoming older and lazier. I know this is to save space!!

Only a few species lack their pictures, then it would be good to try an illustration of at least a preserved specimen.

A problem of design is that some species (e. g., *Oedipina alfaroi*, pp. 123) seem to have occupied only half page (and the remaining space white), which requires to turn to the next one to see the image of the species. This is confusing.

Dermophis gracilior (pp. 24) is a rare caecilian, but easy to distinguish due to its checkered belly. So, even if it is mentioned in the text, the best way to show it is with a good image.

About *Bolitoglossa colonnea* and *B. striatula*, both cases are common salamanders on the Caribbean versant or ecoregion 1, but they have been mentioned from the Pacific region without any proofs. These salamanders are difficult to distinguish from *B. lignicolor* (which can also have a striped pattern) to non-specialists, and I think they do not occur in the area. However, they are worthy of mention as any new report would bring light to the subject.

I cannot be completely sure, but in my experience, the male *Atelopus senex* (pp. 156) looks to me like a female.

About *Incilius fastidiosus* (pp. 170-171), the picture bottom line says that that species is a "usual" little toad. Probably the author meant "unusual", as nothing is normal in that toad, not the shape, and not the abundance, as it has disappeared for a long time. In the Similar species section, there should be a reference to *Incilius holdridgei*, which is the most alike species.

After Acevedo *et al.* (2016) the common cane toad of Central America and those from South America west of the Andes became *Rhinella horribilis* instead *R. marina*. I am not sure if Twan had the time to check this before closing the edition, but I see that there are even more recent data published which appear in the book.

Hyalinobatrachium fleischmanni is no longer recognized from Venezuela, as it says in pp. 208. Populations related to the species have been described as *H. guairarepanensis* and *H. tatayoi* recently (Señaris 1999, Castroviejo *et al.* 2007, Barrio-Amorós 2004). The author also states that this species is likely the most frequently encountered glass frog in Costa Rica. Well, this is so relative, as for me and according to my experience in the country, I have only seen two populations; it is true, however, that I don't move much around the central mountains; but this is a matter of where each person looks for. In my area, Costa Ballena in the southern Pacific (Barrio-Amorós 2016), *H. fleischmanni* is absent, and other species are dominant.

On page 217, *Sachatamia albomaculata* is not mentioned from Ecuador, and on pp. 219, *Sachatamia ilex* is mentioned on a locality (the Tarcoles river) where it has been accepted with doubts (Kubicki 2007).

On pages 227-228, the genus *Craugastor* is defined as containing some species groups, the *fitzingeri* s.g., the *gollmeri* s.g., the *rhodopis* s.g., the *rugulosus* s.g., and the *biporcatus* s.g. Actually, *biporcatus* is not a *Craugastor*, but a *Strabomantis* and the three species contained in Leenders's classification (*C. gulosus*, *C. megacephalus* and *C. rugosus*) are currently being under a *C. punctariolus* species group (after Padial *et al.* 2014).

Furthermore, the *Craugastor* species groups used by Leenders are obsolete, and they must change as follows: the *Craugastor gollmeri* species group is now the *C. laticeps* series (after Hedges *et al.* 2008, Frost 2017). The *Craugastor rhodopis* species group is no longer stand, and all species in it belong to the *C. podiciferus* s.g. The *Craugastor rugulosus* species group as defined by Leenders must be understood as the *C. punctariolus* s.g.

Craugastor rugosus has become very scarce and difficult to observe, at least in the adult stage, while juveniles are often reported. I miss a picture of an adult specimen on its account.

Craugastor stejnegerianus is one of the most polychromatic and abundant species of its genus; still, there are only two chromotypes depicted, which could lead to confusing many of these patterns with other species.

One of the most common mistakes that so many authors drag is to name familiarly the dendrobatid frogs as poison arrow or dart frogs. I really see this as confusing and misleading. Only two or three species (in the genus *Phyllobates*) are really used to poison darts (and none arrows), and they live in Chocóan Colombia. So, the rest of them, including all in Costa Rica, must be named poison frogs. To use the impractical and inadequate "dart" only generates more confusion.

Treating *Dendrobates auratus* would be welcome to show the sexual dimorphism on the disk size and shape.

I also miss more chromotypes depicted for *Oophaga granulifera*, which is only shown as the Osa population (red anterodorsally and blue posteroventrally) and the Green one from Central Pacific. Where I live the chromotype is red with only greenish blue hands and feet. Populations northwards are yellow and orange.

Same is valid for *Oophaga pumilio*, a highly variable species. In Costa Rica, there are at least a dozen variants. Depicted is the typical blue jeans from La Selva and Sarapiquí to the North, and a reticulated variant (page 302) with no locality data.

Silverstoneia flotator, as all dendrobatids in Costa Rica, breeds in the rainy season. Its breeding activity is along the same season, never during the dry season, as the book states (pp. 310). It is true that during the dry season, many specimens can be gathering at small creeks and some can call, but this is not the real peak of breeding activity.

After Duellman *et al.* (2016) –probably the author did not receive the reference at time–, the panorama of the family Hylidae changed, and Phyllomedusidae raised to family in its own right. The author states that there are 8 species of the genus *Agalychnis*, which is not correct, being 13 after the change of the *Phyllomedusa buckleyi* group to the genus (Faivovich *et al.* 2010).

The size of the female of *Agalychnis spurrelli* is wrong, it says up to 72 mm, but Savage (2002) already stated that it was up to 93 mm. Populations from the southern Pacific are much smaller, with males up to 50 mm (Duellman 1970), and are differentiable from the larger Caribbean populations. I miss some information and at least a picture of an individual of the Pacific populations, to be used for comparison. However, the maximum size mentioned in Leenders might refer to the mean between both data, instead of the maximum size for the species.

The genus *Ecnomiophyla* is no longer formed by 14 species but 12, after *E. miotympanum* and *E. tuberculosa* changed of the genus (now in the genera *Rheohyla* and *Tepuihyla* respectively after Duellman *et al.* 2016 and Ron *et al.* 2016).

Scinax elaeochrous is the proper naming for the species (not *elaeochroa*) since *Scinax* is masculine and not neuter (see Duellman *et al.* 2016).

About *Engystomops pustulosus* (pp. 451), there is a mention of the bat *Trachops cirrhosus* as predator, but the common name used for it was wrong. I am not a friend of common names, but in this case, I am sure *Trachops* is not the “common fishing bat”. I found a more accepted common name as a fringe-lipped bat.

About the size of *Leptodactylus insularum*, there is an error that has been dragged by Savage (2002) himself to date. For example, Savage (*op. cit.*) states that females of *Leptodactylus insularum* (as *L. bolivianus* in that book) are larger than males, and it is also repeated by Leenders. Actually, males of many *Leptodactylus* species are larger than females, and so, males of *L. insularum* can reach up to 104 mm and females up to 99 mm (Heyer & De Sá 2011). Also, the main character to recognize and distinguish *L. insularum* among other congeners is the presence of two thumb spines, instead of one in *L. bolivianus* (Barrio-Amorós 2004), which should have been shown.

Since the publication of this very recent field guide, two latest publications added two new species to the Costa Rican panorama, reaching the number of 209 species. These new species added in 2016 are *Bolitoglossa aurea* Kubicki & Arias, 2016, and *Oedipina berlini* Kubicki, 2016. Costa Rica, aside from its immense diversity does not seem to expect many more discoveries of new amphibians as in other Latin American countries. The small size of the country (51.11 km²) and the continuous work by many herpetologists from around the world in a territory filled with biological stations, make new taxonomic discoveries every day less probable. However, we are aware of some new surprises to arise soon enough.

This book, aside from its minor details, is a must in any herpetologist library, but very especially on Neotropical research libraries, universities, and interested people. From any naturalist that comes to Costa Rica just for a few weeks to enjoy nature and photograph a few frogs, to the hardcore herper that needs all species identified on its list, Leender’s book will be highly appreciated.

REFERENCES

- Acevedo, A., M. Lampo & R. Cipriani. 2016. The cane or marine toad, *Rhinella marina* (Anura, Bufonidae): two genetically and morphologically distinct species. *Zootaxa* 4103: 574–586.
- Arteaga, A., L. Bustamante & J. M. Guayasamin. 2013. *The amphibians and reptiles of Mindo*. Quito: Universidad Tecnológica Indoamerica, 258 pp.
- Barrio-Amorós, C.L. 2004. Amphibians of Venezuela, systematic list, distribution and references; an update. *Revista Ecología Latino Americana* 9: 1–48.
- Barrio-Amorós, C.L. 2015. Book review. The amphibians and reptiles of Mindo. Life in the cloud forest. *Herpetological Review* 46: 111–113.
- Barrio-Amorós, C.L. 2016. Amphibians and reptiles of Costa Ballena, Costa Rica. *The Field Museum Guides* 772: 1–9.
- Castroviejo-Fisher, S., J. Ayarzagüena & C. Vilà. 2007. A new species of *Hyalinobatrachium* (Anura: Centrolenidae) from Serranía de Perijá, Venezuela. *Zootaxa* 1441: 51–62.

- Duellman, W. E. 1970. Hylid frogs of Middle America. *Mono-graphs of the Museum of Natural History, University of Kansas* 1–2: 1–753.
- Duellman, W. E., A. B. Marion & B.S. Hedges. 2016. Phylogenetics, classification and biogeography of the treefrogs (Amphibia: Anura: Arboranae). *Zootaxa* 4104: 1–109.
- Faivovich, J., C.F.B. Haddad, D. Baeta, K.H. Jungfer, G. F.R. Alvares, R. A. Brandao, C. Sheil, L.S. Barrientos, C. L. Barrio-Amorós, C. A.G. Cruz & W. C. Wheeler. 2010. The phylogenetic relationships of the charismatic poster frogs, Phyllomedusinae (Anura, Hylidae). *Cladistics* 26: 227–261.
- Frost, D.R. 2017. *Amphibian species of the World: an online reference*. Version 6.0. Accessed in December 2017. Electronic Database is accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Gómez-Hoyos, D., R. Méndez-Arrieta, A. Méndez-Arrieta, R. Seisdedos-de-Vergara, J. Abarca, C. Barrio-Amorós & J. González-Maya. 2018. Anuran inventory in a locality of the buffer area of La Amistad International Park, Costa Rica: pilot study for citizen science application. *Anales de Biología* 40: 57–64.
- Heyer, R. & R. O. de Sá. 2011. Variation, systematics and relationships of the *Leptodactylus bolivianus* complex (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 635: 1–58.
- Köhler, G. 2003. *Reptiles of Central America*. Offenbach: Herpeton, 367 pp.
- Köhler G. 2011. *Amphibians of Central America*. Offenbach: Herpeton, 378 pp.
- Kubicki, B. 2004. *Leaf frogs of Costa Rica*. Santo Domingo de Heredia: INBIO, 98 pp.
- Kubicki, B. 2007. *Ranas de Vidrio. Costa Rica glass frogs*. Santo Domingo de Heredia: INBIO, 299 pp.
- Kubicki, B. 2016. A new species of salamander (Caudata: Plethodontidae: *Oedipina*) from the central Caribbean foothills of Costa Rica. *Mesoamerican Herpetology* 3: 819–840.
- Kubicki, B. & E. Arias. 2016. A beautiful new yellow salamander, genus *Bolitoglossa* (Caudata: Plethodontidae), from the northeastern slopes of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Zootaxa* 4184: 329–346.
- Muñoz-Chacón, F. & R. D. Johnston. 2013. *Amphibians and reptiles of Costa Rica. A pocket guide in English and Spanish*. San José: Zona Tropical Publication: 215 pp.
- Padial, J. M., T. Grant & D. R. Frost. 2014. Molecular systematics of terraranas (Anura; Brachycephaloidea) with an assessment of the effects of alignment and optimality criteria. *Zootaxa* 3825: 1–132.
- Ron, S. R., P. J. Venegas, M. Ortega-Andrade, G. Gagliardi-Urrutia & P. E. Salerno. 2016. Systematics of *Ecnomiophyla tuberculosa* with the description of a new species and comments on the taxonomy of *Trachycephalus typhonius* (Anura, Hylidae). *Zookeys* 630: 115–154.
- Señaris, J. C. 1999. Una nueva especie de *Hyalinobatrachium* (Anura: Centrolenidae) de la Cordillera de la Costa, Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 152: 133–147.
- Savage, J. M. 2002. *The Amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas*. Chicago: The University of Chicago Press, 934 pp.
- Solórzano, A. 2004. *Serpientes de Costa Rica: distribución, taxonomía e historia natural / Snakes of Costa Rica: distribution, taxonomy, and natural history*. Santo Domingo de Heredia: INBIO, 791 pp.

César L. Barrio-Amorós*

* Doc Frog Expeditions. E-mail: cesarlba@yahoo.com

Amphibians of the Península de Paria: a pocket field guide

Amphibians of the Península de Paria: a pocket field guide



Gilson A. Rivas, Mayke De Freitas,
Hinrich Kaiser, César L. Barrio-Amorós
& Tito R. Barros



This is a very attractive and informative field guide to an area of considerable biogeographic importance—the northern coast of Venezuela and the submerged land bridge that once united Tobago and Trinidad to South America. Their accounts document 25 species and mention the presence of an undocumented species of *Gastrotheca*. For each species, there is a brief morphological description and a more extensive description of coloration in life. Natural history information and known distributions are also provided, emphasizing the level of endemism to the peninsula. Lastly, the authors offer their impressions of the conservation status of each species. No fewer than 10 spe-

Rivas, Gilson A., Mayke de Freitas,
Hinrich Kaiser, César L. Barrio-Amorós &
Tito R. Barros

2018. [1st ed.]. [Frankfurt A. M.]:
Fundación Thomas Merle / Oro Verde, Die
Tropenwaldstiftung / Chimaira Verlag /
Universidad del Zulia / The Biodiversity Consultancy,
[20] pp. [folding].
ISBN: 978-3-89973-252-8 (English);
ISBN 978-3-89973-251-1 (Español).

cies are known from the slopes of Cerro Humo. Some hints of the number of visits made by the authors are available in the sections discussing conservation status. It would have been helpful to have a more detailed account of the amount of field work done prior to preparing the field guide.

Determining conservation status of a species requires more than a species list compiled from a few visits. Such data as person/nights for each locality and for each visit begin to offer some relevant data to conservation status. As a person having invested thousands of nights in Andean forests of Colombia and Ecuador, I believe (or know) it crucial to detect the preferred microhabitat of each species (so as to collect an adequate series). “Impressions” are merely that, they do not constitute relevant data for the task.

Before they consider a second edition, they need to develop their strategy to evaluate conservation status for each endemic species and then execute that strategy or abandon commentaries (aside from the trivial, habitat destruction) about conservation status. That said, this is a beautiful little field guide that can facilitate most identifications. Whether or not it is complete (which I doubt), it is a very useful tool for ecotourists and a useful summary for those of us concerned about biogeography.

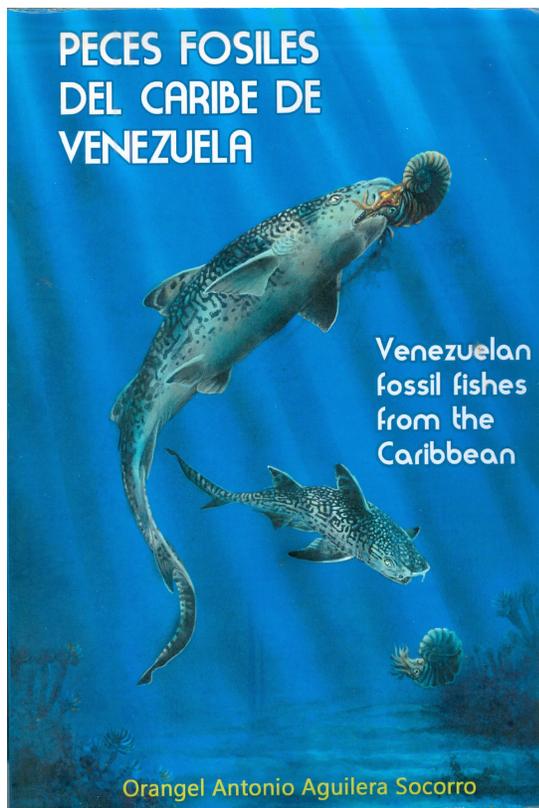
John D. Lynch*

* Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (Silla 41) e Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Peces fósiles del Caribe de Venezuela. Venezuelan fossil fishes from the Caribbean

Aguilera Socorro, Orangel Antonio

2010. [Venezuela]: GeoBio Consultores, C. A., viii + 255 pp. + [i]. ISBN-13 978-0-615-40127-0, ISBN-10 0615401279 (tapa blanda)



Contenido: Prefacio; Introducción; El Mar Caribe, pasado y presente; Formas primitivas de peces en Venezuela; Peces del Caribe venezolano. Biodiversidad. Pesquerías. Extinción; Corredores paleontológicos de Venezuela; Breves notas de la paleontología y algunas aplicaciones prácticas; Guía de identificación de los peces fósiles marinos de Venezuela; Aspectos paleoecológicos; Paleodiversidad; Bibliografía; Agradecimientos.

No es común encontrar un libro sobre fósiles de Venezuela, a pesar de que se enumeren en este momento, alrededor de media docena de títulos exclusivamente dedicados a este tema, aparecidos en los últimos 20 años. El descubrimiento de la diversidad fósil no es un trabajo inmediato que se pueda lograr individualmente y operando desde un solo punto. Así, que lo que pueda conocerse en Venezuela en relación al registro fósil se debe a un trabajo acumulativo favorecido por la tradición de exploración petrolera de su territorio, que a partir de 1911, hizo que precisamente la geología y su disciplina conexas, la paleontología se convirtieran en las ciencias naturales que más rápido alcanzaron cierto desarrollo y madurez en este país. Aun así, llegó un momento en el que la exploración de campo o disminuyó o se detuvo, para dar paso a actividades de perforación de pozos y producción de petróleo, dejando todavía mucho por descubrir y develar de la biota extinta en el pasado geológico venezolano.

Esta publicación es una obra bellamente ilustrada que fue aparentemente una producción privada. Constituye la síntesis de años de investigaciones y descubrimientos realizados por su autor básicamente en los ámbitos de la ictiología, la paleontología, la biología marina y en menor grado la geología. La porción introductoria contextualiza al lector en el espacio geográfico y en la línea del tiempo geológico del norte venezolano a la vez que ensaya la revisión de los antecedentes en el estudio descriptivo de los peces fósiles venezolanos. Muchos de los trabajos oportunamente citados, corresponden a investigaciones relativamente recientes efectuadas principalmente en afloramientos geológicos del occidente venezolano, y en particular de la Sierra de Perijá, donde destacó el trabajo exploratorio que desarrolló John Moody, Jr., del Museo de Biología de la Universidad del Zulia, con algunos colaboradores, entre ellos el propio Aguilera, en la década de 1990.

La sección descriptiva de los peces del Caribe venezolano es general pero razonablemente completa. El autor conoce a fondo esta fauna, a juzgar por sus trabajos previos, en los cuales exploró la diversidad de peces vivientes de la región. El tópicico introduce el original enfoque de los corredores paleontológicos, que es una manera de generar la narrativa de un enlace temporal y espacial entre lo que se conoce puntualmente del registro fósil en el área de estudio que cubre esta obra.

El cuerpo principal del libro es un catálogo taxonómico ilustrado que facilita la identificación paleontológica de restos de peces fósiles, muchos de los cuales pueden estar representados en la fauna viviente. Por ello, aparecen ilustrados no solo los huesos representativos u otolitos fosilizados sino también, mediante fotografías, dibujos y pinturas, los ejemplares representativos de los géneros vivientes que se encuentran también representados en el registro de peces fósiles de Venezuela. Se describen o diagnostican individualmente las especies de peces y en casi todos los casos se ilustran, se les asigna nombre científico y nombre común (en los casos en que ha sido posible) y se proporciona su distribución estratigráfica conocida, aportando también observaciones generales de cada taxón, así como comentarios sobre las relaciones posibles con otras enti-

dades biológicas. Cada muestra fósil ilustrada es referida a alguna colección biológica mediante un código o sigla y se cita su procedencia geográfica. Al cierre de este catálogo aparece una breve sección sobre la paleoecología de los peces marinos caribeños y se hace un recuento general de la diversidad zoológica (invertebrados) asociada a los yacimientos paleontológicos de donde se han reconocido las especies, géneros y familias de peces de los que trata este trabajo. Esta última sección es realmente entretenida aunque se trate de una brevísima ojeada ilustrativa de los crustáceos, equinodermos y poríferos fósiles de esta porción del Caribe.

Debo decir también, que la bibliografía al final del libro lo convierte en una obra de presencia obligatoria en toda biblioteca de ciencias naturales y en particular en la de los ictiólogos especialistas o amantes de la fauna de peces del Mar Caribe.

Las fotografías y pinturas de este libro son de excelente calidad y en particular las ilustraciones correspondientes a reconstrucciones idealizadas de la fauna de peces del pasado, obras del maestro Angel Ulloa merecen ser reproducidas nuevamente en una edición de mayor formato, que pueda ser más asequible, en librerías, a los lectores no especialistas.

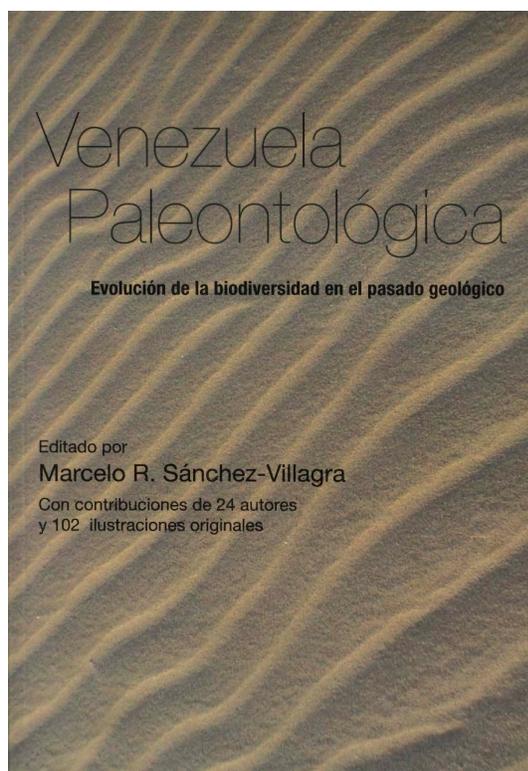
Ángel L. Vilorio*

* Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), km 11 carretera Panamericana, Altos de Pipe, Edo. Miranda 1204, Venezuela. Correo-e: avilorio@ivic.gob.ve

Venezuela paleontológica. Evolución de la biodiversidad en el pasado geológico

Sánchez-Villagra, Marcelo R. (ed.)

2012. Zürich: Universität Zürich, 378 pp. + [ii].
ISBN 978-3-033-03606-2 (tapa blanda)



Contenido: Prólogo; Agradecimiento; La paleontología: estudio de la biodiversidad extinta en un marco evolutivo [A. M. Forasiepi, M. R. Sánchez-Villagra & J. M. Hoyos]; Venezuela, un mosaico biogeodiverso [E. La Marca]; El registro fósil del Paleozoico [I. Horovitz & J. D. Carrillo-Briceño]; Los cefalópodos: los Ammonites y sus parientes [C. Klug & W. Etter]; Diversidad de foraminíferos: animales unicelulares de importancia estratigráfica y económica [R. I. Ayala-Omaña]; Los dinosaurios del Táchira [P. M. Barrett & M. R. Sánchez-Villagra]; El Cretácico marino y su fauna de vertebrados [J. D. Carrillo-Brice-

ño]; El registro fósil del Cenozoico [I. Horovitz & M. R. Sánchez-Villagra]; Paleobotánica: plantas del pasado biológico [E. González-Akre]; El registro sedimentario de Falcón y cambios en vegetación y paisaje en el tiempo geológico [C. Jaramillo y L. Quiroz]; Una introducción a los fósiles de invertebrados [L. M. Pérez]; Cambios del nivel del mar en la cuenca falconiana y relaciones con el sur del continente [L. M. Pérez]; Los peces: diversidad en el Paleo-Caribe y en el Paleo-Orinoco [O. A. Aguilera Socorro]; Los animales vertebrados fósiles de Falcón: una visión desde Urumaco [R. Sánchez]; Diversidad y gigantismo en los cocodrilos fósiles [T. M. Scheyer]; Los roedores, un registro de diversidad y formas gigantes [I. Horovitz]; Los ungulados autóctonos de América del Sur [I. Horovitz]; La diversidad e historia evolutiva de las perezas, cachicamos y sus parientes [F. Straehl, M. Chassagne & A. A. Carlini]; Los dugones de Urumaco [D. Koyabu & R. Sánchez]; Los mastodontes y sus parientes: el registro fósil de los proboscídeos [J. D. Carrillo-Briceño]; Los Carnívoros del Pleistoceno [E. O. Chávez-Aponte & J. D. Carrillo-Briceño]; El origen de la Gran Sabana: pistas del pasado [V. Rull & E. Montoya]; Epílogo del editor; El futuro del estudio del pasado en Venezuela; Autores; Direcciones de los autores; Bibliografía.

Se reúnen en este volumen las visiones particulares de veinticuatro autores de Venezuela y otros países, especialistas en paleobotánica, sistemática de invertebrados y vertebrados fósiles, evolución y paleoecología. Por la manera en que se concibieron los contenidos (enunciados arriba) se colige que éste ha sido un esfuerzo editorial enfocado en abarcar la mayor cantidad de grupos taxonómicos hasta ahora reconocidos en el registro fósil venezolano. Así mismo, la muestra de temas hace cobertura casi completa del territorio geográfico de Venezuela y su regionalización, y de su escala temporal geológica. También es notable la in-

tención de los autores y del editor de popularizar el conocimiento –generalmente disperso en revistas científicas– producto de investigaciones que expertos paleontólogos desarrollan en Venezuela.

No es totalmente evidente para quien no está inmerso en la especialidad, pero cada vez existen más paleontólogos que de una u otra forma se involucran en el estudio de los fósiles de Venezuela, y que avanzan progresivamente hacia territorios y problemas que la mayoría de los venezolanos aún desconocemos. Por esa parte este libro, alimentado parcialmente por contribuyentes que operan desde instituciones extranjeras, en un magnífico texto de divulgación científica para los venezolanos. Su lenguaje es llano y en todos los capítulos se mantiene en niveles comprensibles para quienes no tienen formación en la especialidad. Sus numerosas ilustraciones, todas bien logradas, cumplen

bien la función de ofrecer imágenes complementarias que fijan en la memoria algunos contenidos que de otra forma quizá no podrían ser comprendidos correctamente.

Son particularmente atractivas las reconstrucciones gráficas de los organismos extintos y de los posibles paleoambientes en donde vivieron. Con ello se pretende interesar más a los potenciales lectores del libro con énfasis en los más jóvenes. El aficionado llenará sus expectativas al encontrar artículos independientes, poco retóricos y bastante informativos, de lectura rápida y ligera, que van de lo general a lo local y específico, y que pueden ser leídos de un tirón.

Por su naturaleza amena y generalizante, este pudiera ser el libro de lecturas obligadas para un curso general de paleontología de Venezuela en los primeros años de una carrera universitaria en ciencias.

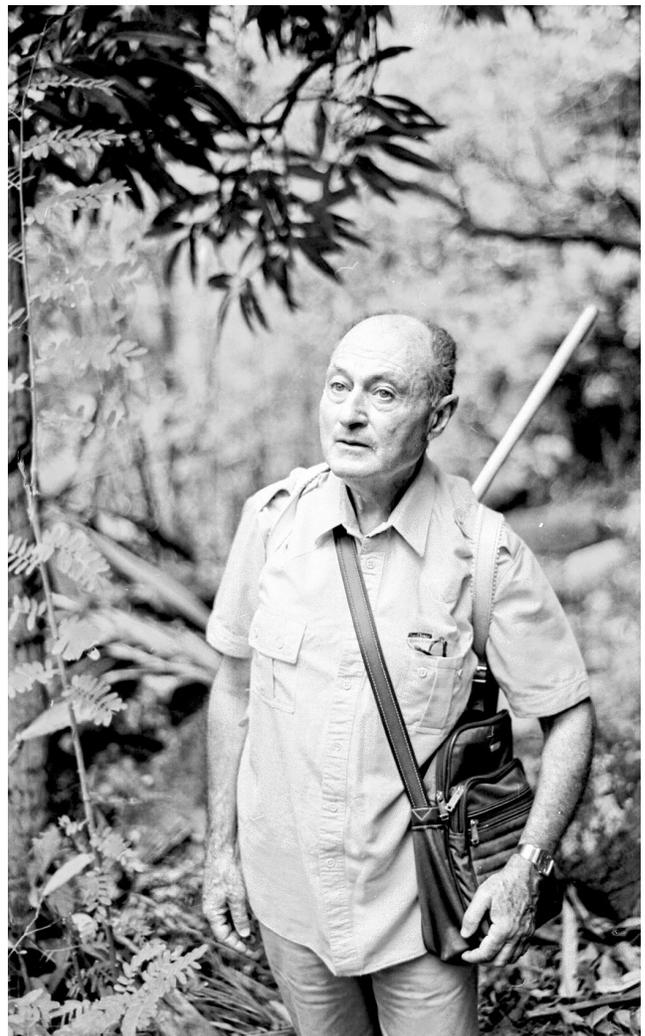
Ángel L. Vilorio*

* Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), km 11 carretera Panamericana, Altos de Pipe, Edo. Miranda 1204, Venezuela. Correo-e: avilorio@ivic.gob.ve

Lazare Botosaneanu: 1927-2012

En mayo del 2000 mi colega Freddy García Rodríguez y yo viajamos por tierra desde Maracaibo a Caracas, para encontrar a Lazare Botosaneanu en el aeropuerto de Maiquetía. Alcanzamos con gran retraso al arribo de su vuelo desde Amsterdam. Nunca antes lo habíamos visto y no teníamos idea de su aspecto. Por intuición me acerqué a un caballero mayor en edad que visiblemente impaciente deambulaba por el pasillo principal empujando un *carrier* con su equipaje. Primero pregunté en inglés si hablaba español. Su respuesta fue “I speak only six languages”. Así que conociéndole con anterioridad a través de cartas en donde demostró su erudición naturalista, en ese momento me di cuenta que era un políglota. En Rumania había aprendido su idioma nativo, y fluidamente el francés y el ruso. En Cuba aprendió el castellano más allá de lo imaginable para un visitante ocasional. Su paso estragado por Alemania le dejó el aprendizaje claro de la lengua teutona, y la etapa de académico refugiado en los Países Bajos le permitió conocer a fondo el holandés. Desconozco donde aprendió el inglés, el cual hablaba con denotado acento latino. Digo esto con gran propiedad pues algunos años después de aquel grato e intenso encuentro de trabajo en el cual convivimos una semana en el oriente venezolano y particularmente en la Isla de Margarita, le pedí que me ayudara a traducir y comparar unos textos de la primera edición –en holandés– de la bien difundida obra “*los piratas de la América*” de Alexander Oexmelin o Esquemeling con los de las correspondientes ediciones en alemán e inglés, todas publicadas en el siglo XVII. Eran textos escritos en variaciones arcaicas de esas lenguas y sin embargo mi recordado amigo me envió de inmediato las traducciones, impecablemente manuscritas, con comentarios inesperados sobre los giros idiomáticos en comparación con lo que debería ser en la gramática moderna.

Al final de una tarde en Margarita, Lazare, Freddy y yo convinimos en desplazarnos con antelación al ocaso a un lugar del río Asunción, donde había un balneario, para ubicarnos convenientemente con las trampas de luz que usamos en esa campaña entomológica para atraer y reco-



Lazare Botosaneanu con su “camisa de Chávez” en el río San Juan, Fuentidueño, Isla de Margarita, Venezuela. 31 de mayo de 2000.

lectar tricópteros. Llegamos al punto seleccionado con los últimos rayos de luz del día. Creo que era un domingo y todavía quedaba un grupo de bañistas retrasado, que agitaba un suculento hervido en un caldero a la leña. Como algunos de los presentes estaban visiblemente ebrios, pedí a nuestro visitante permanecer en la camioneta mientras yo iba a investigar la conveniencia de bajarnos allí y en ese momento. Caminé hacia el grupo sin darme cuenta que Lazare desconociendo por completo mi recomendación se vino dos o tres pasos detrás de mí. Así que al interrogar a uno de los locales, muy pasado de tragos, sobre si les importaba o no nuestra presencia, Lazare, hombre de personalidad muy dominante inmediatamente intervino en la conversación. Nuestro interlocutor torso desnudo lo miró fijamente y halándole una charretera de la camisa de khaki tipo safari, le espetó con acento oriental y a una velocidad que hizo de sus palabras un torrente casi ininteligible para mí: “quítate esa verga chico, que te pareces a Chávez”. Seguro de que Lazare no había entendido ni una vocal de aquella frase que me sonó a ofensa, por lo intempestiva, le sugerí que volviéramos de inmediato a la camioneta y esperáramos un rato antes de instalarnos con las luces en la orilla del río. No tenía ningún ánimo de trabar diálogo con un borrachito impertinente. Así hicimos y luego de diez minutos de silencio, sentados dentro del automóvil, Lazare me preguntó, “¿qué fue lo que dijo ese tipo, que me parezco a Chávez?”. Así era su oído, agudísimo para los idiomas.

Otro día recibimos repetidas recomendaciones de alojarnos en el lujoso “hotel del alemán”, en el Valle del Espíritu Santo. Llegados al sitio, sin duda muy agradable y gallardamente adornado de jardines y piscinas, me bajé del vehículo e ingresé a la recepción del hotel. Allí estaba “el alemán” tomando champán con una dama, y ante mi presencia se levantó poniéndose a la orden. Empezando yo apenas a averiguar sobre la posibilidad de tomar alojamiento, irrumpió violentamente Lazare hablando alemán a todo volumen y sorprendiendo al anfitrión, quien rápidamente tomó control del interrogatorio, contestándole con diligencia. Aquello fue un careo en el cual me pareció que el dueño del hostel ponía condiciones mientras Lazare regateaba precios. De pronto la conversación paró en seco y Lazare nos dijo con mucho ímpetu y en correcto castellano “listo, nos quedamos aquí esta noche. Me parece un lugar simpático, pero antes quiero ir a comer a otro sitio”. Bajamos el equipaje y nos instalamos Freddy y yo en una cabaña, Lazare en otra. Inmediatamente salimos en busca de la cena. En el trayecto el políglota hizo el siguiente comentario: “que horrible y vulgar habla ese señor. No es alto alemán, no creo que sea alemán. Seguramente es austríaco”. Al regreso “el alemán” nos agasajó con un trago de brandy en el bar, mientras Lazare se divertía con él, poniéndole

el desafío de adivinar su propia nacionalidad. “El alemán”, quien efectivamente resultó ser austríaco, no pudo descubrir el origen del enigmático visitante. No fue sino hasta el último día que Lazare le reveló que era rumano.

Al terminar la primera semana de junio de 2000, dejamos a Lazare Botosaneanu en una calle del centro de Caracas, un domingo por la tarde, desde donde lo vimos tomar un taxi al aeropuerto. No tuvimos la oportunidad de volverlo a encontrar, pero durante cada año de la década siguiente recibimos sus amables saludos en cartas, postales y tarjetas de navidad, así como sus publicaciones. La noticia de su fallecimiento el 19 de abril de 2012 nos llegó tardíamente a través del obituario publicado por sus colegas del Instituto de Espeleología “Emil Racoviță” (pronunciado racovitz) (Negrea & Nitzu 2012). Otros autores le dedicaron notas biográficas y necrológicas en las cuales es posible documentarse bien sobre la trayectoria de vida y la extensa obra de este amigo sabio, nacido en el país del imaginario Conde Drácula (Bănărescu 2001, Viloriu [2001], Cobolli 2013, González 2013a 2013b, Noteboom & Jaime 2013). Por ser estas fuentes bastante exhaustivas, sobre todo en lo que se refiere a la obra científica publicada por Botosaneanu, este obituario necesariamente se limitará a recolecciones de pasajes notables de las conversaciones del autor con este naturalista rumano.

Nativo de Bucarest (27.v.1927) y de raíces judías, fue bautizado Lazar Botoșeneanu. Lazare Botosaneanu fue su nombre público en la comunidad científica (aparentemente por error de un impresor, en un momento temprano de su carrera). Su interés por las ciencias naturales despertó a edad muy precoz, llegando adolescente a la Facultad de Biología de la Universidad de Bucarest, donde obtuvo su título a la edad de 22 años. Paso seguido, se hizo asistente de Traian Orghidan en la cátedra de hidrobiología de su propia facultad y en 1956 fue transferido como investigador al Instituto de Espeleología “Emil Racoviță”, donde uno de sus mentores, el célebre Profesor Constantin Motaș, hombre visionario y ambicioso, habría sido responsable ese mismo año de reorganizar y elevar tal institución a una categoría superior, al punto que en años subsiguientes alcanzó renombre internacional por el desarrollo que allí tuvo –y tiene– el estudio de la fauna subterránea, principalmente la del medio acuático. Fue allí donde Lazare (“Boto” para los amigos que le tuvimos confianza), principalmente entomólogo especializado en el estudio de insectos del orden Trichoptera, se hizo también especialista en estigología (la ciencia de las aguas subterráneas), taxónomo mundial de crustáceos isópodos cavernícolas y ecólogo de las aguas profundas.

Fue un extraordinario explorador de la naturaleza. A la luz de las lámparas para atraer sus tricópteros, en las ho-

ras tempranas de aquellas noches inolvidables de la Isla de Margarita, nos relató, con cierto orgullo altivo, la aventura más difícil y determinante de su vida: la salida forzada de la República Socialista de Rumania en 1978 (plena época de oro del presidente Nicolae Caeușescu, ejecutado en 1989 junto a su esposa Elena, luego de ser acusados de genocidio). Botosaneanu fue un rebelde en contra de las condiciones impuestas a las instituciones científicas de Rumania por el régimen personalista de Caeușescu y opuso resistencia públicamente, manifestando su repudio argumentado dentro y fuera de su país, notablemente a través de las desafiantes cartas de denuncia que enviaba periódicamente a Radio Free Europe (emisora anticomunista en ese momento asentada en Munich, financiada por el gobierno de los Estados Unidos de América y dirigida a audiencias disidentes de Europa del Este).

Con su profesor y colega Orghidan, Lazare Botosaneanu había sido uno de los líderes de una importante delegación de espeleólogos rumanos que estuvo visitando Cuba durante varios años como contraparte de un convenio binacional de cooperación entre academias para la exploración científica de las cuevas de la isla. Entre 1969 y 1973 hubo extraordinarias campañas de exploración subterránea y descubrimientos, que resultaron en una colección de numerosos trabajos científicos conjuntos producidos por investigadores de los países cooperantes. Su publicación en cuatro volúmenes (*Résultats des expéditions biospéologiques cubano-roumaines à Cuba 1973-1983*), impresos por la academia rumana en Bucarest, fue un acontecimiento para la disciplina científica de la exploración de cuevas en el ámbito latinoamericano. El frontispicio del primer volumen (Orghidan *et al.* 1973) es una fotografía del equipo explorador rumano junto al Presidente de Cuba, Fidel Castro. Allí puede verse al joven Lazare Botosaneanu en plena madurez. No obstante, el inicio de la serie coincidió con el apogeo de la confrontación pública que libraba Boto contra su adversario, el presidente rumano. Por varios años la denuncia pública retadora y locuaz del brillante investigador motivó el asedio policial a su persona y a los miembros de su familia, terminando en su expulsión del país en 1978. Por orden del gobierno rumano, cuando la edición comenzaba apenas a circular, se cortaron a mano, una por una, las hojas del frontispicio de este libro, suprimiéndose así la imagen ignominiosa del intelectual opositor. Con ademán burlón, Botosaneanu recomendaba a quien esto escribe, tratar de conseguir una de las raras copias originales que sobrevivieron a la mutilación, con la foto de Castro y los espeleólogos rumanos, un verdadero tesoro de colección para los bibliófilos puristas.

Recuerdo este hombre conversador, discutiendo y empecinado, excepcionalmente culto y reciamente chistoso,

amante de la buena comida, la buena bebida y la buena música; un *bon vivant* que se me antojaba vampiresco, recomendándome “para el beneficio de la bioespeleología venezolana” explorar bien las cuevas de ambientes anchihalinos de la región de Chichiriviche, en la costa oriental del estado Falcón, a su manera de ver “lo más prometedor del país”. Consejo que proseguí, cumpliendo póstumamente sus deseos en 2014 y 2015, cuando reubicamos y exploramos las mismas cavernas costeras donde Botosaneanu, su colega holandés Jan Stock (autoridad mundial en anfípodos, fallecido prematuramente) y algunos estudiantes de la Universidad de Amsterdam (entre ellos Jos Notenboom) descubrieron novedosas formas animales (Botosaneanu 1983, Stock & Botosaneanu 1983). Una estudiante del sabio rumano, Sylvia van Lieshout (1983), describió, como resultado de las recolectas efectuadas durante esa expedición de la Universidad de Amsterdam a Venezuela, la especie estigobionte *Calabozoa pellucida*, un minúsculo crustáceo isópodo recuperado de aguas freáticas de los llanos de Calabozo, tan raro que ameritó ser ubicado en un suborden zoológico propio, Calabozoidea.

Tuve la buena fortuna y el honor de establecer comunicación con este insigne zoólogo rumano en ocasión del descubrimiento, por parte del montañista y espeleólogo venezolano Leonel Lanier (hijo de cubanos, nacido en México, criado en Caracas, residente en Machiques de Perijá, estado Zulia) de un curioso isópodo cirrolánido estigobionte, que logramos recolectar en la Cueva de Toromo, Sierra de Perijá, en 1992. Una vez en el laboratorio procedí a examinar las muestras. Por ciertos rasgos morfológicos del peculiar animal, de talla gigante en comparación con lo entonces conocido, me fue imposible determinar su familia taxonómica con certeza. Fue entonces cuando escribí una carta a Boto a la cual agregué unos dibujos de ciertas estructuras llamativas. Su respuesta no se hizo esperar. Me pidió que completara las ilustraciones, dándome indicaciones sobre que había que observar para lograr mis objetivos. Decidí entonces remitirle el material biológico con los nuevos dibujos y a la vuelta de correo recibí un manuscrito en caligrafía de escuela, escrito con pluma fuente, tinta azul. Me impresionó ver en el papel esa muestra de talento, conocimiento y organización mental. Fue necesario visitar nuevamente la localidad tipo para la toma de datos ambientales y recolectar más especímenes. Así trabajamos juntos en la descripción de *Zulialana coalescens* (Botosaneanu & Viloria 1993) e iniciamos la relación profesional y de amistad que nos llevó al otro extremo de Venezuela para una segunda colaboración, esta vez en el campo de la entomología (Botosaneanu & Viloria 2002).

He mencionado en otra ocasión (Viloria [2001]) que de la dilatada y destacada obra científica de Lazare Botosanea-

nu, investigador relevante para la zoología y la espeleología de Venezuela, hay dos trabajos sintéticos mayores que por su significado científico y largo alcance lo consagran dentro de la biología para la posteridad. Se trata en primer lugar del voluminoso catálogo de la fauna estigal mundial, *Stygofauna mundi*, que compiló y editó con ejemplar disciplina y paciencia admirable (Botosaneanu 1986), y en segundo los “estudios en crenobiología” (Botosaneanu 1998) en cuyas páginas desarrolló su propia hipótesis sobre el origen de la fauna de los manantiales, interfase entre lo acuático epigeo y lo estigal.

El paso de Lazare Botosaneanu por este planeta ha dejado una huella humana, profunda y de progreso en la zoología, la entomología y la bioespeleología. Su partida nos entristeció y lo extrañamos. Nuestro intercambio fue breve pero intenso, como el avistamiento de una estrella fugaz, que por extraordinario y telúrico se queda en la memoria.

REFERENCIAS

- Bănărescu, P. 2001. Dr. Lazare Botoșaneanu at 75 years. *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"* (Bucarest), 43: 437-456.
- Botosaneanu, L. 1983. First record of an Anthurid isopod (*Cyathura univam* sp.n.) on the South American continent. *Bijdragen tot de Dierkunde* 53(2): 247-254.
- Botosaneanu, L. (ed.). 1986. *Stygofauna mundi. A faunistic, distributional and ecological synthesis of the world fauna inhabiting subterranean waters (including marine interstitial)*. Leiden: E. J. Brill / Dr. W. Backhuys, 740 pp.
- Botosaneanu, L. (ed.). 1998. *Studies in crenobiology. The biology of springs and springbrooks*. Leiden: Backhuys Publishers, 261 pp.
- Botosaneanu, L. & Á. L. Viloría. 1993. *Zulialana coalescens* gen. et spec. nov., a stygobitic cirolanid (Isopoda, Cirolanidae) from a cave in northwestern Venezuela. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie* 63: 159-173.
- [reproducido en 1994. El Guácharo, *Boletín de divulgación espeleológica* 35: 1-15, 1994].
- Botosaneanu, L. & Á. L. Viloría. 2002. The caddisflies (Insecta: Trichoptera) of Isla de Margarita (Venezuela) –with description of two new species. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Deutsche Entomologische Zeitschrift* 49(1): 105-111.
- Cobolli, M. 2013. Lazare Botosaneanu ‘naturalist’ 1927-2012. *Subterranean Biology* 10: 61-73.
- González, M. A. 2013a. Obituario / Obituary. In *Memoriam: Lazar Botosaneanu (1927-2012)*. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)* 20: 1-3.
- González, M. A. 2013b. In *Memoriam: «Naturalist» Lazar Botosaneanu (1927-2012)*. *Braueria* 40: 5-23.
- Negrea, St. & E. Nitzu. 2012. In *Memoriam. Lazar Botoșaneanu [sic] (1927-2012)*. *Travaux de l'Institut de Spéologie "Émile Racovitza"* 51: 81-90.
- Notenboom, J. & D. Jaume. 2013. Lazare Botosaneanu ‘naturalist’ 1927-2012. *Subterranean Biology* 10: 61-73.
- Orghidan, T., A. Núñez Jiménez, L. Botoșaneanu, V. Decou & St. Negrea (eds.). 1973. *Résultats des expéditions biospéologiques cubano-roumaines à Cuba*. București: Editura Academiei Republicii Socialiste România, 424 pp.
- Stock, J. H. & L. Botosaneanu. 1983. Première découverte d'amphipodes Gammaridae du groupement de hadziides dans des eaux souterraines de l'Amérique du Sud. Description de *Metaniphargus venezolanus* sp. n. *Bijdragen tot de Dierkunde* 53(1): 158-164.
- van Lieshout, S. E. N. 1983. Calabozoidea, a new suborder of stygobiont Isopoda, discovered in Venezuela. *Bijdragen tot de Dierkunde* 53(1): 165-177.
- Viloría, Á. L. [2001]. Noticiero espeleológico. Visita del Dr. Lazare Botoșaneanu a Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 34: 75-76.

Ángel L. Viloría*

* Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), km 11 carretera Panamericana, Altos de Pipe, Edo. Miranda 1204, Venezuela. Correo-e: aviloría@ivic.gob.ve

Instrucciones a los Autores

El manuscrito debe enviarse al Editor por correo electrónico. Una carta de presentación debe acompañar el manuscrito resaltando la relevancia para la revista *Anartia*. En la carta de presentación, los autores deben también incluir sugerencias de al menos dos expertos como revisores para el artículo. En el caso que un artículo sea aceptado, el autor a cargo de la correspondencia recibirá una prueba de imprenta para su corrección antes de su publicación. Una vez se imprima el artículo, el autor lo recibirá como archivo de documento portátil (pdf). Este archivo será de libre difusión. El autor podrá comprar separatas impresas si así lo desea. Para ello deberá manifestarlo con anterioridad al Editor.

El texto debe redactarse en español o inglés, en letra Garamond (12 pts), a doble espacio, justificado a la derecha y con un margen de al menos 3 cm. Las medidas deben expresarse en unidades métricas, igualmente los símbolos, nombres de publicaciones, y otros que requieran abreviaturas, deben expresarse según normas o recomendaciones internacionales. Evitar separar las palabras al final de cada línea en el margen derecho.

Los nombres científicos deberán escribirse en *italicas* al igual que las palabras en idiomas distintos al utilizado en el texto. Se sugiere minimizar el uso de notas al pie de página.

TÍTULO: Debe ser conciso, breve y expreso en lo referente al contenido, se presentará encabezando la primera página, seguido de el (los) nombre (s) de el (los) autor (es), debajo de los cuales se escribirá la dirección postal correspondiente (preferiblemente de la institución donde se realizó el trabajo y el correo electrónico del autor responsable o principal).

RESUMEN: Antecediendo al texto, se presentará en español e inglés (Abstract). Todos los resúmenes deben informar suficientemente acerca del contenido del artículo, y en ningún caso podrá exceder de 300 palabras. A continuación se escribirá una lista de cinco palabras clave, tanto en español como en inglés.

FIGURAS (Figs.). Todos los tipos de ilustración (dibujos, gráficos, fotografías, etc.) son considerados figuras. Estas se enumerarán consecutivamente en números arábigos y deben presentarse en archivos separados individualmente, denominados de acuerdo a la numeración correspondiente. Los formatos de tamaño de las ilustraciones deben ser proporcionales y cónsonos con las dimensiones actuales de la revista (hoja tamaño carta, doble columna). Se considerarán solamente ilustraciones de buena calidad y suficiente resolución, en blanco y negro o a color (imágenes en jpg, tiff o png, 300 dpi o más).

La nitidez es crítica al momento de garantizar buena calidad en la reproducción. Las ilustraciones a color serán costeadas por

el (los) autor (es), para lo cual es necesario establecer las condiciones con el comité editorial. Se recomienda incluir una escala gráfica en las ilustraciones, así como verificar que éstas sean de dimensiones razonables (tamaño, grosor y dimensión de líneas y símbolos) que permitan eventuales reducciones sin pérdida notable de nitidez. Las leyendas de las figuras (y tablas) deben ser explícitas y presentarse en forma de lista numerada al final del texto, pero antes de las figuras.

TABLAS: deben ser simples y claramente estructuradas. La información presentada en las mismas no debe aparecer repetida idénticamente en el texto. Se presentarán por separado del texto y numeradas consecutivamente (en números arábigos). Las leyendas de las tablas deben escribirse a manera de lista numerada al final del artículo, junto a las figuras.

REFERENCIAS: En el texto, deben citarse las referencias, utilizando el apellido del autor (o autores), seguido del año de la publicación, todos entre paréntesis; o utilizar la variante de incluir sólo la fecha entre paréntesis, antecedida del nombre del autor citado coherentemente en el contexto; si son varios los autores, se cita el principal, seguido de la notación *et al.* [p. ej., Jordan *et al.* 1962 o Jordan *et al.* (1962)].

La Bibliografía se anotará al final del artículo en orden alfabético y según el modelo siguiente:

- Cáceres, L., A. Amézquita & M. Ramírez-Pinilla. 2006. Comportamiento y ecología de la deposición de larvas en la rana venenosa de Santander, *Ranitomeya virolinensis* (Amphibia: Anura). Pp. 334–335. II Congreso Colombiano de Zoología. Santa Marta, Colombia.
- López, C.L. 1986. *Composición, abundancia y distribución de las comunidades zooplanctónicas del Embalse de Manuelote (Río Socuy, Edo. Zulia)*, Maracaibo. Facultad Experimental de Ciencias, Universidad del Zulia, Maracaibo, 150 pp. [Tesis de grado].
- Oldroyd, H. 1970. *Collecting, preserving and studying insects*. London: Hutchinson Scientific and Technical, 336 pp.
- Plant Name Project, The. 1999. *International Names Index*. <http://www.ipni.org> [consultado el 10 de octubre de 2000].
- Simpson, B.B. 1978. Quaternary biogeography of the high montane regions of South America. Pp. 157–188. In: Duellman, W.E. (ed.). *The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal*. Lawrence: University of Kansas Museum of Natural History.
- Slowinsky, J.B. & J.M. Savage. 1995. Urotomy in *Scaphiodontophis*: evidence for the multiple tail break hypothesis in snakes. *Herpetologica* 51: 338–341.

Este número 28 de ANARTIA,
Publicación del Museo de Biología de la Universidad del Zulia,
se terminó de imprimir el 30 de junio de 2019
en Ediciones Astro Data, S.A.,
edicionesastrodata@gmail.com
Maracaibo, estado Zulia, Venezuela

Contenido

- 5 Editorial
- REVISIÓN**
- 7 Cuantificando la variación de las formas: aplicaciones de la morfometría geométrica alar de Lepidoptera (Insecta)
Abimel Moreno
- ARTÍCULOS**
- 18 Impact of prey availability and competitive interactions with hunters on the ocelot *Leopardus pardalis* (Linnaeus, 1758) population in Macanao Peninsula, Margarita Island, Venezuela
María Abarca, Jon Paul Rodríguez, Margarita Lampo & Włodzimierz Jędrzejewski
- 26 Generic reassignments of satyrine butterflies from Colombia and Venezuela (Lepidoptera: Nymphalidae)
M. Gonzalo Andrade-C., Ángel L. Viloría, Efraín R. Henao-Bañol & Jean-François Le Crom
- SELECCIÓN DEL EDITOR**
- 47 Ostras comestibles (Mollusca, Bivalvia) de las costas marítimas de Venezuela
Oliver Macsotay
- RESEÑA HISTÓRICA**
- 82 Karl Peter Trebbau Millowitsh, educador ambiental y creador de zoológicos. Una breve biografía y bibliografía comentada
Gilson A. Rivas & Jorge M. González
- NOTAS**
- 92 Primer registro del ecotipo oceánico de delfín nariz de botella *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821) en Venezuela
Sergio Cobarrubia-Russo, Manuela Gómez, Cassandra Pereira, Alimar Molero-Lizarraga & Beatriz López-Sánchez
- 94 Primer registro de depredación de *Mannophryne vulcano* (Amphibia, Anura) por el cangrejo de agua dulce *Rodriguezus iturbei* (Crustacea, Brachyura) en Venezuela
Beatriz López-Sánchez, Cassandra Pereira & Enrique Quintero-Torres
- RECENSIONES**
- OBITUARIO**