

ISSN 1315-642X

# ANARTIA

Publicación del Museo de Biología de la Universidad del Zulia



*Ambush Black Flash*

5/1/2020 12:36 PM



*Tremarctos ornatus*. Foto: Marcos Hidalgo



Facultad Experimental de Ciencias  
Universidad del Zulia

Diciembre  
2020

# 31

*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Unpublished articles written in Spanish or English will be considered for publication.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

Ángel Fernández  
Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Venezuela

Robert C. Jadin  
University of Wisconsin, EEUU

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

Aurélien Miralles  
Muséum National d'Histoire Naturelle, Francia

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

Miguel A. Campos Torres  
Universidad del Zulia, Venezuela

Michael Jowers  
Universidade do Porto, Portugal

Jorge Carrillo Briceño  
Universität Zürich, Suiza

Jorge Luiz Silva Nunes  
Universidade Federal do Maranhão, Brasil

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





## Universidad del Zulia

Judith Aular  
*Rectora*

Cleotilde Navarro  
*Vicerrector académico (E)*

Marlene Primera  
*Vicerrectora administrativa (E)*

Ixora Gómez  
*Secretaria (E)*

## 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*

### Fotografía:

Oso andino (*Tremarctos ornatus*) captado por cámara-trampa (color) en actividad de marca y remarca territorial sobre un árbol de "laurel blanco" (*Ocotea* sp, Lauraceae) en bosque nublado del Ramal de Calderas, estado Trujillo, Venezuela. Captada el 01 de mayo de 2020 por Marcos Hidalgo en el marco del proyecto en curso, "Estudio Sobre el Movimiento de la Población de Oso Andino a lo Largo de su Hábitat Fragmentado del Eje Sur de La Cordillera de Los Andes, Trujillo y Mérida, Venezuela".

Esta publicación contó con auspicios de  
Hall S. Dillon II, de Dorn Color, Cleveland,  
Ohio, EEUU y Paleontological Institute and  
Museum, University of Zurich



Paleontological Institute and Museum  
University of Zurich

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

### ARTÍCULOS

7 Taxonomic notes on *Euptychia modesta* Butler, 1867, *Neonympha alcinoe* C. Felder & R. Felder, 1867 and *Euptychia pamela* Hayward, 1957 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae), with descriptions of three new genera, five new species and two new subspecies from Central and South America

Mohamed Benmesbah, Ángel L. Vilorio & Jérôme Murienne

63 Birds at a feeder in an urban garden in Venezuela: abundances, interactions and fruit preferences

Andrés E. Seijas & Sara F. Seijas-Falkenhagen

78 Diversidad de especies y estructura del ensamblaje de mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea) en un paisaje de bosque nublado periurbano en la Cordillera de la Costa, Venezuela

Indiana Cristóbal Ríos-Málaver, Camilo Andrés Olarte-Quiñonez & Ángel L. Vilorio

102 Caracterización de la comunidad de murciélagos del Jardín Botánico de Maracaibo, estado Zulia, Venezuela

Yeyslin N. Tapias, Belkis A. Rivas & Tito R. Barros

### SELECCIÓN DEL EDITOR

114 Elementos botánicos de la dieta del Oso Andino *Tremarctos ornatus* (Carnivora: Ursidae) en el Parque Nacional El Tamá, estado Táchira, Venezuela

Francisco Delascio-Chitty & Edgard Yerena

### RESEÑA HISTÓRICA

121 Baldur Terzenbach (1933-2015), naturalista y taxidermista del Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande

Gilson A. Rivas, Jorge M. González & Rafael Hoogsteijn



---

**NOTAS**

- 126 Apuntes sobre los geocos relacionados a *Gonatodes concinnatus* (O'Shaughnessy, 1881) en Colombia

José Rancés Caicedo-Portilla & Henry Alberto Suárez-Badillo

- 135 Stings in humans by a parasitoid wasp of the genus *Sclerodermus* (Hymenoptera: Bethyridae) in Venezuela

Charles Brewer-Carías, Karen Brewer & Jorge M. González

**OBITUARIOS**

- 138 Oliver T. Macsotay Izak (1940-2020). Un ensayo autobiográfico

Oliver Macsotay

- 142 Francisco Javier Bisbal Enrich (28 de enero de 1953 - 13 de julio de 2020)

Javier Sánchez H.

- 148 Instrucciones a los Autores

## Editorial

En la entrega anterior de la revista, junio de 2020, se hizo una mención, por demás obligatoria, al temprano impacto del SARS-CoV-2, virus causante de la enfermedad tipificada como COVID-19, de rápida transmisión y con tasas de mortalidad alarmantes. Esta última se transformó en poco tiempo en un fenómeno global delicado y en la pandemia más agresiva que la humanidad (por el número de víctimas) haya conocido. Hasta diciembre de 2020 la cifra de personas fallecidas rondaba los 1,7 millones, y cerca de 90 millones de contagios. En el año anterior la ciencia de la salud asumió el reto de curar a los enfermos y por lo tanto fueron ensayados diversos esquemas de tratamientos. Un grupo de instituciones de no menos de quince países se esmeran aún por desarrollar la vacuna con mayor efectividad e inmunidad prolongada. Varios laboratorios y farmacéuticas lograron producirlas y asignarles nombres comerciales (AstraZeneca, BNT162b2 de Pfizer, Moderna, Novavax, Sputnik V, entre otras). En algunos continentes la vacunación masiva ha sido iniciada, sobre todo en Asia y Europa. Desde mediados del año anterior y hasta ahora, la humanidad ha sido objeto de múltiples protocolos de aislamiento y cuarentena sociales, en donde cientos de millones de personas se recogieron en sus hogares; las ciudades quedaron solas, sin ruido, sin movimiento, con escasa contaminación. Estos y otros factores contribuyeron a una recuperación natural impresionante. Donde algunas plantas ya no crecían, allí florecieron distintas variedades. Aquellas escenas de ciencia ficción de las ciudades sin humanos inundadas de naturaleza se convirtieron en nuestra realidad. La fauna silvestre se atrevió a explorar su antiguo nicho invadido y carreteras, avenidas, ciudades y parques urbanos se mostraron amigables con la presencia de esta fauna antes críptica y revelaron su presencia, animales de diversas especies, aún temerosos, merodeando en la inédita oportunidad de verse y de encontrarse con un nuevo bosque, con sus parejas, con sus presas, y hasta de escapar o esconderse de sus depredadores.

En Venezuela, el SARS-CoV-2 fue de menos a más. Su dispersión fue lenta, pero su impacto ha dejado muchas cicatrices y muertes durante el 2020 (113.000 contagios y unos 1.000 fallecidos – Fuente: datosmacro.com). Todavía

sigue en crecimiento, pese a los esfuerzos y al esquema impuesto por el gobierno del 7 + 7, un protocolo que permite dar un lapso limitado de movilidad controlada a muchas actividades humanas en una semana, para luego cesar con otra semana de restricción social. En nuestro país el relativo éxito sobre la pandemia no puede atribuirse sólo a tratamientos médicos y metodologías de restricción social. La enorme crisis debido a múltiples causas ha provocado progresivamente en estos últimos cinco años una migración constante de personas, quienes dejan ciudades, pueblos y al país entero con casas solas, cerradas y una gran cantidad de actividades de todo tipo en suspensión completa. El SARS-CoV-2 no nos hizo correr, ni huir, porque ya veníamos corriendo y huyendo de una situación desesperada. En casi la totalidad del planeta la enseñanza en centros educativos de todos los niveles, incluyendo universidades e institutos de investigación, fue detenida para luego pasar a modalidad *online* o *semi-presencial*. Únicamente a quienes laboran en el campo de la salud les fue prohibido ausentarse de esa forma, debido a que los pacientes afectados por la enfermedad pandémica los requerían a tiempo completo.

Desde hace varios años, en Venezuela todo empezó a tener niveles crecientes de dificultad, y se hizo difícil hasta vivir de manera austera, tocando la sencillez de la pobreza. Pero no había opción. En esa vía los eventos en la espiral decadente nos prepararon para el persistente efecto pandémico 2020-2021. Las universidades están abandonadas en todo el territorio nacional, con un personal a la deriva y con poca atención. La infraestructura educativa, sus edificios y otras obras de importancia o trascendencia histórica fueron relegados y hoy son blanco de continuos robos y saqueos sistemáticos. Éste viene siendo el panorama desolador y común denominador de la academia y núcleos de aprendizaje en el país, agudizado en este último año, cuando el SARS-CoV-2 clausuró al planeta. Será necesaria una reformulación y refundación de todo lo existente y de lo destruido, pero esto deberá hacerse con esmerado cuidado, para no caer en redescubrimientos y hallazgos de segunda. No habrá memoria histórica, ni estadísticas recopiladas en base de datos para sorprendernos de nuestros errores, más aún cuando todo libro de papel es desdeñado si es viejo



y puesto en la basura para los recicladores afortunados o para desaparecer por efecto de la lluvia y el sol. Este fue el caso de una biblioteca de economía, con cientos de libros clásicos, perdida totalmente por el aguacero nocturno del 17 de noviembre del 2020 en la calle 86a con avenida 8 en Maracaibo.

Las revistas científicas en Venezuela (comentarios en el editorial número 29 para las *Ciencias Naturales*) se mantienen por la decisión y pasión desinteresada de sus comités editoriales, personal que lucha y se esmera con un reducido financiamiento directo pero con un equipo humano que asumió un apostolado voluntario y necesario en estos tiempos. De veintiocho revistas activas en la Universidad del Zulia, algunas depredadas internacionalmente con sitios paralelos en la red y sufriendo campañas de descalificación a través de portales de países vecinos, estigmatizadas sin argumentos serios, fue *Anartia* una de las que logró ubicarse entre las diez con mejores índices internacionales (enero 2021, informe técnico RevicyhLUZ, G. Cardozo). Aún con un bajo nivel de citas pero en franco crecimiento, *Anartia*, ahora con un formato físico de mayor tamaño, la inclusión de nuevas secciones (reseñas históricas, ensayo invitado, reseñas y obituarios, entre otros) se permitió una mayor visibilidad e impacto en su

campo de influencia. La adquisición de sus códigos para presentarse bajo formato electrónico y su respectivo depósito legal fue un paso para catapultar su reconocimiento. Por supuesto, sin desmerecer el cuidado por el formato, estilo, revisión exhaustiva de sus artículos y el contenido total de la revista.

La presente entrega de *Anartia* (número 31) contiene cuatro artículos generales: uno de sistemática y otro referido a las aves de comederos artificiales, un tercero de ecología de mariposas neotropicales, y el registro de los murciélagos de un relicto de bosque seco en la planicie de Maracaibo. Una “Selección del Editor”, la cual aborda la alimentación de uno de los mamíferos terrestres más emblemáticos en la lucha por alejarse de la extinción, el Oso Andino (*Tremarctos ornatus*), una reseña histórica sobre un extranjero cuyo trabajo dejó huellas, dos notas: una sobre lagartos diurnos del género *Gonatodes* y otra sobre avispas, y finalmente los obituarios de dos héroes más que también vinieron de otras tierras a Venezuela a dar lo mejor de sí.

Le damos las gracias a los autores, que vieron en *Anartia* el medio actual e ideal para hacer públicas sus contribuciones.

Tito R. Barros & Gilson A. Rivas

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:A422293D-B23C-4C6F-A218-AF5969D39A8C>

**Taxonomic notes on *Euptychia modesta* Butler, 1867,  
*Neonympha alcinoe* C. Felder & R. Felder, 1867  
and *Euptychia pamela* Hayward, 1957  
(Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae), with descriptions  
of three new genera, five new species and two new subspecies  
from Central and South America**

Notas taxonómicas sobre *Euptychia modesta* Butler, 1867,  
*Neonympha alcinoe* C. Felder & R. Felder, 1867 y *Euptychia pamela* Hayward, 1957  
(Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae), con descripciones de tres géneros nuevos,  
cinco especies y dos subespecies nuevas de Centroamérica y Suramérica

Mohamed Benmesbah<sup>1</sup>, Ángel L. Viloría<sup>2,3</sup> & Jérôme Murienne<sup>4</sup>

<sup>1</sup>28T avenue des Pyrénées 31880 La Salvetat-Saint-Gilles, Francia.

<sup>2</sup>Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Apartado Postal 20632, Caracas 1020-A, Venezuela.

<sup>3</sup>Simon Bolivar Professor, Centre of Latin American Studies, University of Cambridge, Alison Richard Building, 7 West Road, Cambridge CB3 9DT, Reino Unido.

<sup>4</sup>Laboratoire Évolution & Diversité Biologique (UMR5174) - Université de Toulouse Midi-Pyrénées, CNRS, IRD, UPS - 118, route de Narbonne, Bât. 4R1, F-31062 Toulouse Cedex 9, Francia.

Correspondence: M. Benmesbah: [modjojojo66@hotmail.com](mailto:modjojojo66@hotmail.com)

(Received: 26-09-2020 / Accepted: 04-12-2020 / On line: 26-02-2021)

ABSTRACT

The identity, status and taxonomic position of seven species of Neotropical satyrine butterflies are discussed and defined: *Euptychia modesta* Butler, 1867, *Euptychia nebulosa* Butler, 1867, *Neonympha alcinoe* C. Felder & R. Felder, 1867, *Euptychia mimas* Godman, 1905, *Euptychia mimula* Hayward, 1954, *Euptychia pamela* Hayward, 1957 and *Cissia gomezi* Singer, DeVries & Ehrlich, 1983. These taxa lately remained in genera such as *Cissia* Doubleday, 1848, *Magneuptychia* Forster, 1964 and *Ypthimoides* Forster, 1964. Based on the particular combination of selected morphological characters and comparative DNA analysis of these and other evidently related species, three new genera (with seven new combinations), five new species and two new subspecies are proposed, diagnosed and described: *Modestia* Viloría & Benmesbah, **gen. nov.**, with four taxa, *M. modesta* (Butler, 1867), **comb. nov.**, *M. gomezi* (Singer, DeVries & Ehrlich, 1983), **comb. nov.**, *M. remypignoux* Benmesbah & Viloría, **sp. nov.** and *M. remypignoux shueyi* Benmesbah & Viloría, **ssp. nov.**; *Malaveria* Viloría & Benmesbah, **gen. nov.**, with nine taxa, *M. alcinoe* (C. Felder & R. Felder, 1867), **comb. nov.**, *M. nebulosa* (Butler, 1867), **comb. nov.**, *M. mimas* (Godman, 1905), **comb. nov.**, *M. ballofi* Benmesbah & Viloría, **sp. nov.**, *M. rodriguezii* Benmesbah & Viloría, **sp. nov.**, *M. rodriguezii risaralda* Benmesbah & Viloría, **ssp. nov.**, *M. bottoi* Benmesbah & Viloría, **sp. nov.**, *M. duponti* Benmesbah & Murienne, **sp. nov.** and *M. mimula* (Hayward, 1954), **comb. nov.**; and *Koutalina* Viloría & Murienne, **gen. nov.**, for a single known species, *K. pamela* (Hayward, 1957), **comb. nov.** Lectotypes of *Euptychia modesta*, *Neonympha alcinoe* and *Neonympha sylvina* C. Felder & R. Felder, 1867, are designated. Variability



in morphology and aspect of the male genitalia is discussed, as well as number of pupils in ocelli and the occasional presence of supernumerary anal ocellus on ventral hindwing.

**Key words:** Argentina, Belize, Bolivia, *Cissia*, Colombia, Costa Rica, DNA, Ecuador, Euptychiina, French Guiana, *Magneuptychia*, Panama, Paraguay, Peru, Venezuela, *Ypthimoides*.

## RESUMEN

Se discuten y definen la identidad, el estatus y la posición taxonómica de siete especies de mariposas satirinas neotropicales: *Euptychia modesta* Butler, 1867, *Euptychia nebulosa* Butler, 1867, *Neonympha alcinoe* C. Felder & R. Felder, 1867, *Euptychia mimas* Godman, 1905, *Euptychia mimula* Hayward, 1954, *Euptychia pamela* Hayward, 1957 y *Cissia gomezi* Singer, DeVries & Ehrlich, 1983. Estos taxones permanecían últimamente en géneros tales como *Cissia* Doubleday, 1848, *Magneuptychia* Forster, 1964 e *Ypthimoides* Forster, 1964. Con base en la combinación particular de caracteres morfológicos selectos y el análisis comparativo de ADN de éstas y otras especies evidentemente relacionadas, se proponen, diagnostican y describen tres nuevos géneros (con siete combinaciones nuevas), cinco nuevas especies y dos nuevas subespecies: *Modestia* Viloría & Benmesbah, **gen. nov.**, con cuatro taxones, *M. modesta* (Butler, 1867), **comb. nov.**, *M. gomezi* (Singer, DeVries & Ehrlich, 1983), **comb. nov.**, *M. remypignoux* Benmesbah & Viloría, **sp. nov.** y *M. remypignoux shueyi*, Benmesbah & Viloría, **ssp. nov.**; *Malaveria* Viloría & Benmesbah, **gen. nov.**, con nueve taxones, *M. alcinoe* (C. Felder & R. Felder, 1867), **comb. nov.**, *M. nebulosa* (Butler, 1867), **comb. nov.**, *M. mimas* (Godman, 1905), **comb. nov.**, *M. ballofi* Benmesbah & Viloría, **sp. nov.**, *M. rodriguezi* Benmesbah & Viloría, **sp. nov.**, *M. rodriguezi risaralda* Benmesbah & Viloría, **ssp. nov.**, *M. bottoi* Benmesbah & Viloría, **sp. nov.**, *M. duponti* Benmesbah & Murienne, **sp. nov.** y *M. mimula* (Hayward, 1954), **comb. nov.**; y *Koutalina* Viloría & Murienne, **gen. nov.**, para una sola especie conocida, *K. pamela* (Hayward, 1957), **comb. nov.** Se designan los lectotipos de *Euptychia modesta*, *Neonympha alcinoe* y *Neonympha sylvina* C. Felder & R. Felder, 1867. Se discute la variabilidad en la morfología y el aspecto del genital masculino, así como el número de pupilas en los ocelos y la presencia ocasional de un ocelo anal supernumerario en la cara ventral del ala posterior.

**Palabras clave:** ADN, Argentina, Belize, Bolivia, *Cissia*, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Euptychiina, Guyana Francesa, *Magneuptychia*, Panamá, Paraguay, Perú, Venezuela, *Ypthimoides*.

## INTRODUCTION

Neotropical nymphalid butterflies of the subfamily Satyrinae have been the subject of fast growing interest during the past two decades. A look over published work on their systematics during the last three years accounts for an exceptional example of fruitful developments: more than 30 papers, of which about half are revisionary (Barbosa *et al.* 2018, Benmesbah *et al.* 2018, Henao-Bañol & Meneses [2018], Matos-Maraví *et al.* 2019, Nakahara *et al.* 2018a, 2018b, 2019a, 2019b, 2019c, 2020, Pyrcz & Nuñez 2018, Pyrcz *et al.* 2018a, 2018b, 2018c, 2019a, 2019b, 2020, Willmott *et al.* 2018, 2019, Zacca *et al.* 2018, 2020a, 2020b, 2020c, Andrade *et al.* 2019, Brévignon *et al.* 2019, Costa *et al.* 2019, 2020, Espeland *et al.* 2019, Freitas *et al.* 2018, 2019, Henao-Bañol 2019, Nakahara & Gallardo 2019, Orellana *et al.* 2019, Ríos Málaver 2019, Viloría & Luis Martínez 2019).

Based on morphological characters, Costa *et al.* (2016) re-defined the genus *Magneuptychia* Forster, 1964 and restricted it to three species: *Magneuptychia libye* (Linnaeus, 1767), type of the genus by original designation, *M. libyoidea* (Butler, 1866) and *M. lethra* (Möschler, 1883). Later

on, a number of studies in comparative morphology, but also others combining traditional approaches with molecular cladistics at different degrees, have resulted in the progressive resolution of the evident polyphyly of *Magneuptychia sensu lato* (Benmesbah *et al.* 2018, Andrade *et al.* 2019, Nakahara *et al.* 2020). The taxonomy of several of the remaining species within this genus (as presented by Forster 1964 and later Lamas 2004) is still in need of redefinition. Several efforts are being currently addressed to this worthy task.

The aim of this paper is to provide additional information and propose a new taxonomical arrangement to contribute to a more coherent taxonomic reorganization of some butterfly taxa formerly allocated in this complex genus.

The discovery in French Guiana of a new species, previously misidentified as *Magneuptychia modesta* (Butler, 1867) (Brévignon 2008, Brévignon & Benmesbah 2012) prompted us to examine similar looking taxa classified for over 50 years within *Magneuptychia sensu lato*. Our comparative studies, based on morphological character and molecular analyses, revealed the compared set of species to belong to two distinct entities, which are herein described

as new genera: *Modestia* Viloría & Benmesbah, **gen. nov.** and *Malaveria* Viloría & Benmesbah, **gen. nov.** These two genera appear to be close to each other and exhibit some external similarities, which has led to confusion in the past identifications of the species involved.

We discuss the occasional presence of an additional anal ocellus on VHW, the relative importance of the number of pupils on VHW ocelli, the intra- and inter-specific variability in male genitalia and the limits of the DNA analysis. In addition to the new taxa described here, we found that several cryptic species have still to be described. Due to very close habitus and genitalic morphology, scarcity of comparative material as well as accurate collecting data, we were able to describe with sufficient confidence only the taxa for which we had the appropriate information.

We designate the Lectotypes for *Euptychia modesta* Butler, 1867 (Fig. 12a), *Neonympha sylvina* C. Felder & R. Felder, 1867 (Fig. 12b) and *Neonympha alcinoe* C. Felder & R. Felder, 1867 (Fig. 12c) in order to fix their identity and provide the stability necessary for our nomenclatural acts.

Applying similar criteria and using the same methods, we also investigated the identity of *Euptychia pamela* Hayward, 1957. The resulting evidence allowed us to recognize and restore its full specific status, and to justify its separation from any known genera of the Satyrinae. We therefore describe the new genus *Koutalina* Viloría & Murienne, **gen. nov.**, to include this species.

## MATERIAL AND METHODS

Specimens from the following public and private collections (acronyms used throughout the text) were examined for comparative morphological study and to compile distribution data:

- AN: Andrew Neild collection, Saint Albans, United Kingdom.
- DT: David Trembath collection, Dorking, United Kingdom.
- DZUP: Entomological Collection Padre Jesus Santiago Moure, Curitiba, Paraná, Brazil.
- ICRM: Indiana Cristóbal Ríos Málaver collection, Manizales, Colombia.
- IVIC: Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Centro de Ecología, reference collection, Venezuela.
- JMD: John MacDonald collection, Starkville, Mississippi, United States of America.
- JS: John Shuey collection, Indiana, United States of America.
- LCB: Lalita and Christian Brévignon collection, Matoury, French Guiana.
- MB: Mohamed Benmesbah collection, La Salvetat-Saint-Gilles, France.
- MBLUZ: Museo de Biología de La Universidad del Zulia, Maracaibo, Venezuela.
- MIZA: Museo del Instituto de Zoología Agrícola, Universidad Central de Venezuela, Maracay, Venezuela.
- MNHN: Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.
- NHMUK: Natural History Museum, London, United Kingdom.
- ZUEC: Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, Brazil.

The following abbreviations are used throughout the text: DFW—dorsal forewing; DHW—dorsal hindwing; FW—Forewing, FWL—Forewing length, HW—Hindwing, TL—Type locality, VFW—ventral forewing; VHW—ventral hindwing. “\*” indicates specimens from which genitalia have been dissected for study.

A list of the specimens selected for DNA analysis is given.

For morphological examination, the specimens studied had their abdomen removed and soaked in a test tube containing a heated 10% potassium hydroxide (KOH) or caustic soda (NaOH) solution before dissection of their genitalia. Male and female genitalia preserved in glycerol were contained in microvials and each one attached to their respective specimen with corresponding label data. Genitalia were dissected and examined when material was available but in some cases (lack of material, type specimens) this was not possible. Wing venation preparations were performed by dislocating forewing and hindwing from the body; to remove scales, wings were soaked in a 90° alcohol solution for 30 seconds, rinsed with water and then soaked in a caustic soda solution (NaOH, 10%) for one minute; after being rinsed again and dried, wings were mounted on glass slides; references to specimens were attached to each corresponding slide. In most cases only a single specimen per species was prepared and analyzed. Wing venation preparation was not possible for two species (*M. bottoi* **sp. nov.** and *M. gomezi* **comb. nov.**) because only unique specimen were available. Venation was compared between the genera based on their respective type species: *Magneuptychia*: type species *Papilio libye* Linnaeus, 1767; *Emeryus* Zacca, Casagrande & Mielke in Zacca *et al.* (2020a): type species *Satyrus argulus* Godart, [1824]; *Paryphthimoides* Forster, 1964: type species *Neonympha poltys* Prittwitz, 1865; *Cissia* Doubleday, 1848: type species *Papilio clarissa* Cramer, 1775 = *Papilio penelope* Fabricius, 1775. Imago habitus, genitalia and wing venation photos were taken with a Canon Powershot G7X reflex digital camera. Illustrations were edited using the



software GIMP v.2.8 (GIMP team 2016). Specimens were examined by at least one of the authors directly or via photographs, with the agreement of the photographer and the institution authorities where the specimens are housed.

Due to the complexity found in the morphological variation of the butterfly taxa studied, the type series, when possible, has been restricted to a small and coherent biogeographical area, although other specimens were available. For the same reasons, only data from specimens which were identified with good confidence were included in distribution maps and additional data, undetermined specimens were listed under “sp”. We attempted to review all major publications where relevant taxonomic names were cited since the year of their descriptions, with the caveat that some inevitably have been unintentionally missed. The original descriptions of *Papilio argante* Cramer, 1779, *Satyrus argulus* Godart, [1824], *Satyrus grimon* Godart, [1824], *Neonympha alcinoe* C. Felder & R. Felder, 1867, *Neonympha numeria* C. Felder & R. Felder, 1867, *Neonympha numilia* C. Felder & R. Felder, 1867, *Neonympha sylvina* C. Felder & R. Felder 1867, *Euptychia huebneri* Butler, 1867, *Euptychia modesta* Butler, 1867, *Euptychia nebulosa* Butler, 1867, *Neonympha melobosis* Capronnier, 1874, *Euptychia ambigua* Butler, 1876, *Euptychia benedicta* Butler, 1877, *Euptychia mimas* Godman, 1905, *Euptychia mimula* Hayward, 1954, *Euptychia pamela* Hayward, 1957 and *Cissia gomezi* Singer, DeVries & Ehrlich, 1983, were consulted and translated into French and English. Images of the type specimens of all the above mentioned species were examined except for *E. pamela*, *P. argante*, *N. melobosis* and *S. grimon*, whose types have not been located yet or are supposed to be lost. The taxonomic classification follows Lamas (2004) and the descriptive terminology of the wings and genitalia follows Klots (1970), Neild (1996), Kristensen (2003), Peña & Lamas (2005) and Benmesbah *et al.* (2018) with a few modifications (Figs. 1, 2, 4a).

Because of the very similar habitus exhibited by each species treated in this work, we have chosen to describe here their general aspect, to avoid unnecessarily long descriptions and repetition of common elements. Only some particular relevant characters are given under the account of each species.

Male (Figs. 00, 000): *Head*: brown; front and vertex white mixed with brown; eyes hairy and dark brown; antennae light brown with white scales at base on each flagellomere; antennal club dark with tip light brown; labial palpi with elongated white scales medially, and mixed dark brown and white scales laterally. In one species *Koutalina pamela* (Butler) **comb. nov.** front and vertex brown; eyes glabrous, dark brown; antennal club dark; labial palpi with

elongated white scales medially, and short white scales laterally on either sides of a central row of longer dark brown scales. *Thorax*: dark covered with blond setae with greenish-blue reflection; tegulae light brown mixed with reddish and greenish iridescent scales; prothoracic legs whitish; meso- and metathoracic legs light brown, coxae and femora setose. *Abdomen*: dark covered by blond setae with a greenish-ginger reflection. FWL: 0-00 mm, average 0.00 mm (x specimens); FW subtriangular, costal margin convex, apex rounded, outer margin straight, inner margin slightly concave, cubital and radial veins swollen at their base. DFW: ground color brown or greyish brown almost uniform; VFW: ground color brown or greyish brown; submedian and median lines more or less parallel, straight, perpendicular to inner margin running from radius to 2A, median line passing outside the cell and submedian through the middle of the cell, crossing Cu2 origin; submarginal band dark brown, little marked, barely visible, straight from costa to 2A, parallel to precedent lines; one small black ocellus circled by a yellowish /brownish ring in M1-M2 with one or two small white pupils, two others reduced and much less defined, if not vestigial or invisible, in M2-M3 and M3-Cu2; submarginal line thicker, scalloped, running from radius to inner margin, pointing distally in R5 to 2A; marginal line straight, thin, parallel and close to outer margin. DHW: ground color same as DFW; outer margin slightly scalloped; marginal and submarginal lines observable through translucent surface, thin marginal area outside marginal line lighter at tornus; one species *K. pamela* **comb. nov.**, with black ocelli surrounded by yellow ring with 2 tiny white pupils, more or less well defined, in Cu1-Cu2 and Cu2-2A. VHW: ground color same as VFW; one small basal line very close to base, almost non visible; submedian and median lines perpendicular to costa, median line passing through the distal extremity of the cell, and submedian line through the middle of the cell, both lines running from costa to inner margin; a thin dark line almost non visible, very close and parallel to inner margin, joins submedian, median, submarginal and marginal lines; submarginal line thicker, from costa to inner margin, scalloped, composed by more or less straight or curved adjacent segments, basally convex from M1-M2 to Cu2-2A; marginal dark line thin parallel to outer margin from costa to tornus, one species *K. pamela* **comb. nov.**, with marginal line clearly wider between anal part of Cu2-2A and tornus; submarginal area with five ocelli, one in each space between Rs and Cu2, of variable size, usually black circled with yellowish/brownish ring and centered by one or two white pupils, ocellus in M1-M2 well defined with one or two pupils, ocellus in Cu1-Cu2 well defined with two white pupils, ocelli in M2-M3 and M3-Cu1

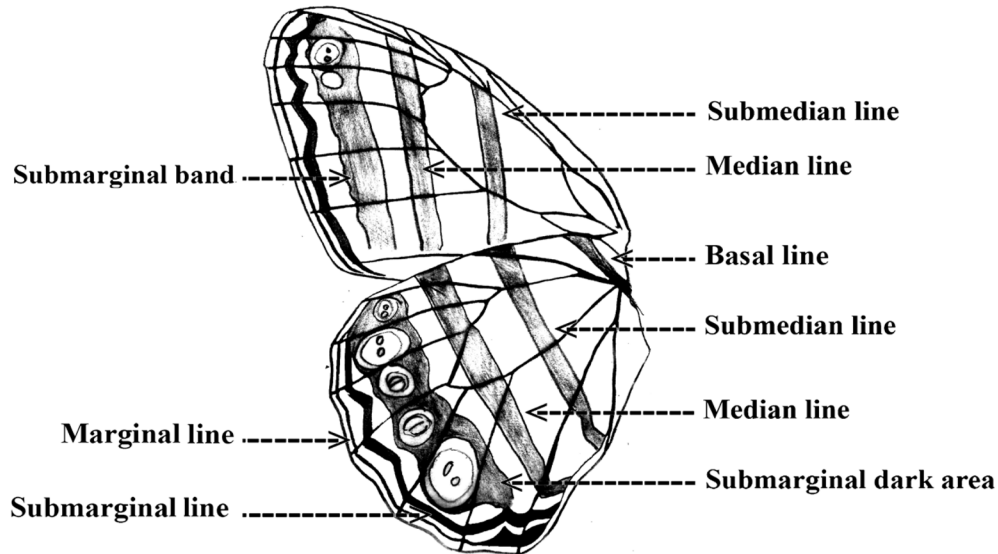


Figure 1. Terminology of wing pattern elements.

more or less well defined, ocellus in M2-M3 usually ovoid slightly displaced basally compared to the others, ocellus in Rs-M1 usually much smaller than precedents, usually well defined, centered by one or two white pupils, all these ocelli surrounded by a thin submarginal dark area; one species *K. pamela* **comb. nov.**, with a sixth ocellus with two pupils in Cu2-2A.

Female (Figs. 00, 000) – FWL: 0-00 mm, average 0.00 mm (x specimens). Usually similar to male, but differs from that by upper side darker or lighter, and global shape of FW more rounded and less elongated with outer margin shorter, giving a more crenulated aspect to HW in some species.

Male genitalia were positioned in a standardized way to best allow comparison. The angle of view in which they are studied and illustrated has an important influence over their perceived aspect (see discussion). For the entire male genitalic structure, it is shown the upper and lateral view (one valva removed); external, inner and upper view for valvae; upper and lateral view for aedeagi. For each species, when possible, several specimens were dissected to evaluate intraspecific morphological stability and variability; the number of specimens dissected are indicated in the examined material section and marked by an asterisk “\*”. We focused mainly on the shape of valvae and aedeagi, which seem, from our experience, to reveal the most informative and discriminating characters. In case of infraspecific variation, we choose to illustrate a specimen that was representative of the majority of the specimens studied. Comments on variability of the male genitalia are also discussed (see discussion).

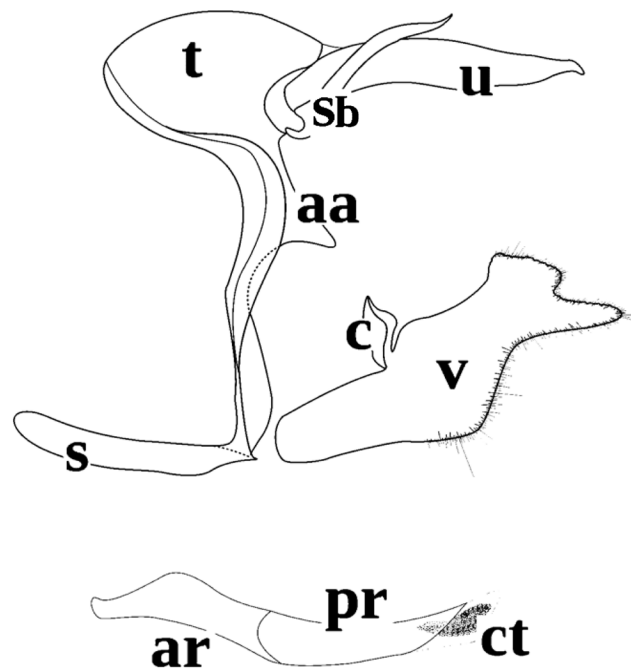


Figure 2. Terminology of male genitalia elements: lateral view and aedeagus: aa: appendix angularis; ar: anterior region of aedeagus; c: costa; ct: cornuti; Sb: subuncus; pr: posterior region of aedeagus; s: saccus; t: tegumen; u: uncus; v: valva.

Female genitalia are also illustrated, but due to few available material at our disposition, not all species could be studied and few specimens were dissected.

DNA extraction was performed using a Chelex protocol (Casquet *et al.* 2012) as in Benmesbah *et al.* (2019). We chose to amplify a short fragment of the 16S mitochondrial rRNA using the Ins16S\_1 primer pair (Clarke *et al.*

2014): Ins16S\_1-F: TRRGACGAGAAGACCCTATA; Ins16S\_1-R: TCTTAATCCAACATCGAGGTC. Despite being originally developed for metabarcoding studies, this fragment has been shown to provide good resolution at the species level in several insect groups (Kocher *et al.* 2017a, 2017b, Talaga *et al.* 2017). Because of its small size (*ca.* 220 bp), it allows to provide good amplification results even from degraded material. Amplification and sequencing was performed on 101 specimens following Kocher *et al.* 2017a, 2017b, of which 84 specimens were represented in Table 1 to avoid unnecessary and non-significant redundancy of the same sequence. Sequences were aligned using Muscle (Edgar 2004) and a Maximum Likelihood analysis was performed in Raxml-ng with a JC substitution model (Jukes & Cantor 1969) as inferred by Modeltest-ng (Darriba *et al.* 2020) and a midpoint rooting.

## RESULTS

### *Modestia* Viloria & Benmesbah, **gen. nov.**

(Figs. 3a-3d)

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:act:3D9F6817-3BF0-48F4-9E65-1695D697AB44>

Type species: *Euptychia modesta* Butler, 1867a; herein designated.

### *Diagnosis* (Figs. 3, 4, 5)

Superficially similar to members of the genera *Emeryus*, *Malaveria* Viloria & Benmesbah, **gen. nov.**, *Koutalina* Viloria & Murienne, **gen. nov.** and *Paryphthimoides* (*sensu* Zacca *et al.* 2020c). It differs from the latter in its larger size and in the number of VHW ocelli: five in *Modestia* Viloria & Benmesbah, **gen. nov.**, six in *Paryphthimoides* as in *Koutalina* **gen. nov.** The ocellar pattern of *Modestia* **gen. nov.**, is characterized by a subapical VFW ocellus in M1-M2 invariably monopupillate (two pupils in *Malaveria* **gen. nov.** and *Koutalina* **gen. nov.**, two vestigial in *Emeryus*). Ventral HW with five ocelli, the ones in Rs-M1 and M1-M2 with single white pupil (five ocelli in *Emeryus* and *Malaveria* **gen. nov.**, six in *Koutalina* **gen. nov.**, but in all these cases with double pupils, see discussion). The upper surface of both wings is brown, uniform, devoid of ocelli (similar in *Magneuptychia* and *Malaveria* **gen. nov.**, but different in *Ypthimoides* Forster, 1964, *Paryphthimoides*, *Emeryus* and *Koutalina* **gen. nov.**, in which there is always at least one or two anal HW ocelli). Forewing venation is most similar to *Emeryus*, especially regarding the origin of R2, proximal and close to the separation of R and M1, but *Modestia* **gen. nov.**, differs by m1-m2 less curved and m2-m3 more curved than in *Emeryus*. *Modestia* **gen.**

**nov.**, differs from *Magneuptychia*, *Paryphthimoides*, *Cissia* and *Koutalina* **gen. nov.**, also by the more curved m2-m3 (straight in all these genera). Hindwing venation, although superficially similar with all the following genera, differs in the significantly higher ratio between discal length/M3 length in *Modestia* **gen. nov.**, when compared to *Magneuptychia*, *Emeryus*, *Paryphthimoides*, *Cissia*, *Malaveria* **gen. nov.** and *Koutalina* **gen. nov.** (Figs. 3, 4, 5). Additional differences with *Malaveria* **gen. nov.**, are discussed under the latter. Male genitalia in the species of *Modestia* **gen. nov.**, bear simple, not ornamented, moderately elongated valvae, with an internal bulge at its distal part, less robust at distal half than those of *Paryphthimoides*, not digitiform like in *Malaveria* **gen. nov.**, or not distally broadened like in *Emeryus* or *Koutalina* **gen. nov.**

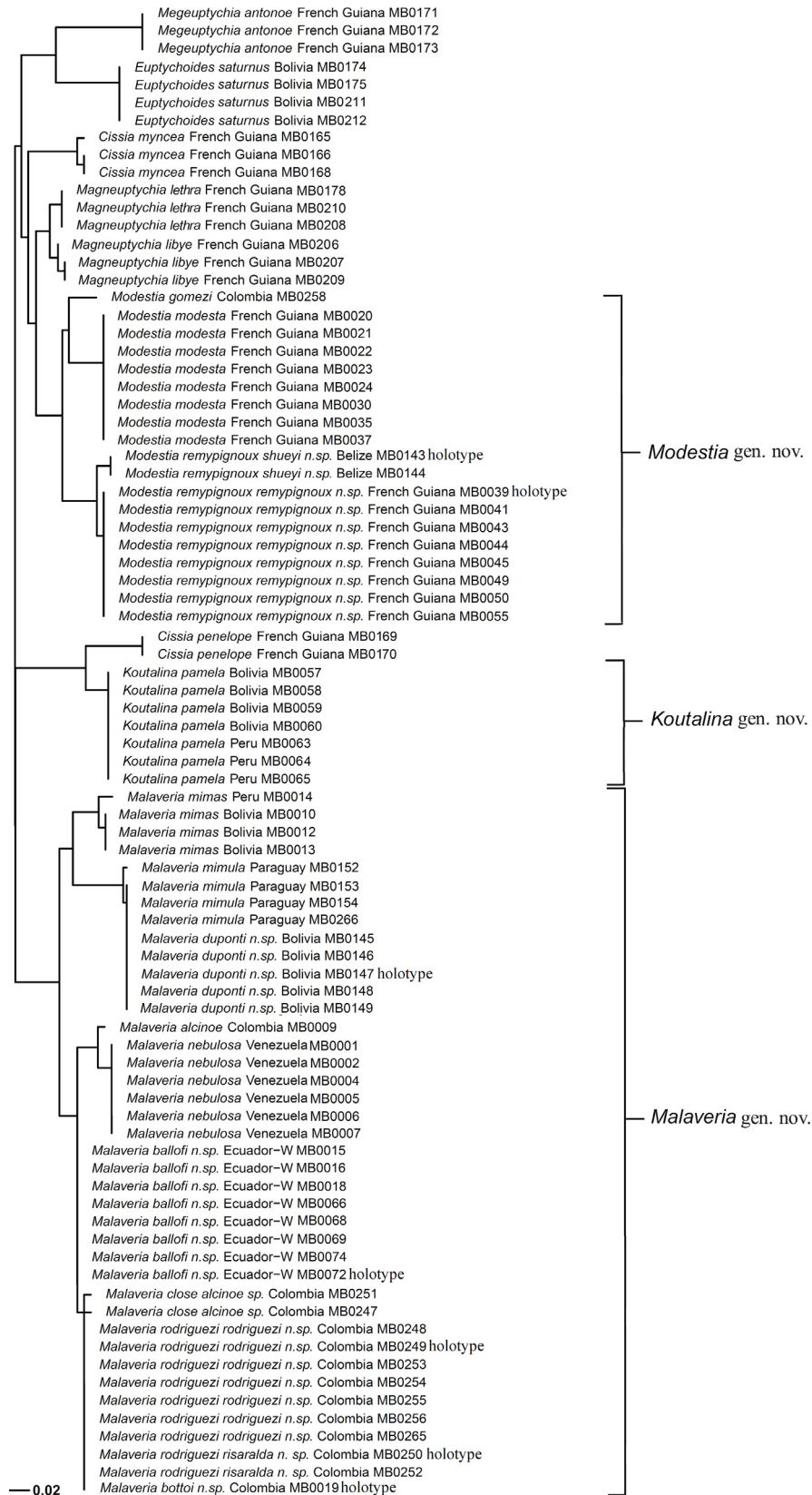
DNA analysis shows a difference ratio between the respective type species of the following genera in comparison to *Modestia* **gen. nov.**, of: 5.9% for *Magneuptychia*, 14.4% for *Cissia* (*sensu stricto*), 10% for *Malaveria* **gen. nov.**, and 10.9% for *Koutalina* **gen. nov.**, which are coherent with generic distances (Tables 1 and 2).

### *Description* (Figs. 3a-3d)

Butterflies of medium size (FWL: 19-23mm), without sexual dimorphism. Wings dorsally brown, devoid of ocelli. Ventrally ground color brown with two darker stripes or bands, crossing both wings more or less in parallel, one through the middle of the discal cell (submedian), the other one median; two dark brown lines, one indented, submarginal, the other marginal, smooth, parallel to outer margin and not wider at tornus. Ventral ocelli, when not vestigial, all black, with white pupils, iris yellow, circled with brown. FW with a subapical M1-M2 ocellus with one pupil, depending on the species there may appear other similar ocelli in M2-M3 and M3-Cu1. Females tend to develop more ventral FW ocelli. HW with five ocelli, Rs-M1 and M1-M2 with single pupil, M2-M3, M3-Cu1 and Cu1-Cu2 with double pupils (but sometimes pupils in M2-M3 and M3-Cu1 either fused, vestigial or not developed). FW venation: Sc markedly swollen at basal third, ending at three fifths of costa, R1 emerging at fourth fifth of discal cell, R2 and R3-R5 emerging close to each other, but clearly separated, R3 emerging half the length of distance between the root of R3-R5 and the bifurcation of R4 and R5; rs-m1 very short and straight, a sixth of the length of m1-m2 (which is convex towards base), m2-m3 slightly curved, twice the length of m1-m2, about same length of m3-cu1; cu1-cu2 straight, twice as long as m3-cu1, Cu2-A2 notably swollen at basal half, A2 independent; HW venation: Humeral present; Sc + R1 ending at first third of costa, Rs emerging nearly at half



**Table 1.** Phylogenetic tree representing genetic distances and relationships among butterfly species of the satyrine genera *Modestia* gen. nov., *Malaveria* gen. nov., and *Koutalina* gen. nov. together with representatives of four additional genera of the Neotropical Euptychiina.



**Table 2.** Representation of the percentage of genetic similarity between the different satyrine taxa sampled for this study. These results were obtained from the analysis of a short fragment of 218-220 base pairs (16S marker) of mitochondrial rDNA.

	<i>M. antonoe</i>	<i>E. saturnus</i>	<i>K. pamela</i>	<i>C. penelope</i>	<i>M. duponti</i>	<i>M. mimula</i>	<i>M. minima</i>	<i>M. bottoi</i>	<i>M. r. rodriquez</i>	<i>M. r. risaralda</i>	<i>M. ballofi</i>	<i>M. nebulosa</i>	<i>M. alcinoe</i>	<i>C. myncea</i>	<i>M. libye</i>	<i>M. modesta</i>	<i>M. gomezi</i>	<i>M. r. remyi</i>	<i>M. r. shueyi</i>
<i>M. antonoe</i>	88.7	83.9	83.0	86.1	86.1	86.9	87.8	87.8	87.8	87.8	88.2	88.2	88.2	85.3	87.4	86.5	86.0	85.1	86.0
<i>E. saturnus</i>	88.7	87.3	86.9	86.8	86.8	88.6	89.5	89.5	89.5	89.5	87.7	87.7	87.7	89.1	90.9	90.4	90.4	88.6	88.6
<i>K. pamela</i>	87.3	87.3	92.8	88.3	88.3	89.1	88.7	88.7	88.7	88.7	89.1	89.1	88.6	87.4	91.0	89.1	88.7	88.7	88.7
<i>C. penelope</i>	87.3	92.8	84.8	84.8	84.8	84.7	85.6	85.6	85.6	85.6	86.0	86.4	86.4	85.7	86.5	85.6	85.1	84.2	84.2
<i>M. duponti</i>	86.1	86.8	88.3	84.8	100.0	94.1	94.1	94.1	94.1	94.1	94.5	93.2	92.7	87.8	91.0	90.9	91.8	90.9	91.8
<i>M. mimula</i>	86.1	86.8	88.3	84.8	100.0	94.1	94.1	94.1	94.1	94.1	94.5	93.2	92.7	87.8	91.0	90.9	91.8	90.9	91.8
<i>M. minas</i>	86.9	88.6	89.1	84.7	94.1	95.4	95.4	95.4	95.4	95.4	95.9	94.1	93.6	90.0	91.4	90.0	90.9	90.4	91.3
<i>M. bottoi</i>	87.8	89.5	88.7	85.6	94.1	94.1	100.0	100.0	100.0	99.5	96.8	97.3	97.3	91.0	92.3	90.9	91.8	90.4	91.3
<i>M. r. rodriquez</i>	87.8	89.5	88.7	85.6	94.1	95.4	100.0	100.0	100.0	99.5	96.8	97.3	97.3	91.0	92.3	90.9	91.8	90.4	91.3
<i>M. r. risaralda</i>	87.8	89.5	88.7	85.6	94.1	95.4	100.0	100.0	100.0	99.5	96.8	97.3	97.3	91.0	92.3	90.9	91.8	90.4	91.3
<i>M. ballofi</i>	87.8	90.0	89.1	86.0	94.5	95.9	99.5	99.5	99.5	99.5	97.3	97.3	97.7	91.4	92.7	91.3	92.2	90.9	91.8
<i>M. nebulosa</i>	88.2	87.7	89.1	86.4	93.2	93.2	94.1	96.8	96.8	96.8	97.3	97.3	98.6	90.5	90.9	90.0	90.4	89.0	90.0
<i>M. alcinoe</i>	88.2	87.7	89.1	86.4	93.2	93.2	94.1	96.8	96.8	96.8	97.3	97.3	98.6	90.0	90.5	89.5	90.0	88.6	89.5
<i>C. myncea</i>	85.3	89.1	87.4	85.7	87.8	87.8	90.0	91.0	91.0	91.0	91.4	90.5	90.0	93.7	93.7	91.4	91.0	91.0	90.5
<i>M. libye</i>	87.4	90.9	86.5	91.0	91.0	91.4	92.3	92.3	92.3	92.7	90.9	90.5	90.5	93.7	94.1	94.1	94.1	94.5	93.2
<i>M. modesta</i>	86.5	90.4	89.1	85.6	90.9	90.0	90.9	90.9	90.9	91.3	90.0	89.5	89.5	91.4	94.1	95.9	94.5	94.5	94.1
<i>M. gomezi</i>	86.0	90.4	88.7	85.1	91.8	90.9	91.8	91.8	91.8	92.2	90.4	90.0	90.0	91.0	94.1	95.9	95.4	95.4	95.9
<i>M. r. remyignoux</i>	85.1	88.6	84.2	90.9	90.9	90.4	90.4	90.4	90.4	90.9	89.0	88.6	88.6	91.0	94.5	94.5	95.4	95.4	98.6
<i>M. r. shueyi</i>	86.0	88.6	84.2	91.8	91.8	91.3	91.3	91.3	91.3	91.8	90.0	89.5	89.5	90.5	93.2	94.1	95.9	95.9	98.6

length of discal cell and ending at apex; m1-m2 slightly convex towards base, m2-m3 three times the length of rs-m1, and twice the length of m1-m2. Male genitalia characterized by a short globular tegumen, long lanceolate uncus, twice the length of the tegumen, subunci thin, two thirds the length of uncus, vinculum dorsally strong, ventrally thin, attached to a stylized, long saccus (as long as the brachia of the subunci), valvae elongated, gradually thinner towards distal extremity, with a non-conspicuous ampullar protuberance, with tiny ornamentations, as long as tegumen plus uncus and presenting an internal bulge at its distal extremity; aedeagus thin and at least as long as valva (Figs. 13j-k, 14i-j, 15j-k, 16h-i), straight or slightly curved upwards.

#### *Derivatio nominis*

*Modestia* is a feminine noun that means modesty, which is the quality of being modest or humble. The name is also intended to produce a euphonic combination with the name of the type species of the genus, *Euptychia modesta* Butler, 1867a.

*Modestia* **gen. nov.**, is basically a genus embracing species of lowland Neotropical forests.

*Species belonging to Modestia Viloría & Benmesbah, gen. nov.:*

*Modestia gomezi* (Singer, DeVries & Ehrlich, 1983), **comb. nov.**

*Cissia gomezi* Singer, DeVries & Ehrlich, 1983: 114, figs. 2C, 3C [TL: Costa Rica]; DeVries, 1987: 274, pl. 48 figs. 32, 33, 35c; Matamoros & Seal, 1994: 9, 17, 44, 70; Maes, 1995: 26, 27; Pelz, 1997: 41; Núñez Miño 2004: 29; Fratello, 2007: 1-5; Wiemers & Fiedler, 2008: 290; Albert *et al.*, 2010: 68; Costa *et al.*, 2016: 199; See *et al.*, 2018: 52; Zacca *et al.*, 2018: 356, 357.

*Euptychia gomezi* (Singer, DeVries & Ehrlich, 1983); D'Abbrera, 1988: 789.

*Magneuptychia gomezi* (Singer, DeVries & Ehrlich, 1983); Lamas, 2004: 220; Wiemers & Fiedler, 2008: 290; Marín & Uribe, 2009: 28, 29; Albert *et al.*, 2010: 68; Garwood & Lehman, 2011: 273 [row 3, figs.]; See *et al.*, 2018: 52.

"*M. gomezi* (Singer, DeVries & Ehrlich, 1983); Costa *et al.*, 2016: 204.

*Modestia modesta* (Butler, 1867a), **comb. nov.**

*Euptychia modesta* Butler, 1867a: 473 [TL: Brazil (Pará)]; Butler, 1867b: pl. 12, fig. 12; Butler, 1868: 21; Kirby, 1871: 49; Weymer, 1911: 206; Hall, 1939: 33; D'Abbrera, 1988: 776 [row 2, figs.].



[*Euptychia gracilis* Weymer 1911: D'Abrera, 1988: 780 [row 6, fig. male] (misidentification)].

*Euptychia ambigua* Butler var. *modesta* Butler; Gaele, 1931: 438.

*Yphtimoides modesta* (Butler, 1867a); Forster, 1964: 102, fig. 99 (male genitalia).

[*Cissia alcinoe* (C. Felder & R. Felder, 1867); DeVries, 1987: 276, pl. 41 fig. 1; Singer & Ehrlich, 1993: 51 (misidentifications)]

*Magneuptychia modesta* (Butler, 1867a); Lamas, 2004: 220; Cock, 2014: 11; Nakahara *et al.*, 2015: 143; Sambhu & Nankishore, 2018: 119.

[*Magneuptychia alcinoe* (C. Felder & R. Felder, 1867); Chacón & Montero 2007: pl. 174; Garwood & Lehman, 2011: 274 [row 2, fig.] (misidentifications)]

[*Megeuptychia antonoe* (Cramer, 1775); Garwood & Lehman, 2011: 275 [row 4, fig.] (misidentification)]

*Modestia remypignoux remypignoux* Benmesbah & Viloría, **sp. nov.** [TL: French Guiana]

[*Euptychia modesta* Butler, 1867a var.]; Butler, 1867a: 473; 1868: 21.

[*Euptychia nebulosa* Butler, 1867a; Godman & Salvin, 1880: 86, pl. 8, fig. 10 (misidentification)]

*Modestia remypignoux shueyi* Benmesbah & Viloría **ssp. nov.** [TL: Belize]

***Malaveria* Viloría & Benmesbah, gen. nov.**

(Figs. 3e-3h)

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:act:40D0F5BB-5728-42EB-B7BF-2704D0BEC845>

Type species: *Euptychia nebulosa* Butler, 1867a; herein designated.

**Diagnosis** (Figs. 3, 4, 5)

*Malaveria* **gen. nov.**, is most similar in size and appearance to *Modestia* **gen. nov.**, which has been diagnosed above; their differences can be summarized as follows: 1. FW venation in *Malaveria* **gen. nov.** is characterized by a tiny basally-pointing recurrent vein on discocellular m1-m2, present in all the species treated here as belonging to *Malaveria* **gen. nov.** (absent in *Modestia* **gen. nov.**); 2. VHW ocelli in M1-M2 and Rs-M1 are bipupillate in all known species of *Malaveria* **gen. nov.**, instead of monopupillate in *Modestia* **gen. nov.** (see discussion); 3. dorsal edge of the valvae in male genitalia presenting a marked bulge in *Malaveria* **gen. nov.** (straight in *Modestia* **gen. nov.**); 4. distal extremity of the valvae digitiform and hooked in *Malaveria* **gen. nov.**, instead of relatively wider and gradually pointed in *Modestia* **gen. nov.**; 5. presence

of a small and well differentiated internal horn emerging more basally in the valvae of the species of *Malaveria* **gen. nov.**, instead of a bulge at the distal part of the valvae (*Modestia* **gen. nov.**); 6. aedeagus in *Malaveria* **gen. nov.**, equally long (as much as valvae) but relatively thicker and more straight than in *Modestia*,

DNA analysis shows different percentages of divergence between the respective type species of the following genera in comparison to *Malaveria* **gen. nov.**: 9.1% for *Magneuptychia*, 13.6% for *Cissia* (*sensu stricto*), 10% for *Modestia* **gen. nov.**, and 10.9% for *Koutalina* **gen. nov.**, which are coherent with generic distances (Tables 1 and 2).

**Description**

Butterflies of medium size (FWL: 19-26mm). Wings dorsally brown except for two darker marginal lines, more visible on HW. Ventrally ground color brown with two darker reddish lines, crossing both wings more or less in parallel, one submedian, the other one discal, they can be straight, moderately or strongly undulated, depending on the species; two dark brown lines, one thicker, indented, submarginal, meeting the discal one near the anal margin of HW, the other thinner, marginal, smooth, parallel to outer margin. Ventral ocelli, when not vestigial, all black, with white pupils, iris yellow, circled with brown. FW with a subapical M1-M2 ocellus with two tiny pupils. HW with five ocelli or ocellar vestigia, in Rs to Cu2, all when apparent, with double pupils (but sometimes pupils in Rs fused in one). FW venation: Sc broadly swollen at basal third, thinning abruptly, ending at half costa; R1 emerging at distal fifth of discal cell, R2-R5 emerging at distal tip of discal cell, R2 and R3-R5 branching about 2 millimeters further towards the apex, R3 and R4 separating equidistantly, at first and second third of their root, respectively, R5 ending at apex; r2-5-m1 very short and straight, a sixth of the length of m1-m2, which is convex towards base with a tiny recurrent vein at angle, inside discal cell; m2-m3 slightly concave towards base, twice the length of m1-m2, about same length of m3-cu1; cu1-cu2 one and a half times as long as m3-cu1; Cu2-A2 moderately inflated at basal two fifths; A2 independent. HW venation: Humeral present, but short and simple; Sc thin, ending at basal third of costa; Rs and M1 branching separately but close to each other at half length of discal cell; m1-m2 slightly curved towards the cell; M2 emerging equidistantly from roots of M1 and M3; cu1-cu2 2 times the length of m3-cu1; A2 and A3 independent. Male genitalia: tegumen globular, long, lanceolate uncus, almost twice the length of the tegumen, subunci thin, as long as uncus, usually pointing

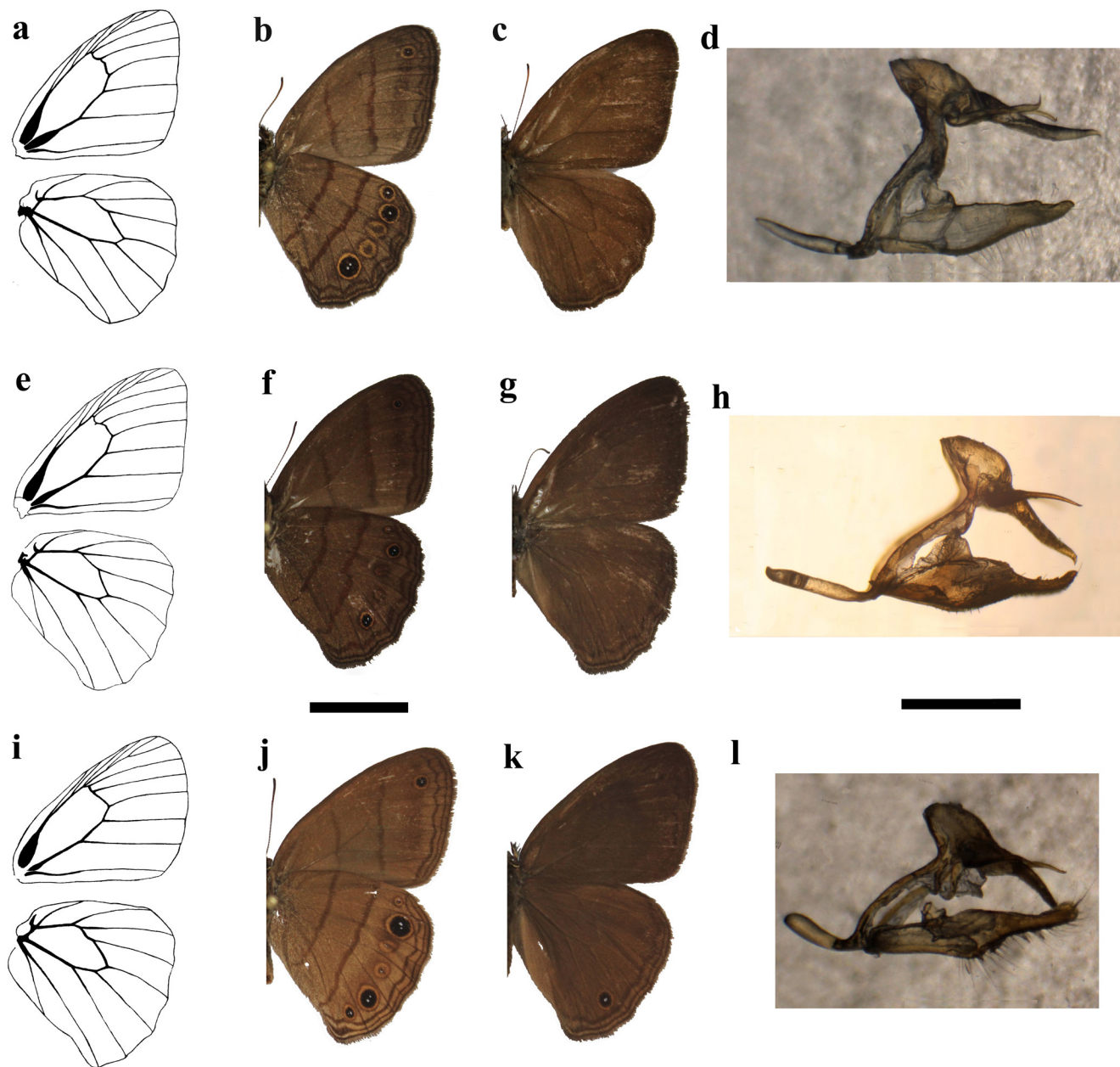


Figure 3. New genera, male wing venation, habitus and genitalia. a. *Modestia* gen. nov., venation; b. Habitus ventral; c. Habitus dorsal; d. Male genitalia lateral view; e. *Malaveria* gen. nov., venation; f. Habitus ventral; g. Habitus dorsal; h. Male genitalia lateral view; i. *Koutalina* gen. nov., venation; j. Habitus ventral; k. Habitus dorsal; l. Male genitalia lateral view. (Scale habitus: 1 cm; scale genitalia: 1 mm).

upwards; vinculum strong and relatively thick, attached to a relatively long, tubular saccus (slightly shorter than uncus), valvae robust at basal half, laterally quadrangular, with a very broad base (half the lateral length of vinculum), abruptly thinner towards distal half, which becomes a digitiform extremity, at whose base emerges internally a distinctive horn-like protuberance; aedeagus regular and at least as long as valva, broader at base, straight or just slightly sinuous.

#### *Derivatio nominis*

*Malaveria* is a feminine Latinization of the Spanish family name Málaver. It is dedicated to our friend and colleague Indiana Cristóbal Ríos Málaver, a talented young scientist in Neotropical lepidopterology and an expert in the butterflies of Colombia, his native country. Cristo – as he is known among lepidopterists – is certainly the person who best knows the biology of the type species of this genus, *Euptychia nebulosa* Butler, 1867a, an endemic of the

Cordillera de la Costa in Venezuela, where Cristo developed butterfly studies for his MSc thesis.

All species of *Malaveria* **gen. nov.**, are basically denizens of middle elevation montane forests in Tropical America.

*Species belonging to Malaveria Viloría & Benmesbah, gen. nov.:*

*Malaveria alcinoe* (C. Felder & R. Felder, 1867), **comb. nov.**

*Neonympha alcinoë* C. Felder & R. Felder, 1867: 477 [TL: Colombia (Bogotá), herein restricted].

*Euptychia alcinoë* (C. Felder & R. Felder, 1867); Butler, 1868: 25; Kirby, 1871: 51; Weymer, 1911: 209, pl. 48 row c.

*Euptychia benedicta* Butler, 1877: 124, pl. 12, fig. 14 [TL: Ecuador]; Kirby, 1877: 843; Weymer, 1911: 206-207; D'Abbrera, 1988: 778 [row 1, figs.]; Lamas, 2004: 220 (as a synonym of *Magneuptychia alcinoe* (C. Felder & R. Felder, 1867))

*Euptychia ambigua* (Butler, 1867a) var. *benedicta* Butler, 1877; Gaede, 1931: 437-438.

*Euptychia alcinoe* (C. Felder & R. Felder, 1867); Gaede, 1931: 437; D'Abbrera, 1988: 777 [row 8, figs.].

*Ypthimoides benedicta* (Butler, 1877); Forster, 1964: 101 fig. 94 (male genitalia, probably erroneous), 104.

*Cissia alcinoe* (C. Felder & R. Felder, 1867); DeVries, 1987: 276, pl. 41 fig. 1 (probably misidentification of *Modestia remypignoux shueyi* **ssp. nov.**); Singer & Ehrlich, 1993: 251 (misidentification of *Modestia modesta* (Butler, 1867a), **comb. nov.**, from Costa Rica and Trinidad, respectively)

*Magneuptychia alcinoe* (C. Felder & R. Felder, 1867); Lamas, 2004: 220; Chacón & Montero 2007: pl. 174; Garwood & Lehman, 2011: 274 [row 2, fig.] (last two misidentifications of *Modestia modesta* (Butler, 1867a), **comb. nov.**, from Costa Rica); Beccaloni *et al.*, 2008: 335; Nakahara *et al.*, 2015: 136, 137-139 fig. 1d (male syntype), 142, 144, 145.

*Malaveria ballofi* Benmesbah & Viloría, **sp. nov.** [TL: Ecuador (Pichincha)]

*Malaveria bottoi* Benmesbah & Viloría, **sp. nov.** [TL: Colombia (Cundinamarca)]

*Malaveria duponti* Benmesbah & Murienne, **sp. nov.** [TL: Bolivia (La Paz)]

[*Ypthimoides nebulosa* (Butler, 1867a); Forster, 1964: 104 fig. 105 (male genitalia), 106 (misidentification)]

*Malaveria mimas* (Godman, 1905), **comb. nov.**

*Euptychia mimas* Godman, 1905: 187, pl. 10, fig. 6 (male) [TL: Bolivia (Coroico)]; Weymer, 1911: 2010, t. 48 d; Gaede 1931: 454; D'Abbrera, 1988: 777 [row 7, figs.]

*Ypthimoides mimas* (Godman, 1905); Forster, 1964: 101 fig. 96 (male genitalia), 102, 105.

*Magneuptychia mimas* (Godman, 1905); Lamas, 2004: 220; Nakahara *et al.*, 2015: 136, 137, 139 fig. 1e (male syntype), 142.

*Malaveria mimula* (Hayward, 1954), **comb. nov.**

*Euptychia mimula* Hayward, 1954: 16-17, fig. 1 (male genitalia) [TL: Bolivia (Chulumani)]; D'Abbrera, 1988: 789.

*Ypthimoides mimula* (Hayward); Forster, 1964: 102, 105; Lamas, 2004: 223.

*Malaveria nebulosa* (Butler, 1867a), **comb. nov.**

*Euptychia nebulosa* Butler, 1867a: 474 [TL: Venezuela (Cordillera de la Costa)]; 1867b: pl. 12, fig. 2; 1868: 26; Kirby, 1871: 50; Godman & Salvin, 1880: 86, pl. 8, fig. 10 (misidentification of *Modestia remypignoux* **sp. nov.**, from Panama); Hall, 1939: 236 (misidentification of *Modestia remypignoux* **sp. nov.**, from Guyana); D'Abbrera, 1988: 776 [row 3, figs. male] (misidentification of *Malaveria mimula* **comb. nov.**).

*Ypthimoides nebulosa* (Butler, 1867a); Forster, 1964: 104 fig. 105 (male genitalia), 106 (misidentification of *Malaveria duponti* **sp. nov.**, from Bolivia); Brown & Mielke, 1967: 91 (misidentification of 'Parypthimoides' *grimon* (Godart, [1824]) from Brazil).

*Magneuptychia nebulosa* (Butler, 1867a); Lamas, 2004: 220; Nakahara *et al.* 2015: 135-147 figs. 2a (head), 2b, c (male genitalia), 2d, e, f (female genitalia), 3 (distribution map), 4 (habitus).

*Malaveria rodriguezi rodriguezi* Benmesbah & Viloría, **sp. nov.** [TL: Colombia (Antioquia)]

*Malaveria rodriguezi risaralda* Benmesbah & Viloría, **ssp. nov.** [TL: Colombia (Risaralda)]

*Koutalina* Viloría & Murienne, **gen. nov.**  
(Figs. 3i-3l)

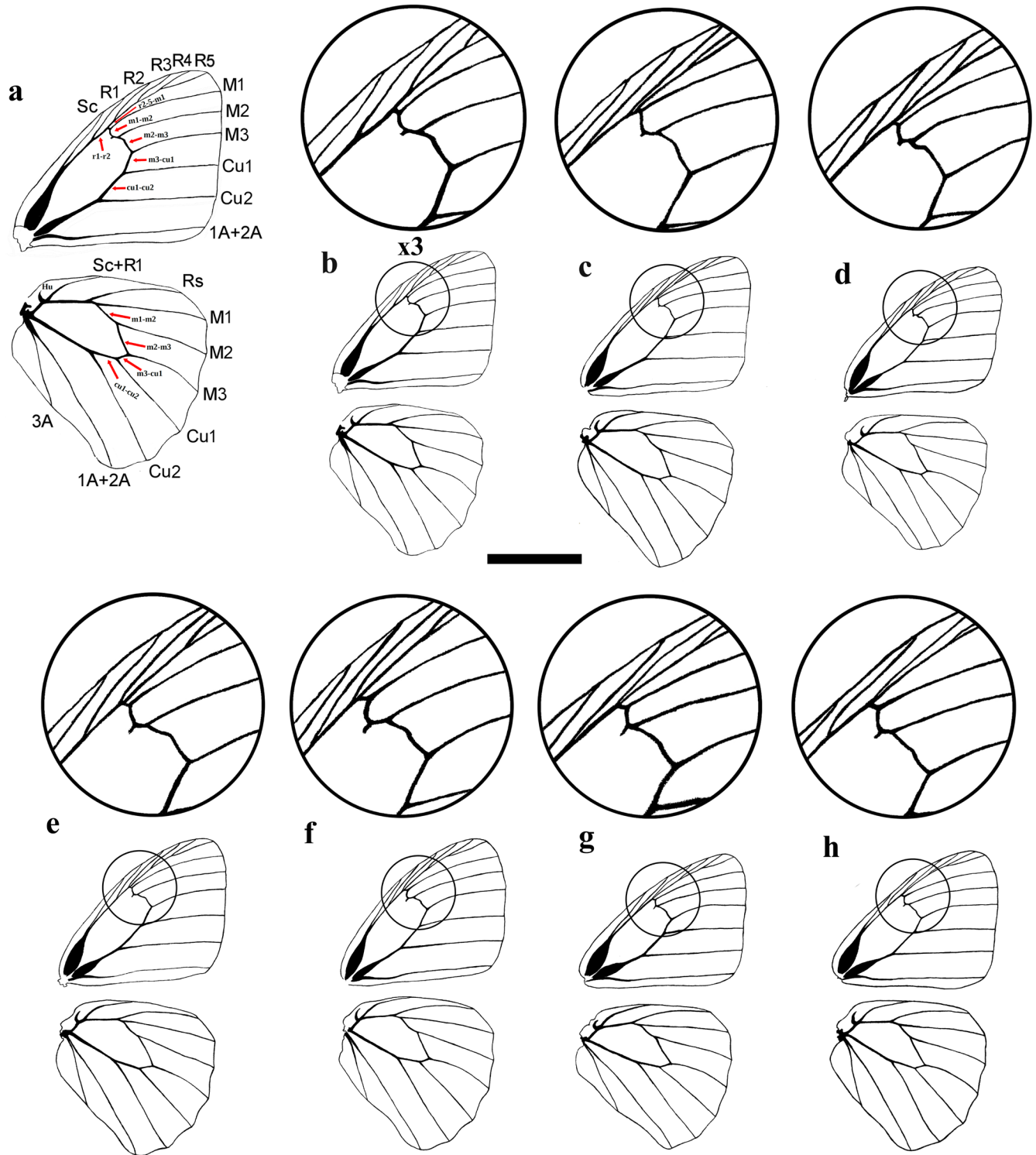
<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:act:610B37EC-1C54-4073-81DB-80DF1CAC95EF>

Type species: *Euptychia pamela* Hayward, 1957; herein designated.

*Diagnosis* (Figs. 3, 4, 5, 29)

*Koutalina* **gen. nov.**, differs from all other genera of the Euptychiina by the presence in males of a large dark patch





**Figure 4.** Species of *Malaveria* gen. nov., male wing venation with focus on forewing cell (x3). a. Venation terminology; b. *M. nebulosa* comb. nov.; c. *M. mimas* comb. nov.; d. *M. alcinoe* comb. nov.; e. *M. ballofi* sp. nov.; f. *M. rodriguezi* sp. nov.; g. *M. mimula*; h. *M. duponti* sp. nov. (Scale: 1 cm).

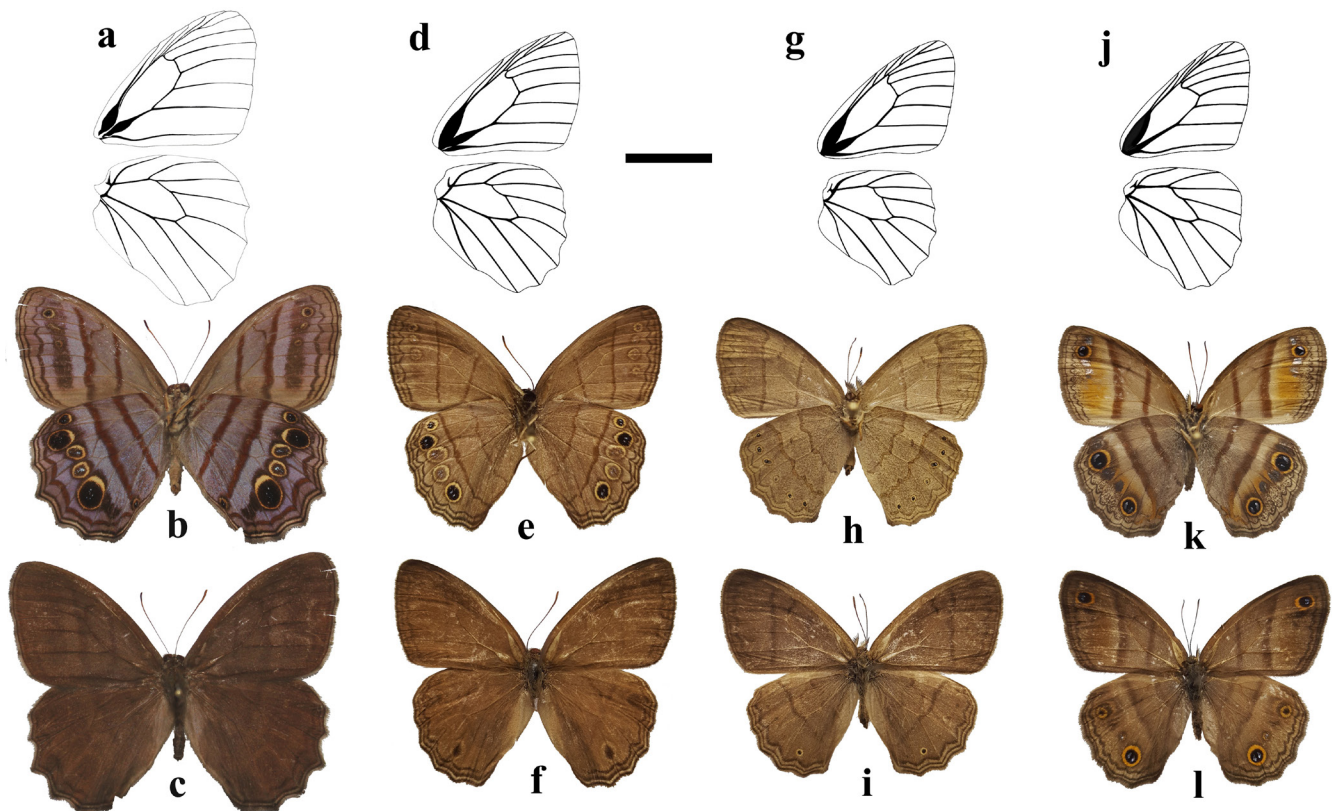
of modified scales on DFW probably representing androconia (see under *Koutalina pamela* **comb. nov.**). Furthermore *Koutalina* **gen. nov.**, differs from *Modestia* **gen. nov.**, and *Malaveria* **gen. nov.**, by the following major features: 1. *Koutalina* **gen. nov.**, presents a sixth supplementary ocellus on VHW, near the tornus, which is absent in *Modestia* **gen. nov.** and *Malaveria* **gen. nov.**; 2. on DHW *Koutalina* **gen. nov.** has a bipupillate ocellus in Cu1-Cu2, which is missing in *Modestia* **gen. nov.** and *Malaveria* **gen. nov.**; 3. VHW marginal line broadens at tornus in *Koutalina* **gen. nov.**, which does not occur in *Modestia* **gen. nov.** nor *Malaveria* **gen. nov.**; 4. singular spatulate aspect of the distal extremity of the valvae in *Koutalina* **gen. nov.**, very distinctive and different from those of *Paryphthimoides* and *Emeryus*. Even if *Koutalina* **gen. nov.**, bears six VHW ocelli, it differs from *Magneuptychia* in the position of the sixth ocellus (Cu2-2A in *Koutalina* **gen. nov.**, 1A-2A-3A in *Magneuptychia*) and also in wing venation and male genitalic morphology. *Koutalina* **gen. nov.**, phenotypically differs from *Euptychoides* Forster, 1964 in ocellus Cu1-Cu2 on VHW, which bears a single pupil in the latter (with the notable exception of *E. pseudosaturnus*

Forster, 1964). Furthermore, typical *Euptychoides* species have only five VHW ocelli and have a serrate process in the valvae of male genitalia; these characters are not found in *Koutalina* **gen. nov.** Species of the genus *Optimandes* Marín, Nakahara & Willmott, 2019, which might show a superficial similarity to *Koutalina pamela* (Hayward, 1957), **comb. nov.**, have only five ocelli on VHW, and those are all monopupillate. The same kind of singled-pupil ocelli are found in all species of *Hermeuptychia* Forster, 1964, whose largest species, such as *H. harmonia* (Butler, 1867a), resemble the habitus of *Koutalina* **gen. nov.**

DNA analysis shows different divergence ratios between the respective type species of the following genera in comparison to *Koutalina* **gen. nov.**, of: 9% for *Magneuptychia*, 7.2% for *Cissia* (*sensu stricto*), 10.9% for *Malaveria* **gen. nov.** and 12.7% for *Euptychoides*, which are coherent with generic distances (Tables 1 and 2).

#### Description (Figs. 3i-3l)

Butterflies of medium size (FWL: 19-23mm). Wings dorsally brown with a large dark patch of modified scales on FW, presenting a bipupillate ocellus in Cu1-Cu2 and



**Figure 5.** Comparative venation and habitus of male imagos of the type species of similar genera: a. *Magneuptychia* venation (type species *M. libye*); b. Male ventral; c. Dorsal; d. *Emeryus* venation (type species *E. argulus*); e. Male ventral; f. Dorsal; g. *Paryphthimoides* venation (type species *P. poltys*); h. Female ventral; i. Dorsal; j. *Cissia* venation (type species *C. penelope*); k. Male ventral; l. Dorsal. (Scale: 1 cm).



occasionally an additional one much smaller in Cu2-1A+2A; two darker marginal lines more visible on HW. Ventrally ground color brown (lighter) with two darker grossly straight lines crossing both wings more or less in parallel, one submedian, the other median; two dark brown lines, one irregularly undulated, submarginal, meeting the median line near the anal margin of HW, the other thinner, marginal, parallel to outer margin, notably broadening in tornus. Ventral ocelli, when not vestigial, all black, with double white pupils, iris ochreous yellow, finely circled with brown. FW with a subapical ocellus in M1-M2 with two tiny pupils. HW with six ocelli from Rs to 1A+2A, all with double pupils (but sometimes pupils barely visible in M2 and M3). FW venation: Sc broadly swollen at basal third of the cell, ending approximately at half costa; R1 emerging at distal sixth of discal cell, R2 and R3-R5 branching at distal tip of discal cell, R3 emerging half way between the end of discal cell and the final branching of R4 and R5; r2-5-m1 very short and straight, m1-m2 and m2-m3 notably straight; m2-m3 four times as long as m1-m2, and m1-m2 twice as long as r2-5-m1; m3-cu1 and cu1-cu2 straight, all giving the cell a quadrangular aspect; cu1-cu2 twice as long as m3-cu1, and about same length as m2-m3; Cu2-A2 only slightly swollen at base; 1A+2A independent. HW venation: Humeral present, thick and well developed but simple; Sc thin, ending at basal third of costa; Rs and M1 branching separately; m1-m2 curved towards the cell; M2 emerging closer to M1 than to M3; cu1-cu2 twice the length of m3-cu1; 1A+2A and A3 independent but running together at base. Male genitalia: tegumen globular, uncus lanceolate, broad, about same length of tegumen, subunci thin, not reaching the length of uncus; vinculum stylized and sigmoidal in lateral view, saccus tubular, thick, as long as tegumen, valvae strong but elongated, equally thick at base and basal half, slightly thinner towards distal half, which ends in a spatulate extremity, reminiscent of the shape of a wooden kitchen spoon; aedeagus thin, as long as valva, slightly curved upwards.

#### *Derivatio nominis*

*Koutalina* is a Latinized feminine diminutive for *koutáli* (κουτάλι), the Greek word for spoon. This name is proposed for this new genus of butterflies because male individuals of its only known species, *K. pamela* (Hayward, 1957), **comb. nov.**, bear a distinctive genitalia, whose valvae have a spoon-shaped tip.

*Koutalina gen. nov.*, is so far represented by a single known species that inhabits medium elevations in the Andes of Bolivia and Peru.

*Species belonging to Koutalina Viloria & Murienne, gen. nov.:*

*Koutalina pamela* (Hayward, 1957), **comb. nov.**

*Euptychia pamela* Hayward, 1957: 113-115, 119 fig. 3 (male genitalia).

*Euptychia pamela* Hayward; Forster, 1964: 105 (erroneously as a synonym of *Ypthimoides benedicta* (Butler, 1877)); Lamas, 2004: 220 (erroneously as a synonym of *Magneuptychia alcinoe* (C. Felder & R. Felder, 1867)).

*Euptychia* ? sp.; D'Abbrera, 1988: 777 [row 6, fig.] (misidentification).

## DISCUSSION

Extended comparison between *Modestia gen. nov.* and *Malaveria gen. nov.*: Ocellar pattern and male genitalia

*Number of pupils in VHW ocelli* (Figs. 6-9)

#### *Ocellus M1-M2*

On VHW the number of pupils in ocelli M1-M2 and Rs-M1 can be subject to some apparent variation. In *Modestia gen. nov.*, pupils are well defined, formed by several white/silver scales, placed in the center of the ocellus (Fig. 6a). In *Malaveria gen. nov.*, the two pupils in M1-M2 are formed typically by fewer silver scales, both disposed on a line passing through the center of the ocellus and parallel to the median line. The more anterior pupil is usually larger than the posterior one (Figs. 6b-6d), which can be represented by at least one or two scales. Ocellus in Rs-M1 seems to be too small to always allow expression of the pupils, it is probably a bipupillate ocellus but the silver scales can either represent clearly two different small pupils, be fused in one big pupil or simply not be present. It is more or less the same for ocelli M2-M3 and M3-Cu1, which are of almost the same small size as the latter in both genera, and its pupils are only well and constantly expressed in *M. r. remypignoux sp. nov.* The examination of specimens belonging to *Malaveria gen. nov.* and *Modestia gen. nov.*, shows that, when silver scales are present, these two ocelli are usually bipupillate. In *Modestia gen. nov.* (19 *Modestia modesta comb. nov.* and 19 *M. r. remypignoux sp. nov.*, examined), ocelli M1-M2 and Rs-M1 are always well defined and monopupillate. None of the specimens examined showed two pupils. In *Malaveria gen. nov.* (15 *Malaveria ballofi sp. nov.*, 1 *Malaveria bottoi sp. nov.*, 5 *Malaveria mimas comb. nov.* and 7 *Malaveria nebulosa comb. nov.* examined), ocellus M1-M2 shows generally

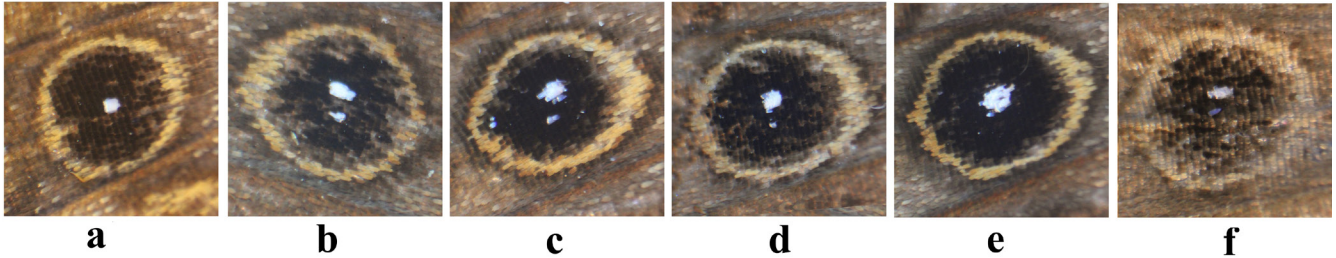


Figure 6. Detail of ocellus M1-M2 on VHW: a. *Modestia modesta* comb. nov. (MB-0023); b. *Malaveria ballofi* sp. nov. (MB-0070); c. *M. ballofi* sp. nov. (MB-0076); d. *M. ballofi* sp. nov. (MB-0074); e. *M. ballofi* sp. nov. (MB-0257); f. *M. ballofi* sp. nov. (MB-0016).

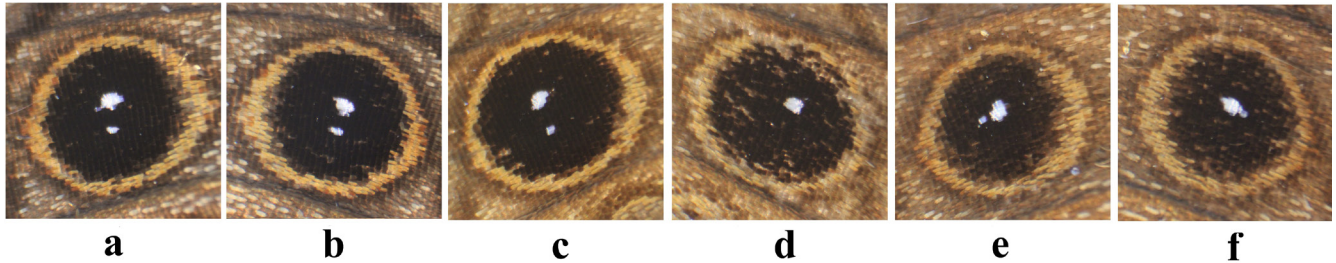


Figure 7. Detail of ocellus M1-M2 on VHW, fusion of the two pupils: a-b. *Malaveria mimas* comb. nov. (MB-0014) left and right HW; c-d. *M. mimas* comb. nov. (MB-0012) left and right HW; e-f. *M. mimas* comb. nov. (MB-0010) left and right HW.

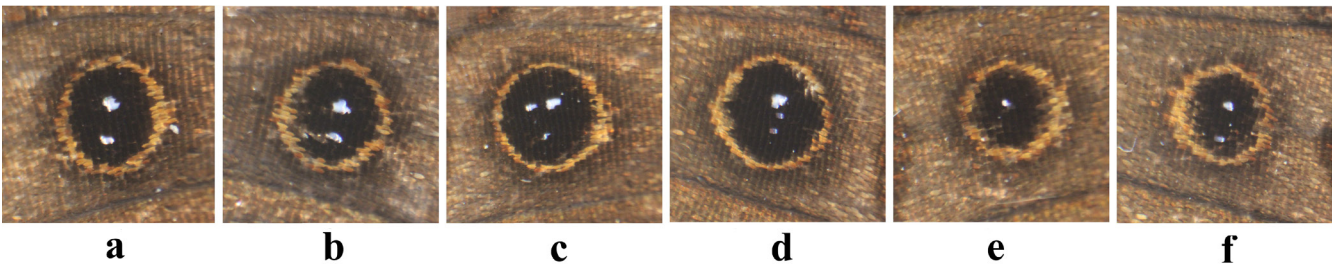


Figure 8. Detail of ocellus M1-M2 on VHW, no expression or reduction of one of the two pupils: a-b. *Malaveria nebulosa* comb. nov. (MB-0004) left and right HW; c-d. *M. nebulosa* comb. nov. (MB-0007) left and right HW; e-f. *M. nebulosa* comb. nov. (MB-0003) left and right HW.

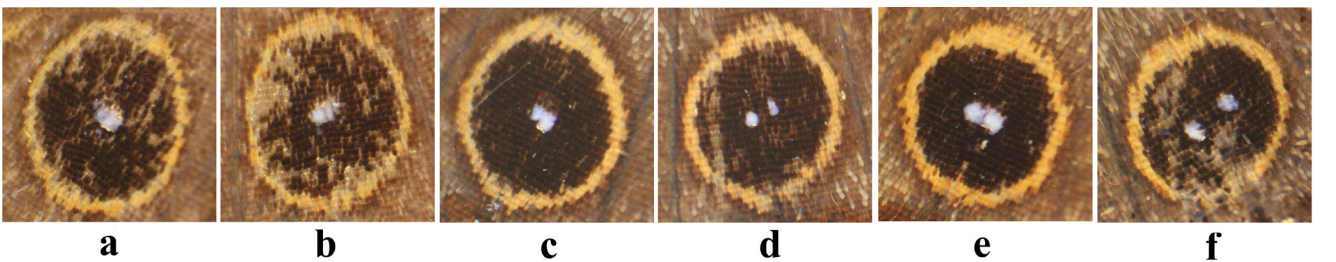


Figure 9. Detail of ocellus Cu1-Cu2 on VHW, fusion of the two pupils: a-b. *Modestia modesta* comb. nov. (MB-0022) left and right HW; c-d. *M. modesta* comb. nov. (MB-0023) left and right HW; e-f. *M. modesta* comb. nov. (MB-0030) left and right HW.

two silver pupils but only one in some specimens. The study with stereoscopic microscope has shown that the apparent single pupil is in fact not a variation but an artefact due to several factors:

- Fusion of the two pupils, which appear larger than a central unique average pupil. For example, in *M. mimas* comb. nov.: 1. Figs. 7a-7b. normal bipupillate ocelli;

- 2. Figs. 7c-7d. in the same specimen a transitional variation with a bipupillate ocellus on one wing and a fusion of the two pupils on the other; 3. Figs. 7e-7f. variation where the two pupils are almost completely fused on both wings. Another example in *M. ballofi* sp. nov., where the two pupils have fused together in a large central unique pupil (Fig. 6c).



- No expression, or loss of scales of one of the pupils (usually the smallest one), the apparent pupil is then not in the center (usually in the more anterior position). For example, in *M. nebulosa* **comb. nov.**: Figs. 8a-8b: normal bipupillate ocelli; Figs. 8c-8d: transitional variation with one of the two pupils only represented by a single scale (note, in this particular specimen a few scales aberrantly located, look like forming a third pupil); Figs. 8e-8f: in the same specimen one ocellus still has two pupils composed by a few scales, while the other ocellus presents a single, eccentric, tiny pupil, due to the non-expression of the second pupil; Fig. 6f: apparent loss of the smallest pupil due to the worn condition of the specimen.

#### *Ocellus Cu1-Cu2*

Contrastingly in both genera, the number of pupils (two) in ocellus Cu1-Cu2 is very stable. Only one specimen (over 66 examined) showed an apparent unique pupil (Figs. 9a-9b.). The mechanism involved is probably the same as explained above: fusion of the two pupils like in Figs. 9c-9f. It is worth noting that the only syntype of *Neonympha sylvina* C. Felder & R. Felder, 1867, we are aware of (Fig. 12b.) presents a single pupil in ocellus Cu1-Cu2 on both VHWs (see discussion in description of *M. r. remypignoux* **sp. nov.**).

It appears from our analysis that the number of pupils in ocelli M1-M2 and Cu1-Cu2 is a primary character that easily differentiates phenotypically these two genera. The “apparent” single pupil is an artifact of the mechanisms above mentioned. In most cases, it can be unmasked through careful examination. Based on our experience, we recognize the number of ocelli, their composition and the number of pupils as good elements to establish morphological homologies to support taxonomic arrangements at generic level in the Satyrinae. This hypothesis should be tested with other butterfly groups and compared with male genitalia morphology and DNA analysis to explore if they are consistent to support new taxonomic arrangements.

#### *Variation in distal extremity of the valvae* (Figs. 10)

Generally, most satyrine species are distinguishable from their congeners by the morphology of their male genitalia (Nakahara *et al.* 2015). Other groups of butterflies have shown male genitalia morphology not to be discriminating between closely related species (*e. g.*, the genus *Adelpha* Hübner, 1819; see Willmott 2003). A preliminary study of Nakahara *et al.* (2015) pointed out that male genitalia in *M. nebulosa* **comb. nov.** and *M. alcinoe* **comb. nov.**, were very close and subject to some variation. In this study the examination of more than 60 male genitalia belonging to *Modestia* **gen. nov.** and *Malaveria* **gen.**

**nov.**, showed that intraspecific variation is much more important than previously estimated. The range of variation overlaps within species respectively belonging to each genus and causes some confusion. The distal extremity of the valvae seems to be the potentially most diagnostic part of the genitalia at the specific level. Unfortunately, it is subject to a wide range of variation regarding the presence, location and development of the inner spiny process and the membranous part of the valva, some specimens exhibiting different distal shapes for each valvae (Figs. 10a-10l.). Nevertheless, although for some species we did not manage to detect specific genitalia characters that differentiate them from others, we have been able to discern the basal genitalia pattern for each species. Our conclusions were limited by the number of specimens available for dissection for each taxon. Genitalia morphology variation and basal genitalia pattern will be discussed under each taxon.

Another crucial point is the use of a standardized method to reliably compare male genitalia morphology. The angle of view is of foremost importance, as even a little variation of a few degrees can result in a completely different appreciation of the valva morphology. A tri-dimensional comparison is essential to appreciate subtle morphological differences. Illustrations of two-dimensional photographs to represent genitalia are seriously limited as a source of information. We do insist on the fact that, when studying closely related species, differences in male genitalia between two or more species must be confirmed by the dissection of several specimens, and if possible, examination and comparison by the same technician.

#### *Inner margin supernumerary ocellus on VHW* (Figs. 11)

The inner margin ocellus on VHW is a diagnostic character for the genus *Magneptychia* (*sensu* Costa *et al.*, 2016), which comprises at least 3 species: *M. libye* (Linnaeus, 1767), *M. libyoidea* (Butler, 1866) and *M. lethra* (Möschler, 1883). During our analyses, we found some individuals expressing this ocellus in species that normally do not exhibit it. Here we illustrate some examples from different genera: ‘*Magneptychia*’ *tricolor* (Hewitson, 1850), *Megisto cymela* (Cramer, 1777), *Modestia remypignoux* **sp. nov.** and *Euptychia marceli* Brévignon, 2005 (Figs. 11a-11d, 11g-11h). By way of contrast, we have also illustrated a male specimen of *Magneptychia libye* from Tobago, in which this ocellus is absent when it should normally be present (Figs. 11e-11f). The taxon *Euptychia benedicta* described by Butler (1877) is apparently based on a single female specimen from Ecuador, which was appropriately illustrated in its original description and deposited in the NHMUK (Fig. 12d.). This specimen is similar to the lectotype of *Neonympha alcinoe* C. Felder & R. Felder, 1867

(see under this species) but presents an additional ocellus on the inner margin of VHW. Although we did not find another similar specimen which exhibit this additional ocellus, we think that it represents no more than a variation (see discussion in *M. alcinoe* **comb. nov.**) as it can occasionally occur in the above mentioned species. The presence of this ocellus, almost totally neglected in previous

comparative studies of butterfly wing patterns, probably represents an ancestral trait still present in *Magneptychia* and some other species of the Neotropical Satyrinae, like *Euptychia attenboroughi* Neild, Nakahara, Fratello & Le Crom, 2015, *E. sophiae* Zacca, Nakahara, Dolibaina & Dias, *Vanima lesbia* (Staudinger, 1886) and *V. palladia* (Butler, 1867), among others.

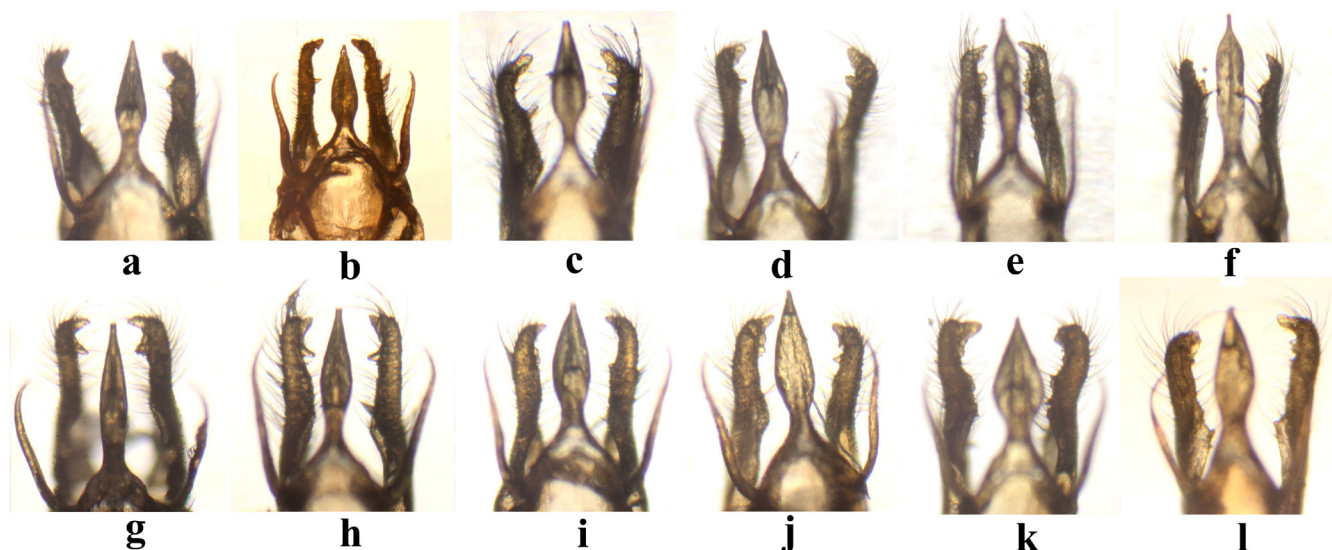


Figure 10. Male genitalia dorsal view showing intraspecific variation and variability within the same specimen. a. *Malaveria nebulosa* **comb. nov.** (MB-0004); b. *M. nebulosa* **comb. nov.** (MB-006); c. *Malaveria rodriguezii risaralda* **ssp. nov.** (MB-013); d. *Malaveria* sp. (MB-014); e. *Modestia remypignoux* **sp. nov.** (MB-0039); f. *Modestia remypignoux shueyi* **ssp. nov.** (MB-0213); g. *Malaveria mimas* **comb. nov.** (MB-0010); h. *M. mimas* **comb. nov.** (MB-0014); i. *Malaveria ballofi* **sp. nov.** (MB-0072); j. *M. ballofi* **sp. nov.** (MB-0073); k. *Malaveria duponti* **sp. nov.** (MB-0145); l. *M. duponti* **sp. nov.** (MB-0146).

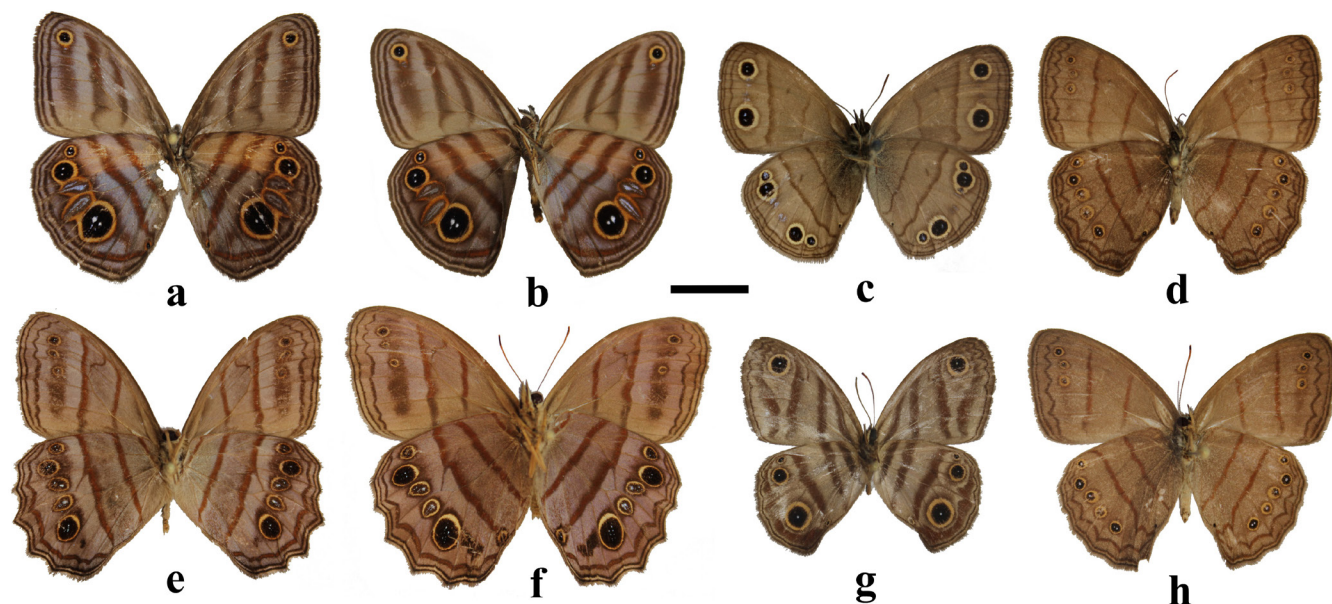


Figure 11. Additional inner margin ocellus on VHW in some species of Euptychiina. a. “*Magneptychia*” *tricolor*; b. “*M.*” *tricolor*; c. *Megisto cymela*; d. *Modestia remypignoux* **sp. nov.**; e. *Magneptychia libye*; f. *M. libye*; g. *Euptychia marceli*; h. *Modestia remypignoux* **sp. nov.** (Scale: 1 cm).



*DNA analysis and results* (Tables 1-3).

*General comparison for Modestia gen. nov., Malaveria gen. nov. and Koutalina gen. nov*

We obtained 16S sequences for 101 specimens (of which only 17 were excluded in the following tables to avoid space-consuming repetitions of the same sequences), with a fragment size ranging from 218 to 220 base pairs. The final alignment comprised 231 sites among which 71.43% were invariant. The marker (16S) shows expected patterns of genetic distances, with intra-specific distances typically above 97% divergence (*i.e.*, *M. r. shueyi* **ssp. nov.** / *M. r. remypignoux* **sp. nov.** at 98.6% similarity). Genetic similarity among closely related species is below 97% for *M. gomezi* **comb. nov.** / *M. modesta* **comb. nov.** (95.9%), *M. modesta* **comb. nov.** / *M. r. remypignoux* **sp. nov.** (94.1%), *M. mimas* **comb. nov.** / *M. duponti* **sp. nov.** (94.1%). In the same fashion, comparison of inter-generic distances shows even lower similarity for *Cissia* (*sensu stricto*) / *Koutalina* **gen. nov.** (92.8%), *Malaveria* **gen. nov.** / *Koutalina* **gen. nov.** (89.1%), *Modestia* **gen. nov.** / *Magneuptychia* (93.2%) and *Megeuptychia* Forster, 1964 / *Euptychoides* (88.7%). However, there are also a few instances in the genus *Malaveria* **gen. nov.**, where the 16S fragment could not discriminate between closely related species. Indeed, *M. mimula* **comb. nov.**, and *M. duponti* **sp. nov.**, as well as *M. r. rodriguezii* **sp. nov.**, and *M. bottoi* **sp. nov.**, show exactly the same sequence. In addition, the cluster *M. ballofi* **sp. nov.**, *M. r. rodriguezii* **sp. nov.** / *M. bottoi* **sp. nov.**, despite showing few differences, present a very high genetic similarity of 99.5%. While a phenomenon of introgression is possible, the lack of resolution of the 16S marker is most probably related to the relatively small size of the fragment.

## SPECIES ACCOUNT

*Modestia* Viloría & Benmesbah, **gen. nov.**

*Modestia modesta* (Butler, 1867), **comb. nov.**  
(Figs. 3a-3d, 12a, 13a-13m)

**Type material:** Butler described *Euptychia modesta* based on an unspecified number of specimens from Pará (eastern Amazonian Brazil) in the Bates collection, and provided an illustration. A male syntype in good condition, which agrees with the original description, is hosted in the NHMUK (Fig. 12a). To fix the identity of this taxon, to stabilize its taxonomy and to avoid any further confusion in this group of very similar species, we designate this syntype as the **LECTOTYPE** of *Euptychia modesta*: / Type H.T./Syntype/♂/Type of Species./ Godman-Salvin

Coll. 1904.--1./*Euptychia modesta*, Butl./♂ *Pará modesta* *Butler type* / Para, L. Amazons. H. W. Bates. / B. M. TYPE N°. Rh 3222 *Euptychia modesta*, ♂ *Butl.*/BMNH(E) #986581/(examined) [NHMUK].

**Material examined:** 6 males (6 dissected), 13 females (5 dissected). FRENCH GUIANA (6 males, 13 females): Grand-Santi: 16.V.2012 1 female (MB-0036\*); Mitaraka: 01.III.2015 1 female (MB-0026\*); Mont Itoupé: 28.XI.2014 1 male (MB-0024\*); 27.XI.2014 1 female (MB-0027); 30.XI.2014 1 female (MB-0030); 02.XII.2014 1 female (MB-0035); Papaïchton: 23.VII.2012 2 males (MB-0023\*, MB-0025\*); 23.VII.2012 1 female (MB-0029); Saint-Jean du Maroni: 02.VII.2015 1 female (MB-0038\*); Saint-Laurent du Maroni: 10.I.2012 1 female (MB-0031\*); Saül: 12.IX.2013 1 male (MB-0020\*); 03.IX.2011 1 male (MB-0021\*); 30.IX.2012 1 male (MB-0022\*); 12.IX.2013 1 female (MB-0028); 11.IX.2013 1 female (MB-0032\*); 07.VIII.2012 1 female (MB-0034); 11.IX.2013 1 female (MB-0033); 07.X.2011 1 female (MB-0037) [MB].

**Redescription:** Male (Figs. 13a-13b)– FWL: 21-22 mm (6 specimens), average 21.5 mm; DFW: ground color brown, almost uniform; VFW: ground color brown; submedian and median lines thin, dark brown, slightly ferruginous; submarginal band dark brown, discreet; one small black ocellus at the apex in M1-M2 with one tiny white pupil, two others reduced and almost invisible in M2-M3 and M3-Cu1; submarginal line thinner, scalloped, pointing distally in R5 to 2A; marginal line straight, thin, parallel and close to outer margin. DHW: ground color uniform, same as DFW; outer margin slightly scalloped; thin marginal area outside marginal line more clear near tornus. VHW: ground color same as VFW; submedian and median lines of same width and color as in VFW, slightly irregular, joining anal margin without making a curve; submarginal line scalloped, composed by curved adjacent segments, basally convex from M1 to 2A; marginal dark line thin, parallel to outer margin from costa to tornus; five ocelli surrounded with discreet dark brown in submarginal area, one in each space between Rs and Cu2, ocelli in Rs-M1, M1-M2 and Cu1-Cu2 rounded, well defined, black circled with yellow ring, ocellus in Cu1- Cu2 larger, with two white pupils, ocelli in Rs-M1 and M1-M2 smaller with one white pupil, ocelli in M2-M3 and M3-Cu1 less defined, lacking black central area and pupils.

Female (Figs. 13c-13d) – FWL: 20-22 mm (12 specimens), average 20,8 mm. Similar to male, but differs by underside color lighter and greyish, ocelli in M2-M3 and M3-Cu1 on VFW and VHW well defined, each with two white pupils.



**Table 3.** Data of the specimens of several satyrine taxa selected and sampled for 16S mitochondrial rDNA sequencing in this study (genera *Cissia*, *Euptychoides*, *Magneptychia*, *Megeptychia*, *Modestia* **gen. nov.**, *Malaveria* **gen. nov.** and *Koutalina* **gen. nov.**). Individual codes generated for each voucher specimen in first column, GenBank accession codes in fourth column.

Code	Genus	species	Code	16s	Sex	Country	Locality	Coll.date	Collector
MB-0001	<i>Malaveria</i>	<i>nebulosa</i>	SUB8712959	MW366404	F	Venezuela	Miranda, El Jarillo, Municipio Guaicaipuro, Quebrada Honda	06.III.2013	C.R. Malaver
MB-0002	<i>Malaveria</i>	<i>nebulosa</i>	SUB8712959	MW366405	M	Venezuela	Miranda, El Jarillo, Municipio Guaicaipuro, Quebrada Honda	23.VII.2013	C.R. Malaver
MB-0004	<i>Malaveria</i>	<i>nebulosa</i>	SUB8712959	MW366406	M	Venezuela	Miranda, El Jarillo, Municipio Guaicaipuro, Quebrada Honda	05.VIII.2013	C.R. Malaver
MB-0005	<i>Malaveria</i>	<i>nebulosa</i>	SUB8712959	MW366407	F	Venezuela	Miranda, El Jarillo, Municipio Guaicaipuro, Quebrada Honda	06.III.2013	C.R. Malaver
MB-0006	<i>Malaveria</i>	<i>nebulosa</i>	SUB8712959	MW366408	M	Venezuela	Miranda, El Jarillo, Municipio Guaicaipuro, Quebrada Honda	23.VII.2013	C.R. Malaver
MB-0007	<i>Malaveria</i>	<i>nebulosa</i>	SUB8712959	MW366409	M	Venezuela	Miranda, El Jarillo, Municipio Guaicaipuro, Quebrada Honda	26.VIII.2013	C.R. Malaver
MB-0009	<i>Malaveria</i>	<i>alcihoe</i>	SUB8712959	MW366410	F	Colombia	Cundinamarca, Colegio, 430m	15.VII.1975	P. Botto
MB-0010	<i>Malaveria</i>	<i>mimas</i>	SUB8712959	MW366411	M	Bolivia	Caranavi		
MB-0012	<i>Malaveria</i>	<i>mimas</i>	SUB8712959	MW366412	M	Bolivia	Caranavi		
MB-0013	<i>Malaveria</i>	<i>mimas</i>	SUB8712959	MW366413	M	Bolivia	Caranavi		
MB-0014	<i>Malaveria</i>	<i>mimas</i>	SUB8712959	MW366414	M	Peru	Cusco, carretera Manu, 1900-2900m		C. Faynel
MB-0015	<i>Malaveria</i>	<i>ballofi</i>	SUB8712959	MW366415	M	Ecuador-W	Pichincha, Nanegalito	Oct.2015	R. Aldaz
MB-0016	<i>Malaveria</i>	<i>ballofi</i>	SUB8712959	MW366416	M	Ecuador-W	Pichincha, Nanegalito	16.X.2015	R. Aldaz
MB-0018	<i>Malaveria</i>	<i>ballofi</i>	SUB8712959	MW366418	M	Ecuador-W	Pichincha, Nanegalito	16.X.2015	R. Aldaz
MB-0019	<i>Malaveria</i>	<i>battoi</i>	SUB8712959	MW366419	M	Colombia	Cundinamarca, Colegio, 430m	15.VII.1975	P. Botto
MB-0020	<i>Modestia</i>	<i>modesta</i>	SUB8712959	MW366420	M	French Guiana	Saul, Gros Arbres	12.IX.2013	M. Benmesbah
MB-0021	<i>Modestia</i>	<i>modesta</i>	SUB8712959	MW366421	M	French Guiana	Saul, Boeuf-Mort	03.IX.2011	M. Benmesbah
MB-0022	<i>Modestia</i>	<i>modesta</i>	SUB8712959	MW366422	M	French Guiana	Saul	30.IX.2012	M. Benmesbah
MB-0023	<i>Modestia</i>	<i>modesta</i>	SUB8712959	MW366423	M	French Guiana	Papaichton	23.VII.2012	M. Benmesbah
MB-0024	<i>Modestia</i>	<i>modesta</i>	SUB8712959	MW366424	M	French Guiana	Itoupe	28.XI.2014	M. Benmesbah
MB-0030	<i>Modestia</i>	<i>modesta</i>	SUB8712959	MW366425	F	French Guiana	Itoupe, forêt bambou, 550-750m	30.XI.2014	M. Benmesbah
MB-0035	<i>Modestia</i>	<i>modesta</i>	SUB8712959	MW366426	F	French Guiana	Itoupe, forêt bambou, 550-750m	02.XII.2014	M. Benmesbah
MB-0037	<i>Modestia</i>	<i>modesta</i>	SUB8712959	MW366427	F	French Guiana	Saul, vers Galbao	07.X.2011	M. Benmesbah
MB-0039	<i>Modestia</i>	<i>r. remypignoux</i>	SUB8712959	MW366428	M	French Guiana	Antecume-Pata	13.III.2012	M. Benmesbah
MB-0041	<i>Modestia</i>	<i>r. remypignoux</i>	SUB8712959	MW366429	M	French Guiana	Kaw, Degrad Escolle	14.XI.2011	M. Benmesbah
MB-0043	<i>Modestia</i>	<i>r. remypignoux</i>	SUB8712959	MW366431	M	French Guiana	Saint-Laurent-du-Maroni	23.V.2009	M. Benmesbah
MB-0044	<i>Modestia</i>	<i>r. remypignoux</i>	SUB8712959	MW366432	M	French Guiana	Saint-Laurent-du-Maroni, route Apatou	19.I.2012	M. Benmesbah
MB-0045	<i>Modestia</i>	<i>r. remypignoux</i>	SUB8712959	MW366433	M	French Guiana	Talwen, Maroni	15.III.2012	M. Benmesbah
MB-0049	<i>Modestia</i>	<i>r. remypignoux</i>	SUB8712959	MW366437	F	French Guiana	Matti	18.VIII.2012	M. Benmesbah
MB-0050	<i>Modestia</i>	<i>r. remypignoux</i>	SUB8712959	MW366438	F	French Guiana	Antecume-Pata	13.III.2012	M. Benmesbah
MB-0055	<i>Modestia</i>	<i>r. remypignoux</i>	SUB8712959	MW366443	F	French Guiana	Grand-Santi	16.V.2012	M. Benmesbah
MB-0057	<i>Koutalina</i>	<i>pamela</i>	SUB8712959	MW366445	M	Bolivia	La Paz, Caranavi, 800-1500m	Janv.2003	
MB-0058	<i>Koutalina</i>	<i>pamela</i>	SUB8712959	MW366446	M	Bolivia	La Paz, Caranavi, 800-1500m	Janv.2003	
MB-0059	<i>Koutalina</i>	<i>pamela</i>	SUB8712959	MW366447	M	Bolivia	La Paz, Caranavi, 800-1500m	Janv.2003	
MB-0060	<i>Koutalina</i>	<i>pamela</i>	SUB8712959	MW366448	M	Bolivia	La Paz, Caranavi, 800-1500m	Janv.2003	
MB-0063	<i>Koutalina</i>	<i>pamela</i>	SUB8712959	MW366449	M	Peru	Cusco, carretera Manu, 1900-2900m		C. Faynel
MB-0064	<i>Koutalina</i>	<i>pamela</i>	SUB8712959	MW366450	M	Peru	Junin, Mina Pichita, 2100m	12.IX.2001	A. Vitoria & M. Suarez
MB-0065	<i>Koutalina</i>	<i>pamela</i>	SUB8712959	MW366451	M	Peru	Junin, Mina Pichita, 2100m	12.IX.2001	A. Vitoria & M. Suarez
MB-0066	<i>Malaveria</i>	<i>ballofi</i>	SUB8712959	MW366452	M	Ecuador-W	Pichincha, Nanegalito	2016	R. Aldaz
MB-0068	<i>Malaveria</i>	<i>ballofi</i>	SUB8712959	MW366454	M	Ecuador-W	Carchi, Baboso, 800m	Sept.2016	R. Aldaz



Table 3. (*Continuation*)

MB-0069	<i>Malaveria balliofi</i>	SUB8712959	MW366455	M	Ecuador-W	Carchi, Baboso, 800m	Sept. 2016	R. Aldaz
MB-0072	<i>Malaveria balliofi</i>	SUB8712959	MW366458	M	Ecuador-W	Pichincha, Nanegalito	2016	R. Aldaz
MB-0074	<i>Malaveria balliofi</i>	SUB8712959	MW366460	M	Ecuador-W	Pichincha, Nanegalito	2016	R. Aldaz
MB-0143	<i>Modestia r. shueyi</i>	SUB8712959	MW366463	M	Belize	Cayo Dist, Baldy Beacon, 750m	23.IX.2016	J. Shuey/P. Labus
MB-0144	<i>Modestia r. shueyi</i>	SUB8712959	MW366464	M	Belize	Cayo Dist, Baldy Beacon, 750m	23.IX.2016	J. Shuey/P. Labus
MB-0145	<i>Malaveria duponti</i>	SUB8712959	MW366465	M	Bolivia	Caranavi		
MB-0146	<i>Malaveria duponti</i>	SUB8712959	MW366466	M	Bolivia	Caranavi		
MB-0147	<i>Malaveria duponti</i>	SUB8712959	MW366467	M	Bolivia	Caranavi		
MB-0148	<i>Malaveria duponti</i>	SUB8712959	MW366468	M	Bolivia	Caranavi		
MB-0149	<i>Malaveria duponti</i>	SUB8712959	MW366469	F	Bolivia	Caranavi		
MB-0152	<i>Malaveria mimula</i>	SUB8712959	MW366470	M	Paraguay	PARAGUARY, Sapucaí	08.IX.2014	M. Benmesbah
MB-0153	<i>Malaveria mimula</i>	SUB8712959	MW366471	M	Paraguay	PARAGUARI, Cerro Achay, 4km y 7km de la ruta	05.IX.2014	M. Benmesbah
MB-0154	<i>Malaveria mimula</i>	SUB8712959	MW366472	M	Paraguay	PARAGUARI, Cerro Achay, 4km de la ruta	04.IX.2014	M. Benmesbah
MB-0165	<i>Cissia myncea</i>	SUB8712959	MW366473	M	French Guiana	Maripasoula, vers Wacapou, Filet	18.IX.2013	M. Benmesbah
MB-0166	<i>Cissia myncea</i>	SUB8712959	MW366474	M	French Guiana	Mitaraka, camp de base	01.III.2015	M. Benmesbah
MB-0168	<i>Cissia myncea</i>	SUB8712959	MW366475	M	French Guiana	Maripasoula, vers Wacapou, Filet	18.IX.2013	M. Benmesbah
MB-0169	<i>Cissia penelope</i>	SUB8712959	MW366476	M	French Guiana	Kaw, Degrad Escolle, Filet	16.XI.2011	M. Benmesbah
MB-0170	<i>Cissia penelope</i>	SUB8712959	MW366477	F	French Guiana	Mitaraka, sommet en cloche	15.II.2015	M. Benmesbah
MB-0171	<i>Megneuptychia antonoe</i>	SUB8712959	MW366478	M	French Guiana	Cacao, Banane	Sept. 2011	M. Benmesbah
MB-0172	<i>Megneuptychia antonoe</i>	SUB8712959	MW366479	M	French Guiana	Cacao, Banane	Sept. 2011	M. Benmesbah
MB-0173	<i>Megneuptychia antonoe</i>	SUB8712959	MW366480	M	French Guiana	Cacao, Banane	Sept. 2011	M. Benmesbah
MB-0174	<i>Euptychoides saturnus</i>	SUB8712959	MW366481	M	Bolivia	Caranavi		
MB-0175	<i>Euptychoides saturnus</i>	SUB8712959	MW366482	M	Bolivia	Caranavi		
MB-0178	<i>Magneuptychia lethra</i>	SUB8712959	MW366483	M	French Guiana	Mitaraka, savane roche	28.II.2015	M. Benmesbah
MB-0206	<i>Magneuptychia libye</i>	SUB8712959	MW366484	M	French Guiana	Cayenne, Bourda	2011	M. Benmesbah
MB-0207	<i>Magneuptychia libye</i>	SUB8712959	MW366485	M	French Guiana	Cayenne, Bourda	2011	M. Benmesbah
MB-0208	<i>Magneuptychia lethra</i>	SUB8712959	MW366486	F	French Guiana	Saul, vers Galbao	07.X.2011	M. Benmesbah
MB-0209	<i>Magneuptychia libye</i>	SUB8712959	MW366487	F	French Guiana	Montsinery, Crique Couleuvre	21.X.2011	M. Benmesbah
MB-0210	<i>Magneuptychia lethra</i>	SUB8712959	MW366488	F	French Guiana	Maripasoula, Talwen	15.III.2012	M. Benmesbah
MB-0211	<i>Euptychoides saturnus</i>	SUB8712959	MW366489	M	Bolivia	Caranavi		
MB-0212	<i>Euptychoides saturnus</i>	SUB8712959	MW366490	M	Bolivia	Caranavi		
MB-0247	<i>Malaveria sp.</i>	SUB8712959	MW366491	M	Colombia	Cesar, San Alberto, 300m	14.VI.2017	G. Rodriguez
MB-0248	<i>Malaveria r. rodriguezi</i>	SUB8712959	MW366492	M	Colombia	Antioquia, Amaga, 1700m	17.VII.2003	G. Rodriguez
MB-0249	<i>Malaveria r. rodriguezi</i>	SUB8712959	MW366493	M	Colombia	Antioquia, Frontino, 2000m	22.IV.2007	G. Rodriguez
MB-0250	<i>Malaveria r. risaralda</i>	SUB8712959	MW366494	M	Colombia	Risaralda, Pueblo Rico, 1400m	20.VII.2005	G. Rodriguez
MB-0251	<i>Malaveria sp.</i>	SUB8712959	MW366495	M	Colombia	Santander, Via Mesa-Santos, 1500m	22.XII.2007	G. Rodriguez
MB-0252	<i>Malaveria r. risaralda</i>	SUB8712959	MW366496	M	Colombia	Risaralda, Pueblo Rico, 1400m	20.VII.2005	G. Rodriguez
MB-0253	<i>Malaveria r. rodriguezi</i>	SUB8712959	MW366497	M	Colombia	Antioquia, Frontino, 1900m	22.IV.2000	G. Rodriguez
MB-0254	<i>Malaveria r. rodriguezi</i>	SUB8712959	MW366498	M	Colombia	Antioquia, Guarne, 2000m	20.XI.2003	G. Rodriguez
MB-0255	<i>Malaveria r. rodriguezi</i>	SUB8712959	MW366499	M	Colombia	Antioquia, La Mansa-Ciudad Bolívar, 2400m	25.I.2004	G. Rodriguez
MB-0256	<i>Malaveria r. rodriguezi</i>	SUB8712959	MW366500	M	Colombia	Tolima, Prado, 700m	Sept. 2003	G. Rodriguez
MB-0258	<i>Modestia gomezi</i>	SUB8712959	MW366502	M	Colombia	Antioquia, Porce, 800m	27.VIII.2017	G. Rodriguez
MB-0265	<i>Malaveria r. rodriguezi</i>	SUB8712959	MW366503	M	Colombia	Antioquia, Porce, 1000m	09.VIII.2003	G. Rodriguez
MB-0266	<i>Malaveria mimula</i>	SUB8712959	MW366504	F	Paraguay	PARAGUARY, Sapucaí	08.IX.2014	M. Benmesbah



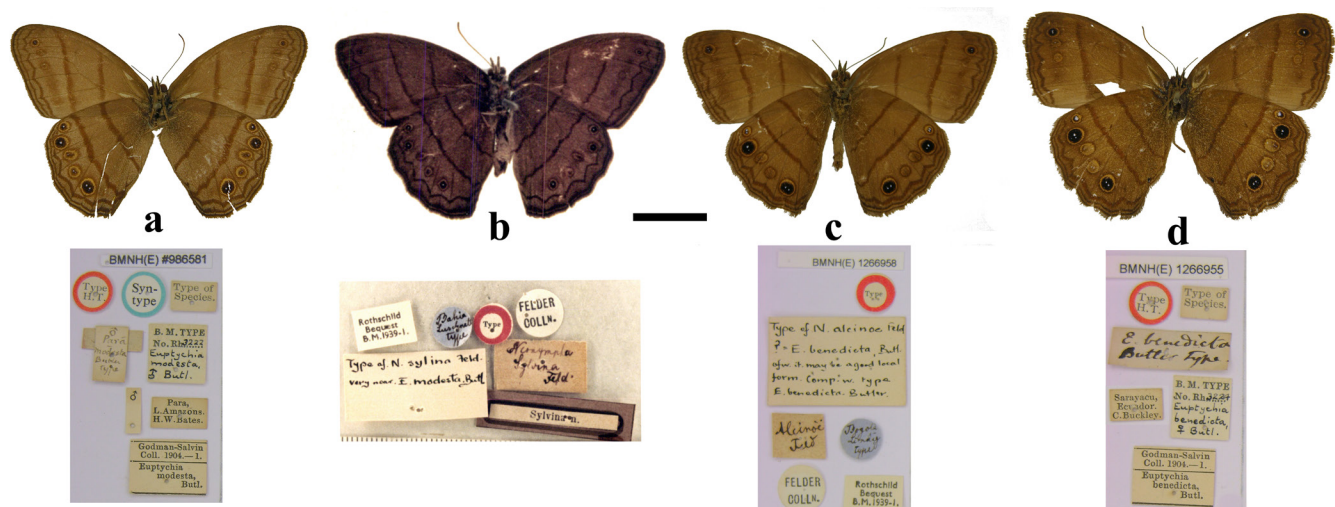


Figure 12. Historical type specimens with corresponding labels. a. Lectotype of *Euptychia modesta* Butler, 1867; b. Lectotype of *Neonympha sylvina* C. Felder & R. Felder, 1867; c. Lectotype of *Neonympha alcinoe* C. Felder & R. Felder, 1867; d. Syntype of *Euptychia benedicta* Butler, 1877. (Scale: 1 cm; labels not presented to scale).

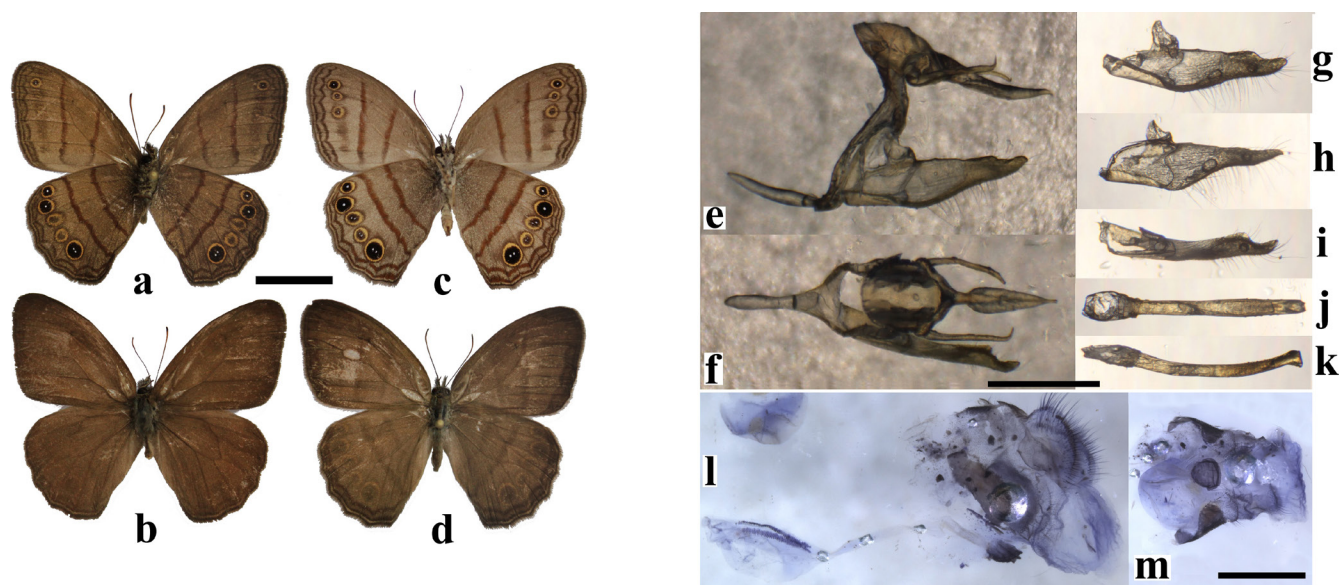


Figure 13. *Modestia modesta* comb. nov., imagos and genitalia. a. Male ventral; b. *idem* dorsal; c. Female ventral; d. *idem* dorsal; e. Male genitalia lateral view (one valva removed); f. *idem* dorsal view; g. Valva lateral inner view; h. *idem* lateral outer view; i. *idem* dorsal view; j. Aedeagus dorsal view; k. *idem* lateral view; l. Female genitalia lateral view; m. *idem* ventral view. (Scale imago: 1 cm; scale genitalia: 1 mm).

Male genitalia (6 dissected) (Figs. 13e-13k): characterized by the shape of the valvae, which are long and gradually pointed distally. In lateral view the valvae have a particular ampullar ridge (dorsal) with a moderate notch, just before their tip. This is not seen in other species of the genus. Uncus lanceolate, twice as long as tegumen; saccus digitiform, same length as subunci; aedeagus long, about same length as tegumen + uncus.

Female genitalia (5 dissected) (Figs. 13l-13m): external sclerites of the 8th abdominal segment (ventral) very

similar to those of *M. remypignoux* sp. nov.; papillae anales prominent and setose, bursa copulatrix bearing two parallel signa, almost as long as the corpus bursae.

**Variation:** there is slight variation on VHW in the size of the ocelli and the distance between submarginal and marginal lines, but no consistent difference has been noticed.

**Diagnosis:** *M. modesta* comb. nov., differs from *M. gomezi* comb. nov. (Fig. 14a-14c) by: 1. less marked median and post median lines on the underside, which are brown

and heavily marked in *M. gomezi* **comb. nov.**; 2. shape of the ocelli in M2-M3 and M3-Cu1 on VHW, in which the yellow ring almost invade the entire ocelli in *M. gomezi* **comb. nov.**, the brown center being reduced to only a dash; 3. distal extremity of the valvae sharper and presenting an obvious inner protrusion in *M. modesta* **comb. nov.** (Figs. 13g-13i), while it is more spatulate and with a much less developed inner protrusion in *M. gomezi* **comb. nov.** (Figs. 14f-14h). Differences with *M. remypignoux* **sp. nov.**, are treated under that species.

**Habitat and behavior:** *M. modesta* **comb. nov.**, has been captured several times in French Guiana and is probably more widespread. One of the syntypes is from the Lower Amazon in Pará state of Brazil. The species seems to fly all year round. It has been encountered as well in primary forest (Mitaraka Mounts), secondary forest (Saint-Jean-du-Maroni), close to cassava plantations (Païchton) or close to human habitation (Saül). At Saül, the specimens collected were flying in the late morning at the edge of the trail, together with *Cissia penelope* (Fabricius, 1775) and species of *Hermeuptychia*. Its flight is characteristic for members of the Euptychiina: shy, in the shade of the understory, flying for several meters before resting again, wings closed, at the edge of the trail. Distinction between *M. modesta* **comb. nov.** and *Hermeuptychia* sp. was very difficult on the wing and only systematic collecting allowed the capture of a few specimens of *M. modesta* **comb. nov.** It has also been observed during the middle morning (between 9:30 and 10:30am) at the edges of a wide bamboo field on the slopes of Mount Itoupé at around 630m. Several specimens were observed over several days revealing the same behavior. The butterfly had a nervous flight at the summit of the bamboos (2 to 3m high) and rested on leaves for a few seconds to a few minutes before flying. The specimens appeared when the angled sunlight lit up this part of the bamboo field, and then stopped flying when sunshine became strong. One specimen was collected at the summit of the same mount (second highest summit in French Guiana at 750m) in late evening, close to the ground when it had been obviously disturbed. The species has thus been collected in French Guiana from 0 to 750m. Nevertheless, it has been rarely encountered and there are few specimens in recent French Guianan collections. While reporting several species of the Euptychiina hilltopping in the same site in Saül (French Guiana), neither *M. modesta* **comb. nov.**, nor *M. remypignoux* **sp. nov.**, have been observed among them. They were captured a few hundred meters from this hilltop (Benmesbah *et al.* 2018).

**Discussion:** the specimens which we identified as *M. modesta* **comb. nov.**, from French Guiana completely

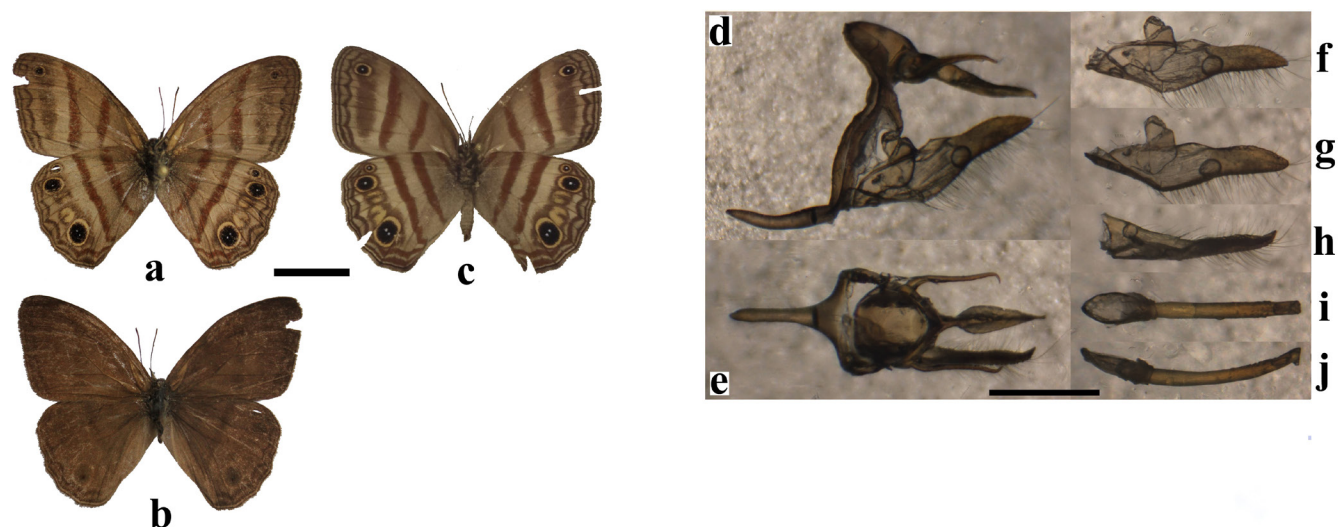
agree with the original description and are similar to the lectotype of this species. Distance between French Guiana and Pará state (Brazil) is not excessive and the two regions, being biogeographically continuous, share various species of Satyrinae (*e. g.*, several *Euptychia*, *Pareuptychia* Forster, 1964, *Emeryus*, *Cissia*). Butler also mentions in its description a variety of *E. modesta* without naming it, with “smaller ocelli on ventral surface” from Cameta (also a locality in Pará) in the Bates collection. This latter variety could refer to *M. remypignoux* **sp. nov.**, which is sympatric with *modesta* in French Guiana and flies also in close Pará state. There are two records from the Orinoco Delta in Venezuela (A. Neild, pers. comm.), and we examined some other specimens very similar to *M. modesta* from Venezuela, Brazil, Peru, Colombia, Panama and Belize. There is some variation in the ventral color, size of the ocelli on VHW, shape, distance to margin and width of the submarginal line on VHW. Unfortunately, we did not have this material to hand to compare specimens directly and appreciate the subtle differences that could occur. Two males (1 from Panama and 1 from Belize) did not show consistent differences in the male genitalia when compared with those from French Guiana. There are probably other similar, cryptic species, such as *M. remypignoux* **sp. nov.**, herein described. The study of different populations of this widely distributed complex is beyond the scope of this work and would require larger number of samples, accurate locality data, numerous dissections and DNA comparative studies.

*Modestia gomezi* (Singer, DeVries & Ehrlich, 1983),  
**comb. nov.**  
(Figs. 14a-14j)

**Type material:** HOLOTYPE male: /Holotype/Costa Rica/Rothschild Bequest, B.M. 1939-1/*Cissia gomezi* det. P. J. DeVries/BMNH(E) #806407/; PARATYPES (all from Costa Rica): 2 males, same data as holotype; 1 female, Parque Nacional Corcovado, Osa Peninsula, Sirena, ex. larva 24 Sept. 1980 [NHMUK] (examined).

**Redescription:** Male (Figs. 14a-14b): FWL: 21-22 mm (2 specimens), average 21.5 mm. DFW: background brown uniform. VFW: ground color light brown; submedian and median lines thick, color ferruginous brown; submarginal band dark brown, well defined from costa to 2A-Cu2; only one small black ocellus circled by a yellowish ring in the apex in M1-M2 with one small white pupil; submarginal line dark brown thinner, scalloped, running from radius to inner margin, pointing distally in M1 to 2A; marginal line straight, thinner, parallel and close to outer margin. DHW: ground color same as DFW; marginal and submarginal lines observ-





**Figure 14.** *Modestia gomezi* comb. nov., imagos and genitalia. a. Male ventral; b. *idem* dorsal; c. Female ventral; d. Male genitalia lateral view; e. *idem* dorsal view; f. Valva lateral inner view; g. *idem* lateral outer view; h. *idem* dorsal view; i. Aedeagus dorsal view; j. *idem* lateral view. (Scale imago: 1 cm; scale genitalia: 1 mm).

able through translucent wing; thin marginal area outside marginal line lighter near tornus; ocellus Cu1-Cu2 barely visible. VHW: ground color same as VFW; median and submedian lines thick, ferruginous brown; median line joining anal margin with a marked angulation; submarginal line thinner, scalloped, basally convex from M1-M2 to Cu2-2A; marginal dark line thin, parallel to outer margin from costa to tornus, thicker in Cu2-2A; submarginal area with five ocelli, one in each space between Rs and Cu2, which external counter touching adjacent veins, ocellus in Cu1-Cu2 larger, well defined with two tiny white pupils, ocellus in M1-M2 smaller and ocellus in M2-M3 even smaller, well defined, centered by one white pupil, ocelli in M2-M3 and M3-Cu1 less defined, lacking black central area and white pupils; all ocelli surrounded by irregular thin brown area.

Female (Fig. 14c) – FWL: 22 mm (1 specimen). Similar to male on ventral surface (dorsal surface not examined).

Male genitalia (1 dissected) (Fig. 14d-14j): chitinized structures of the genitalia show the characteristic features for the genus: globular and short tegumen, long lanceolate uncus, subuncus straight, stylized, as long as the digitiform saccus. Valvae in this species are characterized by a continuous ampullar (dorsal) ridge, convex, with tiny irregular denticles; aedeagus slightly curved upwards.

Female genitalia: not examined.

**Variation:** the specimens examined showed only slight variation in wing pattern.

**Diagnosis:** *M. gomezi* comb. nov., differs from all other members of *Modestia* gen. nov., by having: 1. the wid-

est ocelli on VHW; 2. the widest submedian and median lines on underside; 3. almost no membrane on the distal extremity of the valvae of male genitalia which is more spatulate than in *M. modesta* comb. nov. and *M. remypignoux* sp. nov.

**Hostplant:** reported by DeVries (1986) as a grass (Poaceae). Early stages described by Singer *et al.* (1983).

**Habitat and behavior:** we have not observed this species in nature. Museum records show that it ranges from Costa Rica to Colombia through Panama.

**Discussion:** Singer *et al.* (1983) defined the “*Cissia confusa*-species group” mainly on the basis of early instar morphology and divided it into 4 subgroups. They assigned *M. gomezi* comb. nov., to one of these subgroups, of which it was the only representative. They pointed out the differences observed with respect to other species of the “*Cissia confusa*-species group”: larval head, pupae shape, and adult hindwing ocelli in Rs-M1 and M1-M2 with only one pupil each. As discussed above, ocellar pattern is in our view diagnostic at generic level. These differences support our decision to remove *gomezi* from that species-group and transfer it to *Modestia* gen. nov. Furthermore, DNA comparative analysis shows that *M. gomezi* is evidently closer to *M. modesta* comb. nov. (95.9% similarity), than to ‘*Cissia*’ *myncea* (91.4% similarity) (Tables 1 and 2).

**Material examined:** 3 males (1 dissected), 2 females: COLOMBIA (1 male): Antioquia: Porce 800m, 27.VIII.2017 1 male (MB-0258\*) [MB]; PANAMA (1 male, 1 female): Zona del Canal: Cocolí, 06.IV.1987 1 male (photograph) and 28.XII.1986 1 female (photograph) [JMD]; COSTA RICA (1 male, 1 female): 1 male

(holotype) no precise locality (photograph) [NHMUK];  
1 female Parque Corcovado-Sirena (photograph).

*Modestia remypignoux* Benmesbah & Viloria, sp. nov.

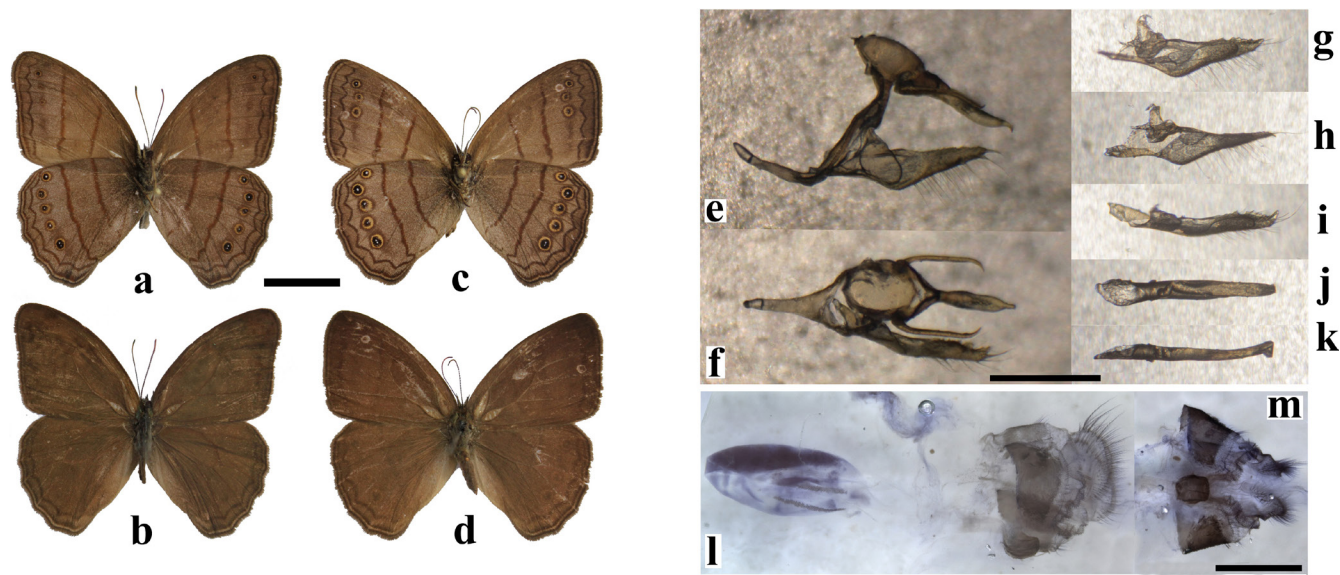
(Figs. 15a-15m)

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:act:DC4CBBA5-0DA9-4DB7-8682-315391AAFBAD>

**Type material:** HOLOTYPE male (Figs. 15a-15b): / French Guiana, Maripasoula, Antecume Pata, 13.III.2012/ Holotype of *Modestia remypignoux remypignoux* Benmesbah & Viloria, 2020/MB-0039\*/ [MB]; PARATYPES: 9 males (4 dissected), 13 females (3 dissected) (all from FRENCH GUIANA): Kaw: Dégrad Escolle, 14.XI.2011 1 male (MB-0041\*) [MB] and 1 female (MB-0047\*) [MB]; Kaw pk 8 17.IX.2010 1 female (MB-0053\*) [MB]; Grand Santi: 16.V.2012 1 female (MB-0055\*) [MB]; 18.V.2012 1 female (MB-0355) [MB]; Kourou: Montagne des Pères 22.VI.2012 1 male (MB-0042) [MB]; 31.I.2013 1 male (MB-0040\*) [MNHN]; Macouria: Matiti 18.VIII.2012 2 females (MB-0049) [MB], (MB-0054) [MIZA]; Maripasoula: Antecume Pata 13.III.2012 2 females (MB-0048\*, MB-0050) [MB]; Talwen 15.III.2012 1 male (MB-0045\*) [MB]; Matoury: Rochambeau 20.XII.2008 1 male [LCB]; 29.VIII.2009 1 female [LCB]; Rémire: Dégrad des Cannes 06.XI.1988 2 males [LCB]; Saint-Laurent-du-Maroni: 07.VI.1992 1 male [LCB]; 24.X.2011 1 female (MB-0051) [AN]; 19.I.2012 1 male (MB-0044) [MIZA], 1 female (MB-0052) [IVIC]; Ouanary II.2019

1 female (MB-0371) [MB]; Sinnamary: pk 17 D21 1 female 06.IX.2009 [LCB].

**Description:** Male (Figs. 15a-15b): FWL: Holotype 21 mm, 21–23 mm (7 specimens), average 21.9 mm. DFW: background light brown uniform. VFW: ground color light greyish brown; submedian and median lines thin, ferruginous brown, median line curved outwards, and basally concave in Cu2-2A; submarginal band thin, dark brown, discreet; submarginal area with three small ocelli, one black, circled by a yellowish ring in the apex in M1-M2, with one small white pupils, two others even smaller, less defined in M2-M3 and M3-Cu1; submarginal line thinner, dark brown, scalloped, pointing distally in R5 to 2A; marginal line straight, of same width, parallel and close to outer margin. DHW: ground color same as DFW; marginal and submarginal lines observable through translucent wing. VHW: ground color same as VFW; median and submedian lines thin, ferruginous brown, discreetly irregular; median line joining anal margin making a double angulation; submarginal line thinner, scalloped, pointing distally in M1 to 2A; marginal dark line thin, parallel to outer margin from costa to torus, thicker in Cu2-2A; submarginal area with five small ocelli almost of same size, one in each space between Rs and Cu2, ocellus in Cu1- Cu2 slightly bigger, well defined, with two tiny white pupils, ocelli in M2-M3 and M3-Cu1 with one or two apparent pupils, ocelli in Rs-M1 and M1-M2 centered by one white pupil; thin brown area surrounding all ocelli.



**Figure 15.** *Modestia remypignoux remypignoux* sp. nov., imagos and genitalia. a. Male ventral; b. *idem* dorsal; c. Female ventral; d. *idem* dorsal; e. Male genitalia lateral view; f. *idem* dorsal view; g. Valva lateral inner view; h. *idem* lateral outer view; i. *idem* dorsal view; j. Aedeagus dorsal view; k. *idem* lateral view; l. Female genitalia lateral view; m. *idem* ventral view. (Scale imago: 1 cm; scale genitalia: 1 mm).



Female (Figs. 15c-15d) – FWL: 19–22 mm (8 specimens), average 20,1 mm. Similar to male but differs from it by the more rounded shape, underside slightly lighter and greyish, ocelli on ventral side a little bit wider.

Male genitalia (5 dissected) (Figs. 15e-15k): very similar to that of the preceding two species, but uncus rectangular and regular, saccus is not as digitiform (more conical); the valvae closer in shape to those of *M. modesta* **comb. nov.**, but with an indented ampullar ridge and lacking the notch. Aedeagus straight and shorter.

Female genitalia (3 dissected) (Figs. 15l-15m): similar to that of *M. modesta* **comb. nov.**

**Diagnosis:** *M. remypignoux* **sp. nov.**, can be differentiated from *M. modesta* **comb. nov.**, by the following characters: 1. ocelli on VHW almost of equal size and smaller than in *M. modesta* **comb. nov.**; 2. submarginal line more distant from marginal line on VFW and VHW than in *M. modesta* **comb. nov.**; 3. median line on VHW making a double angulation when joining the anal margin, whereas it is almost straight in *M. modesta* **comb. nov.**; 4. uncus rectangular and regular instead of tapered in *M. modesta* **comb. nov.**; 5. distal extremity of the valvae more regular, with less membrane than in *M. modesta* **comb. nov.** *M. remypignoux* **sp. nov.**, is differentiated from *M. remypignoux shueyi* **ssp. nov.**, under this taxon. For differences with *M. gomezi* **comb. nov.**, see under that species.

**Etymology:** we name this species in honor of our friend Doctor Rémy Pignoux, French physician and naturalist in love with nature in general and birds in particular, who has been living in French Guiana for decades, still providing constant devoted care to the populations of the Maroni river and instilling great ethical values to his young doctoral students. *Modestia remypignoux* is a masculine noun in apposition.

**Hostplant:** unknown to us.

**Habitat and behavior:** *M. remypignoux* **sp. nov.**, was observed on several occasions in French Guiana. Its behavior is typical of the Euptychiina (see under *M. modesta* **comb. nov.**). The species is widespread all over the country and present in different types of habitat, from primary to secondary forest, near human habitation and patches of low forest within savannah. *M. remypignoux* **sp. nov.**, is described from French Guiana, but it is likely to be more widespread in similar habitats in the Amazonian region.

**Discussion:** *M. remypignoux* **sp. nov.**, is sympatric with *M. modesta* **comb. nov.**, in French Guiana. This species has been collected before and was known to local entomologists. Brévignon (2008) who provided important knowledge on the French Guianan butterfly fauna identified this species as *Magneuptychia modesta* and provided a picture of the male and its genitalia. At that time Brévignon (pers.

comm.) considered the specimens of *M. remypignoux* **sp. nov.**, to agree with the syntype of *Euptychia modesta*, of which he examined photographs. He studied a single female of *M. modesta* **comb. nov.**, in the collection of Père Barbotin captured in Saül in September 1961, but did not notice the difference with *M. remypignoux* **sp. nov.** In fact, true *M. modesta* **comb. nov.**, is much more rarely encountered than *M. remypignoux* **sp. nov.**, in French Guiana, and larger series of this species were only very recently collected there, which allowed clearly separation of these two species. In a more recent work, *M. modesta* **comb. nov.**, was erroneously identified by Brévignon & Benmesbah (2012) as *Magneuptychia alcinoe*.

Apart from *M. modesta* **comb. nov.**, the species superficially closer to *M. remypignoux* **sp. nov.**, is *Neonympha sylvina* C. Felder & R. Felder, 1867, which was dubiously placed in the genus *Paryphthimoides* (Lamas 2004). Following the original description, it was described from at least two specimens (a male and a female) from Bahia (Brazil), and no illustration was provided by the authors. A single syntype (probably a male) is known, hosted in the NHMUK (Fig. 12b). Because of the possible presence of at least 2 syntypes and the close habitus shared by different taxa in this group, for the purpose of nomenclatural stability, we fix here the identity of *Neonympha sylvina* and designate as LECTOTYPE of this taxon the specimen with the following labels (Fig. 12b): /*Neonympha sylvina* Feld./Bahia Luschnatt type/FELDER COLL<sup>n</sup>/Type/Type of *N. sylvina* Feld, very near *E. modesta*. Butl/*Sylvina* n./Rothschild Bequest B.M.1939-1/ [NHMUK]. We did not have access to this specimen to perform dissections. To date we are not aware of the existence of another syntype. In the original description the male presents ventral surface ocelli with one pupil, and this corresponds with the syntype which presents a unique pupil in ocellus Cu1-Cu2 on VHW. On the other hand, the female description mentions a trace on DHW (presumably in the tornus) of a bipupillate ocellus, which should correspond to a VHW ocellus in Cu1-Cu2 with two pupils. As discussed above the number of pupils appears to be a discriminating supraspecific character not just in *Modestia* **gen. nov.** and *Malaveria* **gen. nov.**, but also in other genera of the Euptychiina. Plausible morphogenic mechanisms leading some specimens to present a single pupilled VHW ocellus in Cu1-Cu2 are also discussed above (Figs. 9a-9f). Actually, some specimens (of both sexes) of *N. sylvina* from northeastern and mid-western Brazil presenting single pupils have been found at DZUP and ZUEC collections. These specimens agree with the lectotype of *N. sylvina* (T. Zacca pers. comm.). Although it is possible that the lectotype of *N. sylvina* represents an aberrant individual (*i.e.*, with sin-



gle pupil in the Cu1-Cu2 VHW ocellus), it is more likely to be a valid species, probably belonging to a different genus. A deeper study of this taxon (Zacca *et al.* in prep.) should confirm this hypothesis.

Notwithstanding, the examination of the lectotype of *N. sylvina* and three additional specimens (2 males and 1 female, courtesy of T. Zacca) shows at least three additional differences compared with *M. remypignoux* sp. nov.: 1. ocelli in M3-Cu1 and Cu1-Cu2 on VHW are much less defined in *N. sylvina* than in *M. remypignoux* sp. nov.; 2. ocellus in M3-Cu1 is more ovoid in *N. sylvina* than in *M. remypignoux* sp. nov.; 3. median line on VFW is straight in Cu2-2A in *N. sylvina* and neither curved outwards nor basally concave as in *M. remypignoux* sp. nov. Finally, *N. sylvina* is described from Bahia, which is more than 2,500 km from French Guiana, and both territories represent two different areas of endemism for butterflies, comprising various different species of the subtribe Euptychiina (for instance, *Euptychia atlantica* Nakahara & Freitas [in Nakahara *et al.* 2017], *Godartiana amadoi* Paluch, Zacca & Freitas [in Zacca *et al.* 2016], for the Bahia region; T. Zacca pers. comm.). Based on what precedes we treat *M. remypignoux* sp. nov., as a different taxon from *N. sylvina*.

We examined several similar specimens from various locations in Brazil, Peru and Ecuador. We noticed some consistent differences, although subtle, in wing pattern and genitalia. The study of these specimens is beyond the scope of this paper and the only other taxon we describe here is a subspecies of *M. remypignoux* sp. nov., from Central America. More comprehensive morphological studies and molecular analyses are likely to reveal several cryptic species (Zacca *et al.* in prep.).

*Modestia remypignoux shueyi* Benmesbah & Viloria,  
sp. nov.

(Figs. 16a-16i)

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:act:99ACCD73-0E4E-4FA9-B3F1-33FE91C4C7DC>

**Type material:** HOLOTYPE male (Figs. 16a-16b): / Belize, Cayo Dist., Baldy Beacon- 3,5km SSW - 1F5231 logging road in pine/oak, 750m, 23.IX.2016, J. Shuey - P. Labus, coll./Holotype of *Modestia remypignoux shueyi* Benmesbah & Viloria, 2020/MB-0143/ [MB]; PARATYPES (8 males, all from Belize): same data 1 male (MB-0144) [MB] and 4 males [JS]; same data 700m, 24.IX.2016 1 male [JS]; same data 750m, 24.IX.2016 2 males [JS].

**Material examined** (not included in the type series): 6 males (3 dissected).- PANAMA: Colón: Cerro Santa Rita, 225m, 08.I.1987 1 male (MB-0216\*) [MB] and

1 male (photograph) [JMD]; 245m, 18.II.2014 1 male (MB-0213); Cocle: El Valle, 600m, 22.VIII.2015 1 male (photograph) [JMD]; 800-850m, 02.IV.1987 1 male (MB-0214\*) [MB]; Gatun, West Creek trail, 30.XII.1985 1 male (MB-0215\*) [MB].

**Description:** Male (Figs. 16a-16b): FWL: Holotype 22 mm, 21–22 mm (2 specimens), average 21.5 mm. Male similar to *M. remypignoux* sp. nov., but differs in having a darker ground color on both sides and ocelli M2-M3 and M3-Cu1 on VHW less defined, lacking the black central area and the pupils.

Female: not examined.

Male genitalia (5 dissected) (Figs. 16c-16i): similar to *M. remypignoux* sp. nov., in the 2 specimens examined.

Female genitalia: not examined.

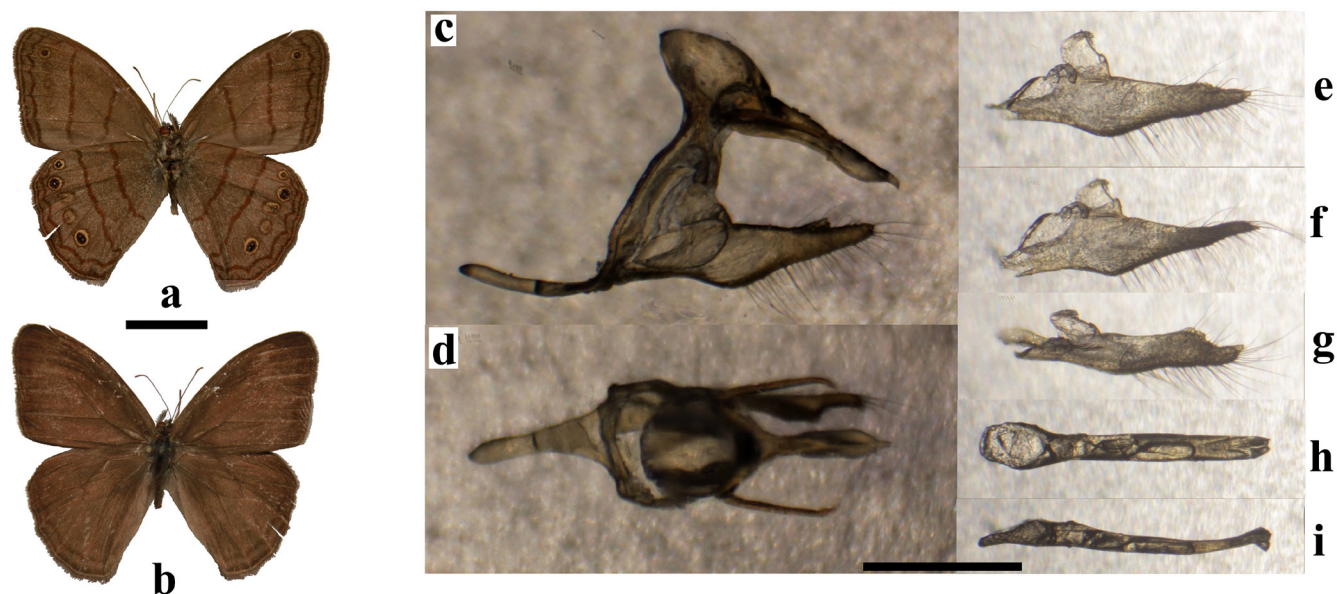
**Variation:** there is slight variation in the size of the ocelli on VHW in the specimens examined.

**Diagnosis:** subspecies *shueyi* is very similar to the nominal subspecies, nevertheless it differs from it by the darker ground color and the less defined ocelli on VHW in M2-M3 (which is elongated) and M3-Cu1 (well defined black ocelli centered by white pupil in *M. r. remypignoux* sp. nov.). For differences with *M. modesta* comb. nov., see under *M. r. remypignoux* sp. nov. For differences with *M. gomezi* comb. nov., see under that species.

**Etymology:** dedicated to John Shuey, a North-American entomologist who is passionately keen on the Hesperriidae and butterfly fauna of Belize. He collected all the specimens of the type series. The Latinized subspecies name *shueyi* is a masculine noun in the genitive case.

**Host plant:** unknown.

**Habitat and behavior:** comments regarding habitat and behavior are directly quoted from J. Shuey who collected all the specimens of the type series. "The locality is located at ~ 16° 58' 37" x 88° 46' 34" and is a narrow ridgeline that descends from approximately 900m altitude to 600m. In totality, this ridgeline supports a complex ecotonal habitat, transitioning from short-statured, open grassland at 900m to pine dominated forest on eastern facing ridge lines and steep slopes. Immediately downslope, riparian broadleaf shrubs line the adjacent stream bottoms and adjacent slopes. A dirt logging road follows the ridgeline southward, ultimately descending into broadleaf rainforest in the Sibun River Valley 4km to the south. At the type locality, the ridge line is very narrow and supports pine woodlands with riparian scrub immediately downslope along stream bottoms. This species is very localized in Belize, and known only from the type locality. Even here, they were found at only two places along the trail in two days collecting, and were common at only one of the sites. Only males were observed, flying very rapidly upslope



**Figure 16.** *Modestia remypignoux shueyi* ssp. nov., imagos and genitalia. a. Male ventral; b. *idem* dorsal; c. Male genitalia lateral view (one valva removed); d. *idem* dorsal view; e. Valva lateral inner view; f. *idem* lateral outer view; g. *idem* dorsal view; h. Aedeagus dorsal view; i. *idem* lateral view. (Scale imago: 1 cm; scale genitalia: 1 mm).

through dense vegetation, and then briefly along the ridge-line before descending back downslope. They appeared to be “hill topping” in search of mates and they were not observed resting on any vegetation. Because of their rapid flight and because they fly through, not around, dense vegetation, specimens were difficult to capture. However, they generally followed set paths along the road edge that allowed a few individuals to be netted while in flight.”

We have records from Belize and Panama suggesting this subspecies probably ranges through a great part of Central America.

**Discussion:** the characters that differentiate the two subspecies are stable in the specimens we examined (16 specimens of *shueyi* ssp. nov. and 22 of ssp. *remypignoux* sp. nov.). Although the study of male genitalia did not evidence differences, DNA comparative analysis showed the two specimens from Belize to slightly group apart from those of *M. r. remypignoux* sp. nov. with 98.6% similarity (Tables 1-2). This is likely to agree with a subspecific genetical distance. Finally, important geographical distance separate these two taxa belonging to two different areas of endemism for butterflies. For these reasons we treat this population as a subspecies of *M. remypignoux* sp. nov. Specimens from Belize represent the westernmost sample we could examine. Six other specimens from Panama (3 dissected) similar to *shueyi* ssp. nov., were also identified as this subspecies. We did not include them in the type series because of the distance separating them from the type locality. As it was said for the nominal subspecies,

we examined various specimens from Brazil, Peru and Ecuador that probably represent undescribed new taxa.

*Malaveria* Viloría & Benmesbah, gen. nov.

*Malaveria nebulosa* (Butler, 1867), comb. nov.  
(Figs. 17a-17l)

**Type material:** LECTOTYPE male: /Venezuela/Venezuela Pur. from Dyson 47-9/[NHMUK] (examined).

**Material examined:** 92 males (8 dissected), 46 females (2 dissected).- VENEZUELA, Miranda: Altos de Pipe, IVIC 1,650m 22.VI.2012 1 male (MB-0338\*); 18.IX.2013 2 males (MB-0336\*, MB-0341\*); 19.IX.2013 1 male (MB-0333\*); 25.X.2017 1 male (MB-0339) and 21.V.2012 1 female (MB-0337); 22.VI.2012 1 female (MB-0332); 31.X.2012 1 female (MB-0331); Guaicai-puro, El Jarillo, Quebrada Honda 1,300m, 23.VII.2013 2 males (MB-0002, MB-0006\*); 1,700m, 23.VII.2013 1 male (MB-0003); 05.VIII.2013 1 male (MB-0004\*); 1,200m 12.VIII.2013 1 male (MB-0334\*); 26.VIII.2013 1 male (MB-0007\*) and 05.III.2013 3 females (MB-0335, MB-0340, MB-0342); 06.III.2013 2 females (MB-0001\*, MB-0005\*)[MB]; Altos de Pipe, IVIC 1,650m 30.VI.2011 2 females; 30.VII.2011 1 female; 22.VI.2012 2 males, 2 females; 29.VI.2012 1 male, 2 females; 30.VI.2012 1 female; 30.VII.2012 2 males, 1 female; 31.VII.2012 1 male; 23.VIII.2012 1 male; 24.VIII.2012 3 males, 5 females; 25.VIII.2012 1 male; 31.VIII.2012 1 male;



11.IX.2012 1 male; 16.IX.2012 2 males; 17.IX.2012 3 males; 29.IX.2012 2 males, 1 female; 15.X.2012 1 male; 17.X.2012 1 male; 19.XI.2012 1 male; 21.XI.2012 3 males; 22.XI.2012 2 males; 23.XI.2012 5 males, 2 females; 24.XI.2012 2 males; 6.XII.2012 2 males; 7.XII.2012 1 male; 8.XII.2012 1 male; 15.I.2013 1 male, 1 female; 16.I.2013 1 male, 1 female; 17.I.2013 2 males; 9.II.2013 2 males; 10.II.2013 2 males; 16.II.2013 1 male, 2 females; 17.II.2013 2 males; 17.IV.2013 2 males; Guaicaipuro, El Jarillo, Quebrada Honda 1,300m, 6.VIII.2013 18 males, 4 females; 3.IV.2013 2 males, 1 female; 30.V.2013 3 males; 22.VII.2013 4 males, 3 females; 23.VII.2013 3 females; 26.VIII.2013 2 females; 14.IX.2013 1 male; 15.IX.2013 1 male; 30.X.2013 4 females; 31.X.2013 1 female [IVIC].

**Redescription:** Male (Figs. 17a-17b): FWL: 20-22 mm (11 specimens), average 21 mm. DFW: background dark brown uniform. VFW: ground color dark brown; submedian and median lines thin, color darker ferruginous brown, median line curved outwards in Cu2-2A, submedian line slightly wavy; submarginal area with one small black ocellus in the apex, circled by a yellowish ring in M1-M2 with two tiny white pupils; submarginal line of same width than median line, more scalloped at the apex, pointing distally in R5 to 2A; marginal dark line thin and straight, parallel and close to outer margin. DHW: ground color same as DFW; marginal and submarginal lines observable through translucent wing. VHW: ground color same as VFW; median and submedian lines of same width and color as on VFW, submedian line a little irregular, median line more irregular, curved to the base when

passing through the cell, making a slight angulation when joining anal margin; submarginal line of same width and color, scalloped, composed by straight adjacent segments, pointing distally in M1 to 2A; marginal dark line thin, scalloped, parallel to outer margin from costa to tornus; submarginal area with five ocelli, one in each space between Rs and Cu2, ocelli in M1-M2 and Cu1-Cu2 larger, of same size, black circled by a yellowish ring, each with two small white pupils, ocelli in M2-M3 and M3-Cu1 smaller, without black in the center, less defined, ocellus in Rs-M1 very small.

Female (Figs. 17c-17d) – FWL: 19-21 mm (8 specimens), average 20,4 mm. Similar to male but differs from it by the more rounded shape, both sides slightly lighter.

Male genitalia (8 dissected) (Figs. 17e-17k): the entire structure robust; tegumen globular, well differentiated from uncus, which is one and a half times longer than tegumen, lanceolate, but shorter than in the species of *Modestia* **gen. nov.**; subunci about same length as tegumen, slightly sinuous in upper view; saccus tubular, broad at base in the joint with vinculum; valvae well developed, elongated, ending in a digitiform extreme, slightly hooked, with a prominent horn-like process at tip and another one half way the narrowing of the valva, both pointing inwards; aedeagus as long as valva, as thick as saccus.

Female genitalia (2 dissected) (Fig. 17l): externally similar to that of the species of *Modestia* **gen. nov.**, papillae anales well developed, setose; corpus bursae bearing two very well developed signa along three quarters of its length.

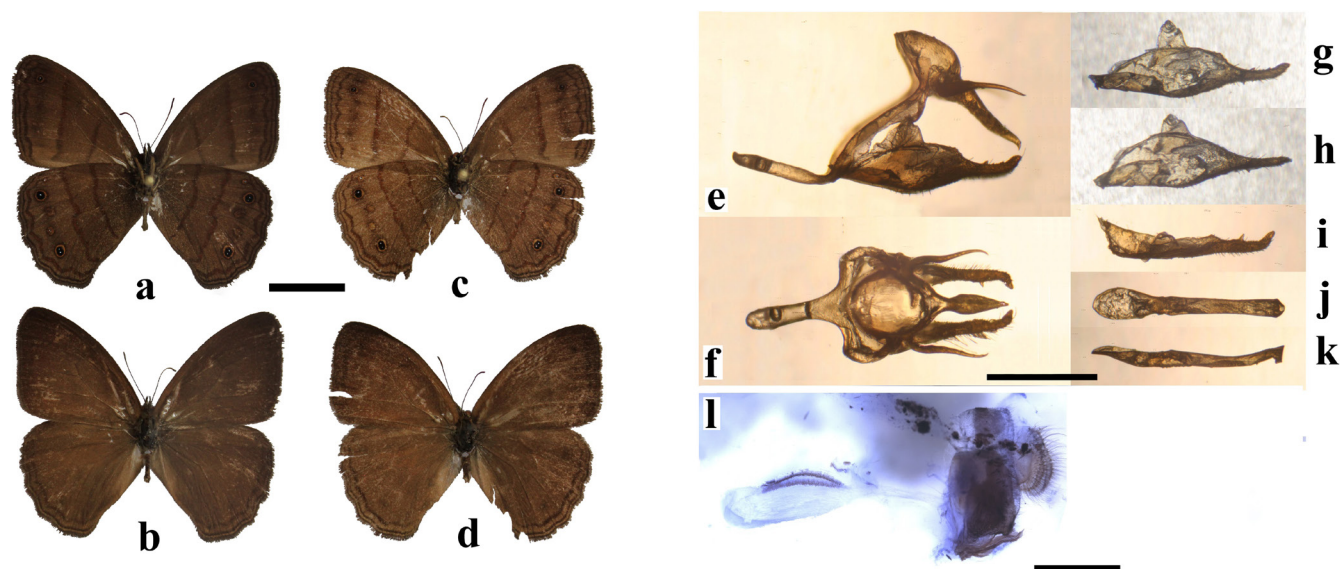


Figure 17. *Malaveria nebulosa* **comb. nov.**, imagos and genitalia. a. Male ventral; b. *idem* dorsal; c. Female ventral; d. *idem* dorsal; e. Male genitalia lateral view (one valva removed); f. *idem* dorsal view; g. Valva lateral inner view; h. *idem* lateral outer view; i. *idem* dorsal view; j. Aedeagus dorsal view; k. *idem* lateral view; l. Female genitalia lateral view. (Scale imago: 1 cm; scale genitalia: 1 mm).



**Variation:** all specimens examined show very stable wing pattern.

**Diagnosis:** *M. nebulosa* **comb. nov.**, differs from the other species treated here (except *M. duponti* **sp. nov.**, for which character one is different) by: 1. darker ground color; 2. tiny ocelli on VHW; 3. markedly irregular wavy median line on VHW, typically curved basally when passing through the discal cell; 4. distal extremity of the valvae thin without membranous extension, presence of a spiny proximal inner projection on the distal portion of the valvae. For differences with *M. duponti* **sp. nov.**, see under this species.

**Hostplant:** unknown.

**Habitat and behavior:** similar to other euptychiines of the same size (see *M. modesta* **comb. nov.**). This species is restricted to the Cordillera de la Costa in northern Venezuela.

**Discussion:** Nakahara *et al.* (2015) discuss the taxonomic status of *M. nebulosa* **comb. nov.**, and although they compared it to different species then identified under *Magneuptychia alcinoe*, we agree with their ideas. They treated *Magneuptychia nebulosa* as a *bona fide* species, comparing it with the assumed variable *M. alcinoe* and *M. mimas*, and they designated the lectotype for this species. In fact, as this study shows, several different species have been considered as *M. alcinoe* (see under *Malaveria alcinoe* **comb. nov.**) and represent a complex group of different species. All specimens examined of *M. nebulosa* **comb. nov.**, showed a remarkably stable habitus with almost no variation. Being an endemic to the Cordillera de la Costa in northern Venezuela, it is geographically isolated from other species of *Malaveria* **gen. nov.** (Nakahara *et al.* 2015), and is the only representative of this genus in this area (Viloria pers. obs.). The closest record of a member of the “*alcinoe*-complex” is in Lara state in the northern part of the Cordillera de Mérida, and corresponds to *M. alcinoe* **comb. nov.**, where *M. nebulosa* **comb. nov.**, has not been recorded. Furthermore, in our DNA comparative analysis, the 6 specimens of *M. nebulosa* **comb. nov.**, clearly grouped apart from the other species of the genus. The wavy median line and the tiny ocelli on VHW of *M. nebulosa* **comb. nov.**, are reminiscent of the geographically distant *M. duponti* **sp. nov.** (see under this taxon), but the 2 taxa seem not to be so close, as their molecular divergence is 6.8%. In fact, the similar shape of the distal extremity of the valva and the closer similarity ratio in the molecular fragment analyzed (98.6%) support the hypothesis that *nebulosa* and *alcinoe* are closer to each other than to the remaining species of the “*alcinoe*-complex”. Finally the FW venation of *M. nebulosa* **comb. nov.**, presents a particular character also shared by *M. alcinoe* **comb. nov.**, and not

encountered in the other species of *Malaveria* **gen. nov.**: the origin of R2 is distal to the bifurcation between r2-5-m1 and r1-r2 (Fig. 4).

*Malaveria mimas* (Godman, 1905), **comb. nov.**  
(Figs. 18a-18i)

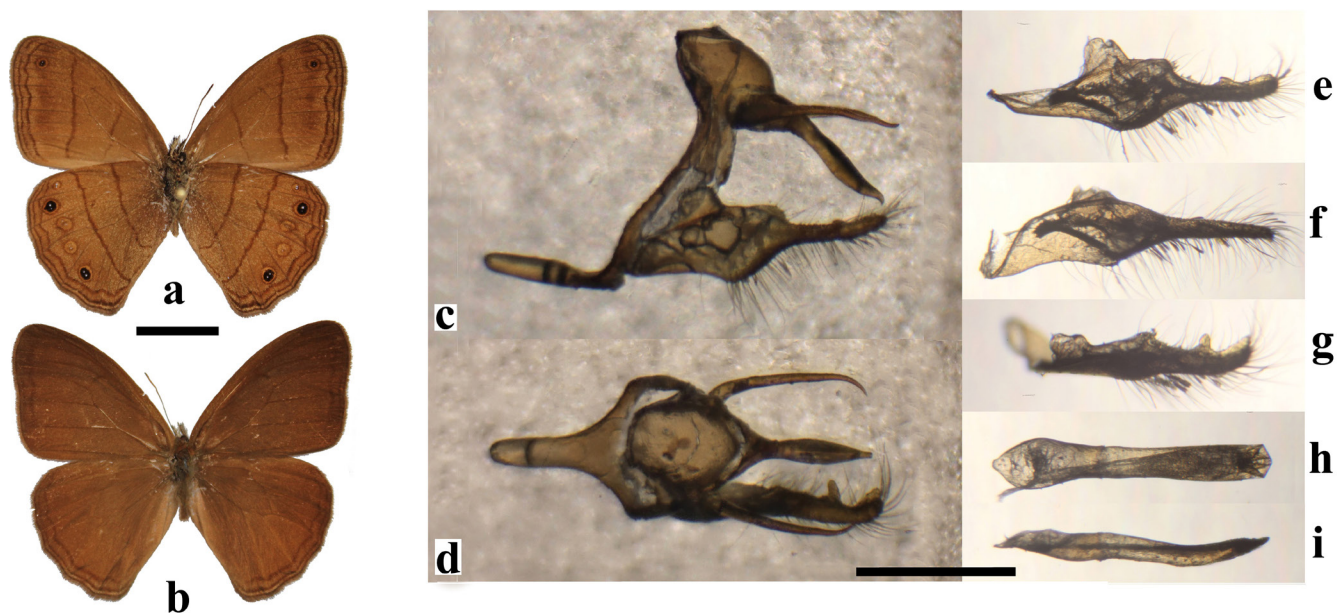
**Type material:** SYNTYPE Male: /Type H.T./♂/Type of Species./Coroico. 6500ft., Bolivia. Garlepp./B.M. TYPE No. Rh3225. *Euptychia mimas*, Godm./B.M.(N.H) Rhopalocera Slide No. 16843./T.G.H. 1953. 16./Godman-Salvin Coll. 1904.-1. *Euptychia mimas*, Godm./BMNH(E) #983007/ [NHMUK] (examined).

**Material examined:** 6 males (6 genitalia dissected\*).- BOLIVIA (4 males): La Paz: Caranavi 4 males (MB-0010\*, MB-0011\*, MB-0012\*, MB-0013\*) [MB].- PERU (2 males): Cusco: Cusco, carretera Manu 800-2900m, October 2015 1 male (MB-0014\*) [MB]; 2000-3000m, 1908 1 male (MB-12\*) [MNHN].

**Redescription:** Male (Figs. 18a-18b): FWL: 22-25 mm (6 specimens), average 23.5 mm. DFW: background brown uniform. VFW: ground color brown, lighter than upperside; submedian and median lines very thin, darker brown, curved outwards in Cu2-2A; submarginal band dark brown, discreet; submarginal area with one small black ocellus in the apex in M1-M2, circled by a brownish ring with two tiny white pupils; submarginal line of same width as median line, more scalloped at the apex and flattened from M3 to 2A, pointing distally in M2 and M3; marginal dark line thinner and regular, parallel and close to outer margin. DHW: ground color same as DFW; marginal and submarginal lines observable through translucent wing. VHW: ground color same as VFW; median and submedian lines of same width and color as VFW, submedian line making an angulation when joining the anal margin, median line regular joining anal margin without making angulation; submarginal line of same width and color, scalloped, composed by straight adjacent segments, pointing distally from M1 to 2A; marginal dark line thinner, discreetly scalloped, parallel to outer margin from costa to tornus; submarginal area with five ocelli, one in each space between Rs and Cu2, ocelli in M1-M2 and Cu1-Cu2 of same size, well defined, black, circled by a brownish ring, each with two small white pupils, ocelli in M2-M3 and M3-Cu1 of almost same size, less defined without black in the center, ocellus in Rs-M1 very small.

Female: not examined.

Male genitalia (6 dissected) (Figs. 18c-18i): Similar to that of *M. nebulosa* **comb. nov.**, but base of saccus more robust; strong narrowing of the valva in its middle part on lateral view; inner horn-like processes of the valvae more



**Figure 18.** *Malaveria mimas* **comb. nov.**, imagos and genitalia. a. Male ventral; b. *idem* dorsal; c. Male genitalia lateral view (one valva removed); d. *idem* dorsal view; e. Valva lateral inner view; f. *idem* lateral outer view; g. *idem* dorsal view; h. Aedeagus dorsal view; i. *idem* lateral view. (Scale imago: 1 cm; scale genitalia: 1 mm).

developed and prominent; aedeagus thicker and slightly sinuous in lateral view.

Female genitalia: not examined.

**Variation:** the 6 specimens examined did not show significant variation in wing pattern. Differences in coloration are discussed below.

**Diagnosis:** *M. mimas* **comb. nov.**, differs from all the other species treated here by: 1. background brown color lighter, almost coppered in specimens from Bolivia (darker and greyish in specimens from Peru); 2. thinner and more delicate elements of the underside pattern (bigger and wider in most other species); 3. submarginal line on VHW and VFW more flattened and less scalloped (more irregular and scalloped in others); 4. submedian line on VHW angled when joining anal margin (straight in all others); 5. aedeagus short and stocky (proportionally longer and thinner in others); 6. strong narrowing of the valva in its middle part on lateral view giving a markedly angled aspect to its dorsal edge.

**Hostplant:** unknown.

**Habitat and behavior:** we did not observe *M. mimas* **comb. nov.**, in the field but its behavior is presumably similar to that of its congeners. Our records range from northern Bolivia to southern Peru.

**Discussion:** *Euptychia mimas* was described by Godman in 1905 on the basis of 3 specimens from Coroico, La Paz, Bolivia, collected either by Otto or most probably Gustav Garlepp at 6,500 ft. (1,980m). An illustration is

given in the original description and a syntype is hosted in the NHMUK. The type locality is 20 km from where our recent specimens come from, in Bolivia. They fully correspond with the original description. The discriminating characters in the habitus listed above that differentiate *M. mimas* **comb. nov.**, from other species of *Malaveria* **gen. nov.** are clearly evident in the original illustration and in the syntype. Nakahara *et al.* (2015) discussed the possible conspecificity of *M. mimas* with *M. alcinoe*. In this work we have been able to distinguish between what those authors considered to be variations of *M. alcinoe* **comb. nov.**, and stable wing patterns that we have assigned to different species (see below). We treat here *M. mimas* **comb. nov.**, as a *bona fide* species based on the differences in habitus (see diagnosis), the differences in male genitalia (mainly the aedeagus), wing venation (see under *M. alcinoe* **comb. nov.**) and DNA sequence analyses in which the specimens identified as *M. mimas* (3 from Bolivia and 1 from Peru) clearly stand apart from other species of the “*alcinoe*-complex”. From the latter point of view, the closest representative of the “*alcinoe*-complex” is *M. ballofi* **sp. nov.**, sharing 95.9% similarity, whereas in *M. alcinoe* **comb. nov.**, this is only 93.3%. Furthermore, *M. mimas* **comb. nov.**, seems to be restricted to Bolivia and southern Peru, at least. We are not aware of the presence of *M. alcinoe* **comb. nov.**, or close similar species in southern Peru or in Bolivia. The ranges of the “*alcinoe*-complex” and *M. mimas* **comb. nov.**, seem not to overlap, but the study of more material

from these areas is needed to confirm this hypothesis. We examined two specimens from Peru. Both are from Cuzco, one recently collected (2015), the other, much older (collected in 1908). The former differs from the specimens we examined from Bolivia by its clearly darker coloration, while the latter shows similar coloration. Godman in his description mentioned the ground color (probably of the upperside) as dark-brown and the underside paler. The illustration seems to present a darker specimen than the series we examined from Bolivia and the syntype hosted in the NHMUK. It is likely that these differences in coloration are simply related to the age of the specimens and do not represent a strong diagnostic character to differentiate populations within the species.

*Malaveria alcinoe* (C. Felder & R. Felder, 1867),  
**comb. nov.**  
 (Figs. 19a-19m)

**Type material:** *Neonympha alcinoe* C. Felder & R. Felder: LECTOTYPE male (Fig. 12c): /Type/FELDER COLL<sup>N</sup>./*Alcinoë* Feld./Rothschild Bequest B.M. 1939-1./Type of *N. alcinoe* Feld? = *E. benedicta*, Butl. of w. it. may be a good local form. Comp. w. type *E. benedicta* Butler./BMNH(E)1266958/[NHMUK] (examined); *Euptychia benedicta* Butler: SYNTYPE female (Fig. 12d): /Type H.T./Type of Species./*E. benedicta* Butler type./B.M. TYPE No. Rh3227. *Euptychia benedicta*, ♀ Butl./Sarayacu, Ecuador. C. Buckley./Godman-Salvin Coll. 1904-1. *Euptychia benedicta*, Butl./BMNH(E)1266955/[NHMUK] (examined).

**Material examined:** *M. alcinoe* **comb. nov.**: 4 males (1 dissected) and 4 females (1 dissected).- VENEZUELA (2 males, 3 females): Barinas: Barinitas, La Chimenea, La Soledad, 1450m, 24.X.2008 1 male (photograph) [DT]; Táchira: Siberia 1000m, 26/28.X.2008 1 female (photograph) [DT]; Lara: Parque Nacional Yacambú, 13km South Sanare, 15-21.I.1979 1 male (MB-0008\*) [MALUZ]; Trujillo: El Boquerón, West of Alto de Escuque 1050-1100m, 17.X.1999 1 female (photograph) [AN]; El Paramito, 7-11km South-West of Escuque 1550-1600m, 18.X.1999 1 female (photograph) [AN].- COLOMBIA (1 male, 1 female): Cundinamarca: Bogota 1 male (BMNH(E) 1205423) [NHMUK]; Colegio 430m, 15.VII.1975 1 female (MB-0009\*) [MB].- ECUADOR (1 male): Morona-Santiago: Parque Nacional Sangay, San Isidro 1 male (photograph) (web site : www.sangay.eu). *Malaveria* sp.: 22 males (4 dissected), 1 female.- COLOMBIA (15 males): Cundinamarca: Santa Fé de Bogota 1850 1 male (MB-14\*) [MNHN]; Caldas: Samaná, Florencia 1581m, 21.II.2020 1 male (photo-

graph) [ICRM]; Cesar: San Alberto 300m, 14.VI.2017 1 male (MB-0247\*) [MB]; Santander: El Hato, Serranía de los Yariguíes 2100m, 25-28.XI.2019 10 males (photograph) [ICRM]; La Mesa-Santos 1500m, 28.XII.2007 1 male (MB-0251\*); *No precise locality*: 1 male (MB-11\*) [MNHN].- ECUADOR (6 males): Pastaza: Canelos 1 male (BMNH(E) 1205364) [NHMUK]; Morona-Santiago: Parque Nacional Sangay 3 males (photograph) (web site: www.sangay.eu); Tungurahua: Rio Machay 1700m, 04-05.VII.1993 1 male (photograph) [MGCL]; Zamora-Chinchipec: Zamora 3000-4000ft 1 male (BMNH(E) 1025422) [NHMUK].- PERU (1 male, 1 female): Madre de Dios: Parque Manu, Pakitza, 1 male 400m, 06.X.1990 (photograph), 1 female 340m, 04.X.1991 (photograph).

**Redescription:** Male – (Figs. 19a-19b): FWL: 21-22 mm (3 specimens), average 21.3 mm. DFW: ground color brown uniform. VFW: ground color as upperside; submedian and median lines thin, darker brown, median line slightly curved outwards in Cu2-2A; submarginal area with one small ocellus, black circled by a yellowish ring in the apex in M1-M2 with two tiny white pupils, two other ocelli faded in M2-M3 and M3-Cu1; submarginal line of same width as median line, scalloped from radius to 2A, running from radius to inner margin, pointing distally in M1 to Cu2; marginal dark line thinner and straight, parallel to outer margin. DHW: ground color same as DFW; marginal and submarginal lines observable through translucent wing. VHW: ground color same as VFW; median and submedian lines regular, of same width and color as on VFW, submedian line joining anal margin without making angulation, median line making a curved angulation when joining the anal margin; submarginal line of same color and width, scalloped composed with almost straight adjacent segments, pointing distally from M1 to Cu2; marginal dark line thin, parallel to outer margin from costa to tornus; submarginal area with five ocelli, one in each space between Rs and Cu2, ocelli in M1-M2 and Cu1-Cu2 of same size, rounded, bigger, black, circled by a yellowish ring, with two small white pupils, ocelli in M2-M3 and M3-Cu1 smaller and less defined, without black in the center, with two white pupils, ocellus in Rs-M1 very small, black with two white pupils.

Female – (Figs. 19c-19d): FWL: 20-22 mm (4 specimens), average 21 mm. Similar to male, differs by its more rounded shape. The specimen illustrated presents a more wavy median line and a lighter underside coloration.

Male genitalia (1 dissected) (Figs. 19e-19k): similar to that of *M. mimas* **comb. nov.**, but valvae clearly broader (in lateral view) at basal half, consequently, distal half (digitiform) more differentiated, horn-like inner processes



similar in proportional size to those of *M. nebulosa* **comb. nov.**; aedeagus relatively robust, but notably broad and flat at basal extremity.

Female genitalia (1 dissected) (Figs. 19l-19m): setae of the papillae anales longer than in previous species of *Malaveria* **gen. nov.**; corpus bursae apparently longer than in *M. nebulosa* **comb. nov.**, signa running parallel to each other, reaching only three fifths of the length of the corpus.

**Variation:** there is slight variation in the size of ocellus Cu1-Cu2 that seems to be slightly wider in the northern part of the range, especially in females.

**Hostplant:** unknown.

**Habitat and behavior:** we did not observe *M. alcinoe*, **comb. nov.**, in natural conditions, but its behavior is presumably typical of other similar representatives of the Euptychiina, see *M. modesta*, **comb. nov.** For range distribution see under “Discussion”.

**Diagnosis** (Figs. 20a-20l): *M. alcinoe* **comb. nov.**, is, together with *M. nebulosa* **comb. nov.**, the smallest species in *Malaveria* **gen. nov.** They differ from *M. bottoi* **sp. nov.**, by: 1. more rounded shape of HW external margin in *M. bottoi* **sp. nov.**; 2. smaller ocelli on VHW that are all of almost same size in *M. bottoi*; 3. more sinuous median line on VHW in *M. bottoi* **sp. nov.**; 4. more flattened submarginal line on VFW and VHW in *M. bottoi* **sp. nov.**

*M. alcinoe* **comb. nov.** differs from *M. rodriguezii* **sp. nov.** by: 1. smaller ocelli on VHW in *M. rodriguezii* **sp. nov.**; 2. more sinuous median line on VFW and VHW in *M. rodriguezii* **sp. nov.**; 3. the median line on VHW joins the anal margin more straightly and in contact with the submarginal line in *M. rodriguezii* **sp. nov.**

*M. alcinoe* **comb. nov.** differs from *M. ballofi* **sp. nov.** by: 1. its smaller size (average FWL: 21.3 mm for *M. alcinoe* **comb. nov.** vs. 24.3 mm for *M. ballofi* **sp. nov.**); 2. the dark brown color in fresh specimens of *M. ballofi* **sp. nov.**; 3. proportionally smaller ocelli on VHW in *M. ballofi* **sp. nov.**; 4. the median line on VFW and VHW more sinuous in *M. ballofi* **sp. nov.**; 5. the median line joining the anal margin with a distinct angulation in *M. ballofi* **sp. nov.**, whereas it is curved in *M. alcinoe* **comb. nov.** For differences with *M. nebulosa* **comb. nov.**, and *M. mimas* **comb. nov.**, see under those respective taxa.

**Discussion:** the taxonomic problem set by the “*alcinoe*-complex” is difficult to solve. Based on differences in the habitus of the imago, DNA analysis results, wing venation and biogeographical inference, we describe here three new species belonging to this group of butterflies with very similar habitus. We hope this comparative study will help clarify the situation and encourage other entomologists to investigate deeper the issue of species limits within this group.

During this study we found that several different taxa have been treated under *alcinoe*, some even belonging to different genera. For example, DeVries (1987) reported *alcinoe* from Costa Rica flying up to 600m and described the imago as presenting double pupilled ocelli on VHW, but the specimen illustrated (pl. 41, fig. 1) presents a unique pupil in ocellus M1-M2, characteristic of *Modestia* **gen. nov.** (in this case, probably *M. r. shueyi* **ssp. nov.**). Lamas (2004) put *E. benedicta* and *E. pamela* in synonymy with *Magneuptychia alcinoe*. We show here that *pamela* is clearly different and belongs to another entity, *Koutalina* **gen. nov.** Later, Brévignon & Benmesbah (2012) erroneously identified true *M. modesta* **comb. nov.**, as *Magneuptychia alcinoe*, which is not present in French Guiana. And more recently, Nakahara *et al.* (2015) considered *M. alcinoe* to be variable regarding the number of pupils in ocellus M1-M2 on VHW, possibly misidentifying specimens belonging to *Modestia* **gen. nov.**, as *M. alcinoe*. This character is very diagnostic at the generic level, as we discuss it here. *Malaveria alcinoe* **comb. nov.**, has been thought to be a widespread and variable species. In fact, based on the data we have, members of the “*alcinoe*-complex” are predominantly inhabitants of semi-montane areas, from 700 to 2,300m elevation. A few records from lower altitudes do exist but are all from the Andean foothills (for example *M. ballofi* **sp. nov.**). These species seem to all be restricted to the Andean slopes from Peru to its northern prolongation in Colombia (Cordilleras Oriental, Central and Occidental) and Venezuela (Cordillera de Mérida). We obtained little data from Peru and Venezuela. It seems replaced in the south by *M. mimas* **comb. nov.**, from southern Peru (Cuzco) and Bolivia, and in the north by *M. nebulosa* **comb. nov.**, in the Venezuelan Cordillera de la Costa. Samples from the Sierra de Perijá and the Sierra Nevada de Santa Marta have not been studied in detail in this work. To date this species-group has not been recorded in the Pantepui region of Venezuela (M. Costa pers. comm.), nor in Brazil or the Guianas.

Colombia is the key region where most of the taxa involved occurs, and a more detailed study has begun to take place (Le Crom *et al.*, in prep.). The difficulty to identify and understand the relationships between them are due to several problems: 1. complexity of the topography, some areas being isolated from each other by high mountains, whereas others are separated by lower elevations that allow butterflies dispersion (such as in the northernmost tips of the Cordilleras Oriental, Central and Occidental) (Fig. 21); 2. intraspecific variability of the habitus: sometimes difficult to assess and sort out pertinent diagnostic characters, larger series of specimens with precise locality data are needed and they are currently not easily available;

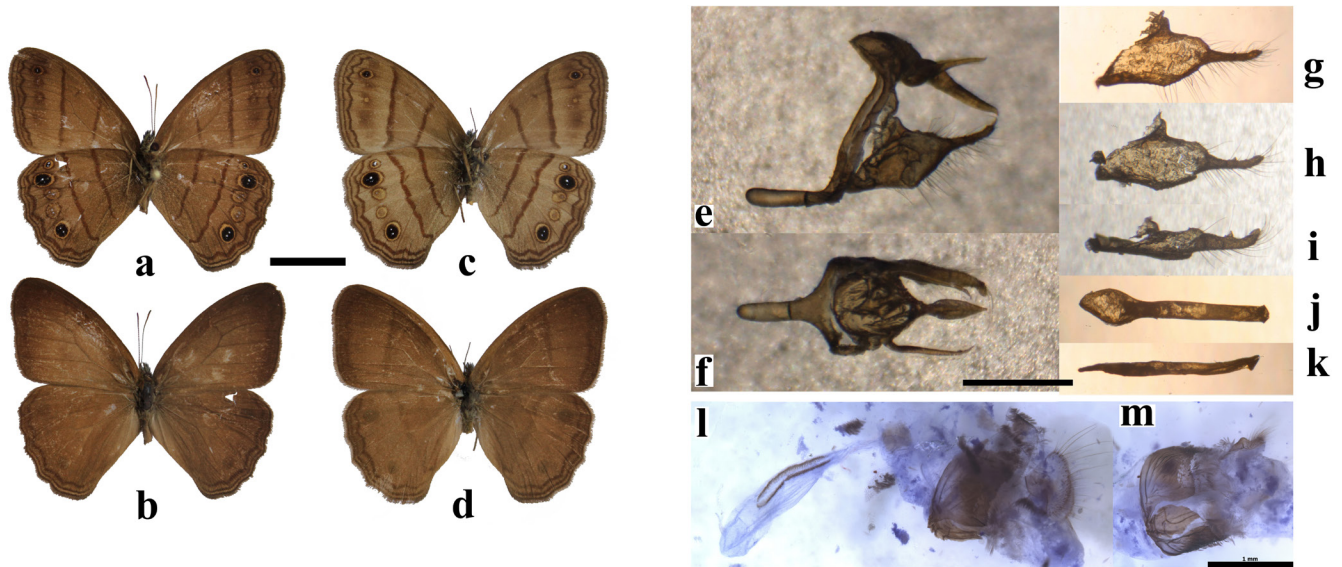


Figure 19. *Malaveria alcinoe* comb. nov., imagos and genitalia. a. Male ventral; b. *idem* dorsal; c. Female ventral; d. *idem* dorsal; e. Male genitalia lateral view (one valva removed); f. *idem* dorsal view; g. Valva lateral inner view; h. *idem* lateral outer view; i. *idem* dorsal view; j. Aedeagus dorsal view; k. *idem* lateral view; l. Female genitalia lateral view; m. *idem* ventral view. (Scale imago: 1 cm; scale genitalia: 1 mm).

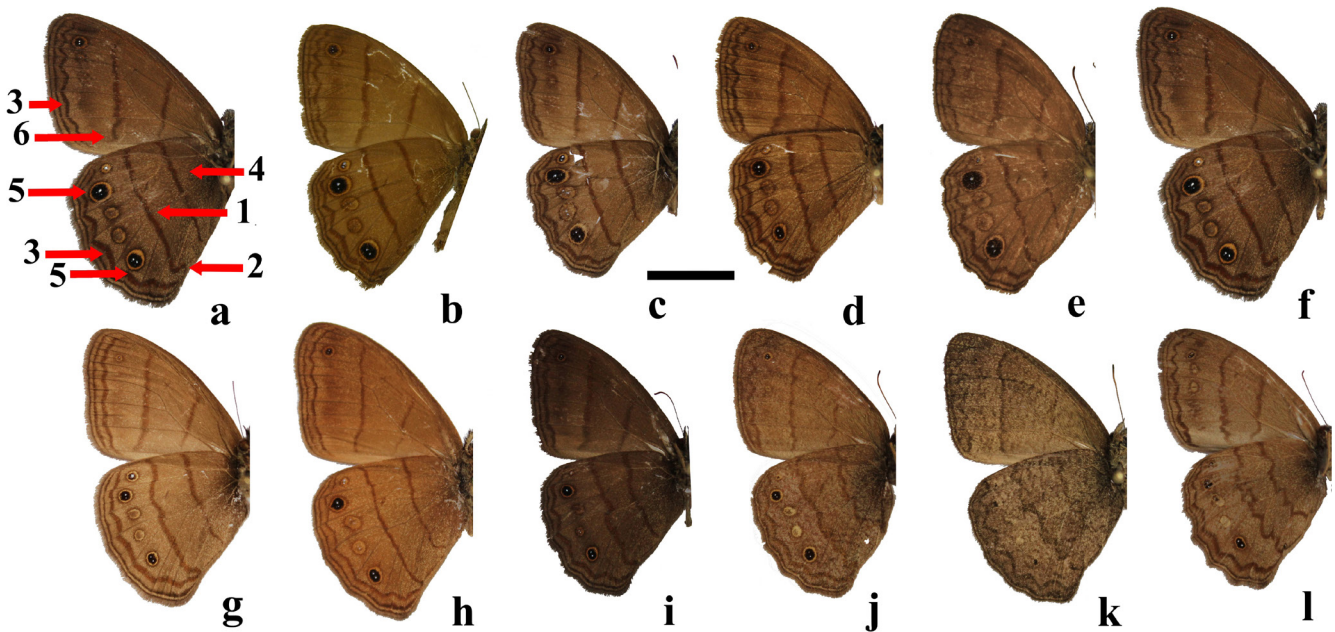


Figure 20. Species of *Malaveria* gen. nov. and related taxon '*Paryphthimoides*' *grimon*, underside pattern. a. Taxonomically diagnostic elements of the underside pattern (number references in main text); b. *M. alcinoe* comb. nov. (Lectotype); c. *M. alcinoe* comb. nov. (Venezuela); d. *M. rodriguezi rodriguezi* sp. nov. (Colombia); e. *M. rodriguezi risaralda* ssp. nov. (Colombia); f. *M. ballofi* sp. nov. (Ecuador); g. *M. bottoi* sp. nov. (Colombia); h. *M. mimas* comb. nov. (Bolivia); i. *M. nebulosa* comb. nov. (Venezuela); j. *M. duponti* sp. nov. (Bolivia); k. *M. mimula* comb. nov. (Paraguay); l. '*P.*' *grimon* (Brazil). (Scale imago: 1 cm).

3. overlapping of distribution ranges (Fig. 21): more than one taxon can be found at the same place which seemingly complicates the assessment of the discriminative value of some habitus characters (as on the eastern slopes of the Andes in Ecuador and the western slopes of the Cordillera Ori-

ental in Colombia); 4. poor discriminative value at specific level of male genitalia structures; 5. few museum specimens available from Colombia with phenotype matching that of the type specimens of *N. alcinoe* and *E. benedicta* (see under *M. alcinoe* comb. nov.); 6. probable lack of power of



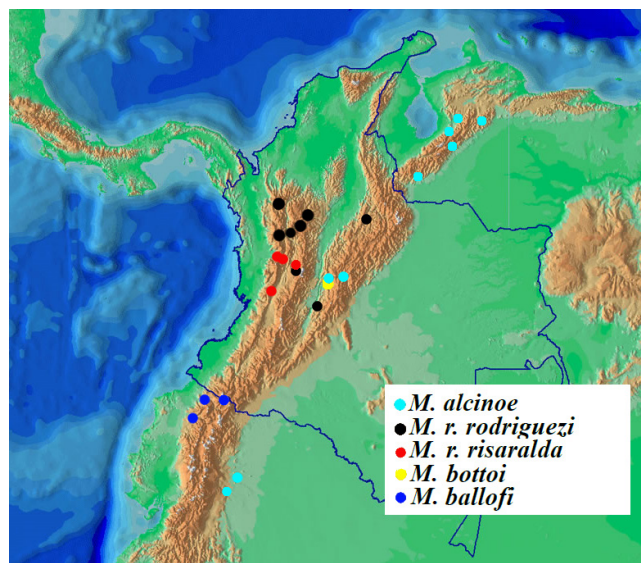


Figure 21. Map of distribution of species and subspecies of the *Malaveria* “*alcinoe*-complex”.

the DNA analysis in this study, due to the size of molecular fragments used from Colombian samples. We examined 40 specimens directly or in photographs, and dissected 13 males from different locations very likely to represent several new taxa. Nevertheless, because of what precedes, we feel more prudent treating this subject in a more comprehensive study in the future (Le Crom *et al.* in prep.) and describe here only two distinctive new species *M. rodriguezii* sp. nov. (two subspecies) and *M. bottoi* sp. nov., from Colombia. In Ecuador we identified a third distinctive species West of the Andes, *M. ballofi* sp. nov., described herein. We examined other specimens from the eastern slopes of the Andes that belong to at least two different taxa (one being probably new). The northernmost record identified as *M. alcinoe* comb. nov., is from the northeastern slopes of the Cordillera de Mérida in the Parque Nacional Yacambú (Lara state); the southernmost record is from the eastern slopes of the Andes in Madre de Dios, Peru, and it likely represents another undescribed species. For the same reasons above mentioned we do not treat these taxa here.

We studied 82 specimens belonging to the “*alcinoe*-complex”, 7 from Venezuela, 33 from Ecuador, 40 from different parts of Colombia and 2 from Peru. Among them 46 were examined directly and the other 36 studied on high quality photographs. Some of the characters that could have initially appeared as phenotypic variations were revealed to be sufficiently repetitive and stable. Their occurrence was also coherent with biogeographical distribution and discriminating DNA analysis results. Wing venation study was performed on a limited number of

specimens (1 or 2) and provided interesting characters at specific level that need more investigation.

Twenty five male genitalia have been dissected and compared. We focused on the shape of the distal extremity of the valvae, which was expected to be diagnostic at specific level. The only specimen of *M. alcinoe* comb. nov. from Venezuela (Figs. 18a-18b) we could dissect showed a valva more similar to that of *M. nebulosa* comb. nov., than to those of other species of the “*alcinoe*-complex”, characterized by the presence of a proximal spiny inner projection and the absence of membrane in the distal part of the valva (Figs. 18e-18k). Nevertheless, the examination of this single specimen is to be interpreted with caution. Indeed, we found that all the genitalia examined were very similar and the range of variability could not provide sufficient arguments by itself to distinguish all the species.

We performed DNA analysis using the ADN 16S fragment of 218-220 base pairs (Table 1). The specimens sampled were from north-western Ecuador (16 specimens), western (4 specimens) and eastern (1 specimens) slopes of the Cordillera Occidental, eastern (3 specimens) slopes of the Cordillera Central and western slopes (3 specimens) of the Cordillera Oriental of Colombia (Table 2). The DNA analysis for the Venezuelan male of *M. alcinoe* comb. nov., failed but the corresponding female from Cundinamarca (Figs. 18c-18d) surprisingly revealed to be more related to *M. nebulosa* comb. nov., than to *M. rodriguezii* sp. nov., *M. bottoi* sp. nov. and *M. ballofi* sp. nov. This unexpected result and the similarity in the male genitalic valvae suggest that *M. alcinoe* comb. nov. could be rather closer to *M. nebulosa* comb. nov., than to the other species of the “*alcinoe*-complex”. The results showed that *M. ballofi* sp. nov., from western Ecuador, although slightly different, grouped apart, arguing for its specific status. Two specimens from Cesar and Santander (Colombia) differed by a few basis from the main group. Their habitus is a little distinct and potentially they represent different taxa that need a deeper study. All the other specimens did not show differences in the DNA fragment analyzed and corresponded to *M. rodriguezii* sp. nov. (two subspecies) and *M. bottoi* sp. nov.

Finally, although performed on a limited number of specimens, the wing venation study highlighted an interesting and potentially specifically discriminating character: the origin of R2 on the FW. In *M. nebulosa* comb. nov., and *M. alcinoe* comb. nov., the latter is distal to the bifurcation between r2-5-m1 and r1-r2, whereas it is proximal to it in *M. mimas* comb. nov. and *M. rodriguezii* sp. nov. In *M. ballofi* sp. nov., *M. mimula* comb. nov., and *M. duponti* sp. nov., R2, r2-5-m1 and r1-r2 share the same origin (Figs. 4a-4h).

The similarity in habitus, genitalia and genetic distance suggests the “*alcinoe*-complex” is composed of sev-



eral very close sister species. Based on the examination of these specimens and our experience in taxonomy of the Satyrinae, we retained the following habitus morphological characters for being useful to separate the different taxa (Fig. 20a-20l). Some of these are strong and clearly discriminating at the specific level: they represent differences in the structure pattern itself (A), while others are weaker and affect qualitatively the pattern without modifying its structure and composition (B):

- (1) shape of the median line on VHW: straight, sinuous or irregular (A).
- (2) junction between median line and anal margin on VHW: straight, slightly angled or strongly angled (A).
- (3) shape of the submarginal line on the underside: flattened or more scalloped (A), thin or wide (B).
- (4) background color (A and B).
- (5) proportion between ocelli in Cu1-Cu2 and M1-M2 on VHW: same size, wider or ratio inverted (B).
- (6) shape of the median line in Cu2-2A on VFW in some species (A).
- average size of the specimens (A and B).
- size of the ocelli on VHW: small, medium, or large (B).

Using these characters associated with biogeographical patterns of distribution and, in some cases genitalia morphology, venation study, and DNA similarity (genetic distances), we identified 3 new taxa belonging to the “*alcinoe*-complex”. These taxa are described as new species because the differences observed are sufficient to justify this treatment. A more complete morphological study gathering series of samples from various localities and a DNA analysis using longer segments of nucleotide chains and different genes will probably improve the taxonomic discrimination within this group.

Cajetan and Rudolf Felder described *Neonympha alcinoe* in 1867 based on an unspecified number of specimens from Nova Granada: Bogotá and Venezuela [*sic*]. A syntype male from Bogotá is hosted in the NHMUK (Fig. 12c). Another male specimen in the NHMUK is possibly a syntype from Venezuela, but we could only examine its underside. Furthermore, the original description of *alcinoe* mentions both sexes. It is thus plausible that the type series comprises at least 3 specimens (2 males and 1 female). A female syntype remains unknown to us. Because of the various similar taxa involved in the “*alcinoe*-complex”, the possible inclusion of more than one taxon under Felder’s description and for nomenclature stability purposes, it is necessary to fix the identity of this taxon. Therefore, we designate the specimen with the following labels as the LECTOTYPE of *Neonympha alcinoe* C. Felder & R. Felder, 1867 (Fig. 12c): /Type/FELDER COLL<sup>N</sup>./ *Alcinoë* Feld/Rothschild Bequest B.M. 1939-1./Type of *N. alcinoe* Feld? = *E. benedicta*, Butl. of w. it. may be

a good local form. Comp. w. type *E. benedicta*. Butler./ BMNH(E)1266958/[NHMUK] (examined).

The habitus of the lectotype is characterized on VHW by: 1. regular median line, 2. median line making a slight angulation when reaching the anal margin at a short distance from the submarginal line, 3. ocelli of almost the same size in M1-M2 and Cu1-Cu2, 4. submarginal line scalloped, composed by almost straight adjacent segments, 5. relatively small size (FWL: 21 mm). We found 4 males closely matching this habitus: 1 from Bogotá (NHMUK), 1 from Sangay National Reserve in the eastern Andes of Ecuador (illustrated on the website [www.sangay.eu](http://www.sangay.eu)) and 2 from the Cordillera de Mérida (from Barinas and Lara states) in Venezuela. We examined 3 additional corresponding females from the Cordillera de Mérida (from Táchira and Trujillo states, Venezuela) very similar to the female from Cundinamarca (Figs. 18c-18d). We identified all these specimens as true *alcinoe*. Unfortunately, we only had direct access to 2 of these specimens (the male from Lara state and the female from Cundinamarca) for dissections and DNA analysis.

The potential syntype from Venezuela differs notably from the lectotype on VHW by having the ocellus in M1-M2 bigger than that in Cu1-Cu2 and by the much smaller ocelli in M2-M3 and M3-Cu1. We encountered a single specimen hosted in the MNHN, labelled “Colombia”, presenting a similar habitus. The latter specimen is very old, and for this reason the locality “Colombia” is vague and could have applied to some part of Venezuela, or even Ecuador. We believe this particular phenotype is likely to represent an extreme variation of the true *alcinoe* pattern or possibly a different taxon whose distribution area is unknown. Ocellus in Cu1-Cu2 seems to be slightly wider in the northern part of the distribution of *M. alcinoe*, especially in females.

Butler described *Euptychia benedicta* from an unspecified number of specimens from Sarayacu, Ecuador, and illustrated the species. A female syntype is hosted in the NHMUK (Fig. 12d). This specimen corresponds exactly to Butler’s description and illustration. It has a particular character indicated in its description: the sixth anal ocellus on VHW. This is very likely to represent an aberrant character whose presence is rarely encountered (see discussion above). It is likely that Butler based his description on this unique specimen. The location Sarayacu is in Pastaza Province in the Amazonian lowlands of Ecuador, east of the Andes at around 400 m altitude. A few reliable records from specimens belonging to the “*alcinoe*-complex” exist from the lowlands and thus, this altitude record may be or may be not plausible. One of the labels mentions “C. Buckley” who was certainly its collector. Clarence Buckley, was a successful British natural history collector in the

Andes of Colombia, Ecuador and Bolivia (1868-1878), and a notable supplier of butterfly specimens to William Chapman Hewitson in England. He collected extensively in localities on the eastern slopes of the Ecuadorian Andes (Vane-Wright 1991). We then assume the syntype of *E. benedicta* came indeed from the Sarayacu region, a locality also recorded in mammals and birds obtained by Buckley. The particular characters of *alcinoe*, already mentioned, are apparently shared by *benedicta* and we agree with Lamas (2004) in temporarily considering *benedicta* as a junior synonym of *alcinoe*. Specimens collected by A. Neild (pers. comm.) on the eastern slopes of the Andes of Ecuador have a distinctive golden look to the ventral brown, and probably represent a different, new taxon.

The type locality of *alcinoe*, “Bogotá”, is far from being precise and could represent various localities in Colombia. The exact distribution range of true *alcinoe* remains uncertain (Fig. 21), and further collecting in the area of Bogotá and the surrounding lower mountains is needed. All the specimens we identified as true *alcinoe* are from the eastern slopes of the Andes in Ecuador to the northern tip of the Cordillera de Mérida in Venezuela, where the lower mountains probably allow the species to flow on both slopes. The only specimen located outside this area is the Colombian female from Cundinamarca (again a large department mostly covering part of the Cordillera Oriental, including Bogotá) on which some doubts remains about the precise collecting locality. Nevertheless, given the absence of other specimens matching the lectotype in the material examined elsewhere in Colombia, this record requires confirmation. We hypothesize *M. alcinoe* **comb. nov.**, to be restricted to eastern slopes of the Andes of Ecuador, the Cordillera Oriental in Colombia and the Cordillera de Mérida in Venezuela.

Although *M. alcinoe* **comb. nov.**, is likely to be the only representative of the “*alcinoe*-complex” in the Cordillera de Mérida, it is probably sympatric with some related taxa in Colombia and Ecuador. Comprehensive sampling along the eastern slopes of the Andes and the regions surrounding Bogotá might confirm this hypothesis.

Additional specimens examined that did not match the species herein described are listed under *Malaveria* sp., and will be studied separately (Le Crom *et al.* in prep.).

*Malaveria ballofi* Benmesbah & Viloria, **sp. nov.**  
(Figs. 22a-22m)

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:act:44958377-2D0A-4DD7-A107-1A802A967D08>

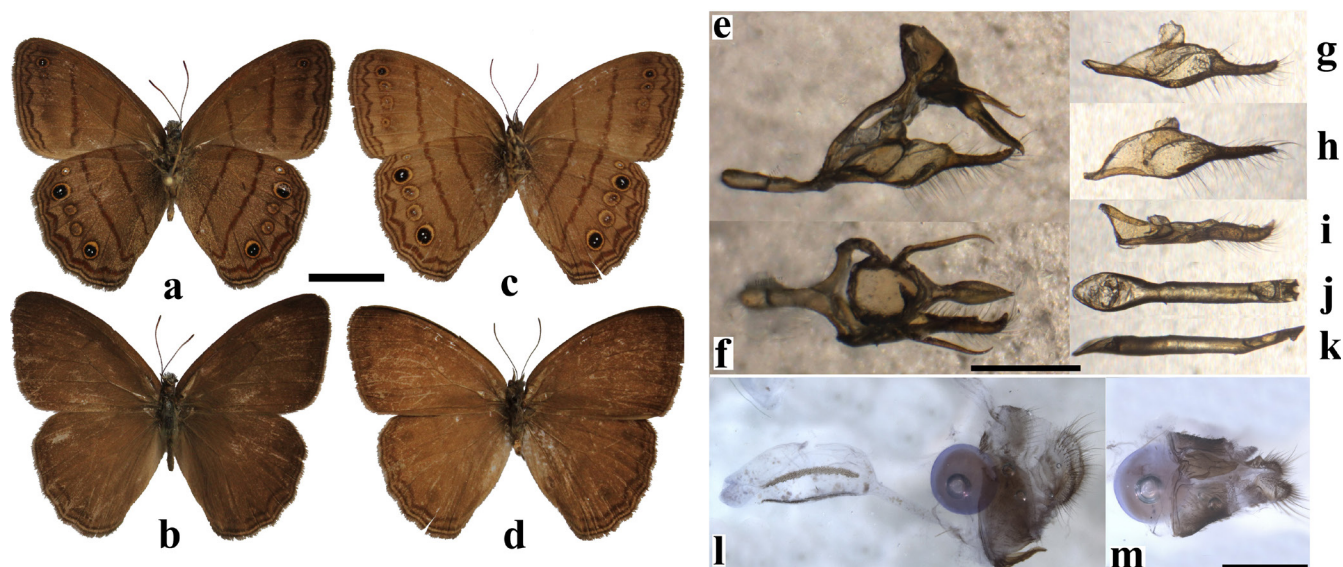
**Type material:** HOLOTYPE male (Figs. 22a-22b): /ECUADOR, Pichincha, Nanegalito, 2016/Holotype male

of *Malaveria ballofi* Benmesbah & Viloria, 2020/Raúl Aldaz collector/MB-0072\*/[MB]. PARATYPES (all from ECUADOR): 26 males (11 dissected), 5 females (2 dissected): 1 female (MB-0075\*) and 9 males same data as Holotype (MB-0017\*, MB-0066, MB-0067, MB-0071, MB-0070\*, MB-0074\*, MB-0076\*, MB-0257\*) [MB, except 0067 in IVIC], (MB-0073\*) [MIZA]; Imbabura, Parambas 3500ft, 1913 2 females (MB-06, MB-07\*) [MNHN]; and 2 males (MB-08\*, MB-09\*) [MNHN]; February 1897 2 males [NHMUK]; March 1897 2 males [NHMUK]; 20.III.1897 1 male [NHMUK]; 20.III.1897 1 female [NHMUK]; Pichincha, Nanegalito, October 2015 1 male (MB-0015\*) [MIZA]; 16.X.2015 2 males (MB-0016\*, MB-0018), 1 female (MB-0370) [MB]; Carchi, Rio Baboso 800m, IX.2016 2 males (MB-0068\*, MB-0069); Carchi, El Carmelo, VIII.2017 4 males (MB-0365) [AN], (MB-0366, MB-0367, MB-0368) [MB].

**Description:** Male (Figs. 22a-22b): FWL: Holotype 25 mm, 23-26 mm (15 specimens), average 24.3 mm. DFW: ground color dark brown uniform. VFW: ground color as upperside; submedian and median lines thin, brown slightly ferruginous, median line curved outwards in Cu2-2A; submarginal area with three small ocelli, one black circled by a yellowish ring in the apex, in M1-M2, with two tiny white pupils, two others faded in M2-M3 and M3-Cu1; submarginal line same width as median line, scalloped from radius to 2A, pointing distally in M1 to Cu2; marginal dark line thinner and regular, parallel to outer margin. DHW: ground color same as DFW; marginal and submarginal lines observable through translucent wing. VHW: ground color same as VFW; median and submedian line slightly irregular, of same width and color as on VFW, submedian line joining anal margin without making angulation, median line making a marked angulation when joining the anal margin; submarginal line of same color but slightly wider, scalloped, composed by almost straight adjacent segments, pointing distally from M1 to Cu2; marginal dark line thin, parallel to outer margin from costa to torus; submarginal area with five ocelli, one in each space between Rs and Cu2, ocelli in M1-M2 and Cu1-Cu2 rounded, bigger, of almost same size, black, circled by a yellowish ring, each with two small white pupils, ocelli in M2-M3 and M3-Cu1 smaller and less defined, without black in the center, ocellus in Rs-M1 very small.

Female (Figs. 22c-22d) – FWL: 22-23 mm (3 specimens), average 22,7 mm. Similar to male, but differing by the more clear coloration, and the faded ocelli on underside more marked.

Male genitalia (11 dissected) (Figs. 22e-22k): general structure similar to previous species herein described; the valvae being more elongated and stylized than those of



**Figure 22.** *Malaveria ballofi* sp. nov., imagos and genitalia. a. Male ventral; b. *idem* dorsal; c. Female ventral; d. *idem* dorsal; e. Male genitalia lateral view (one valva removed); f. *idem* dorsal view; g. Valva lateral inner view; h. *idem* lateral outer view; i. *idem* dorsal view; j. Aedeagus dorsal view; k. *idem* lateral view; l. Female genitalia lateral view; m. *idem* ventral view. (Scale imago: 1 cm; scale genitalia: 1 mm).

*M. nebulosa* comb. nov., *M. mimas* comb. nov., and *M. alcinoe* comb. nov., horn-like inner processes less evident; base of aedeagus broad as in *alcinoe*.

Female genitalia (2 dissected) (Figs. 22l-22m): no significant variation found when compared to the female genitalia of *M. nebulosa* comb. nov., the type species of this genus. Perhaps fine dissections of membranous structures would allow for detecting differences in less evident structures like the spermatheca (and the lagena) and the different ducti.

**Variability:** all specimens examined are very similar to each other, and show a slight variability in the shape of the VHW median line, which is usually a little more wavy than in the holotype.

**Diagnosis:** *M. ballofi* sp. nov., is the larger species of the “*alcinoe*-complex”. It differs from *M. alcinoe* comb. nov., *M. bottoi* sp. nov. and *M. rodriguezii* sp. nov., by: 1. its larger size (FWL average 24.3 mm for *M. ballofi* sp. nov., 21.0 mm for *M. alcinoe* comb. nov., 22.0 mm for *M. bottoi* sp. nov., 22.9 mm for *M. rodriguezii rodriguezii* sp. nov., 23.0 mm for *M. rodriguezii risaralda* ssp. nov.); 2. the marked angle made by the median line when reaching the anal margin on VHW; 3. median line markedly curved outwards in Cu2-2A on VFW as a dome concave to the base. Moreover, it differs from *M. alcinoe* comb. nov., by the more wavy median line on VHW, the presence of membranes and the absence of the inner spiny projection on the distal part of the valvae; from *M. bottoi* sp. nov., by the darker ground color and the more angular submarginal lines on underside.

**Etymology:** dedicated to our friend Daniel Ballof, a French entomologist who is passionately keen on Neotropical and African butterflies, in gratitude for his generosity and hospitality. He has travelled to various countries, but especially French Guiana, where he lived for years and contributed greatly to the better knowledge of its butterfly fauna. The species name *ballofi* is a Latinized masculine noun in the genitive case.

**Hostplant:** unknown.

**Habitat and behavior:** we did not observe *M. ballofi* sp. nov., in the field, but its behavior is presumably typical of that of other members of *Malaveria* gen. nov. See also *Modestia modesta* comb. nov. This species seems to be restricted to the western slopes of the Andes in Ecuador, part of the Chocó area of endemism (Fig. 21). We have no information on collecting records in southwestern Colombia (departments of Cauca and Nariño), where it could also occur. There are records from sea level up to 1,400m.

**Discussion:** *M. ballofi* sp. nov. is geographically isolated from the other members of the “*alcinoe*-complex”. Several endemic species and subspecies of butterflies have been recently described from northwestern Ecuador (Benmesbah *et al.* 2019). The 32 specimens examined showed little variation in the habitus, which is clearly different from the other species of *Malaveria* gen. nov. In our DNA study, the specimens analyzed clearly grouped apart from the other species of the “*alcinoe*-complex” (except *M. rodriguezii* sp. nov. and *M. bottoi* sp. nov.) with significant difference: 5.5% for *M. duponti* sp. nov. and *M. mimula* comb. nov., 4.1% with *M. mimas* comb. nov., 2.7% with



*M. nebulosa* **comb. nov.** and 2.3% with *M. alcinoe* **comb. nov.** (Tables 1 and 2). The difference observed with *M. rodriguezii* **sp. nov.** and *M. bottoi* **sp. nov.**, is low (Table 2) and probably due to a lack of power of the DNA test used here (see above). On the other hand, wing venation structure on FW is most similar to *M. duponti* **sp. nov.** and *M. mimula* **comb. nov.**, in which R2, r2-5-m1 and r1-r2 roots share the same origin at the distal edge of the cell, differing in this from *M. rodriguezii* **sp. nov.**, in which the origin of R2 is proximal to the separation between r2-5-m1 and r1-r2 (Figs. 4a-4h). The specimens dissected (12 males) showed certain homogeneity in the shape of the distal extremity of the valvae. Conversely to *M. nebulosa* **comb. nov.** and *M. alcinoe* **comb. nov.**, small irregular membranes are present at the distal tip of the valvae and the inner spiny projection is usually absent, or if present, it is very small and more distally located. All these elements argue for its specific status and its closer proximity within *Malaveria* **gen. nov.**, to *M. rodriguezii* **sp. nov.** and *M. bottoi* **sp. nov.**

*Malaveria rodriguezii* Benmesbah & Viloria, **sp. nov.**  
(Figs. 23a-23i)

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:act:AF9CCEA0-B91D-414C-94E9-853E38BA8318>

**Type material:** HOLOTYPE (Figs. 23a-23b) male: / COLOMBIA, Antioquia, Frontino 2000m, 22.IV.2007/ Holotype of *Malaveria rodriguezii* Benmesbah & Viloria, 2020/Gabriel Rodríguez leg./MB-0249\*/ [MB]. PARATYPES (all from COLOMBIA): 5 males: 1 male Antioquia, Amagá 1700m, 17.08.2003 (MB-0248) [MNHN]; 1 male Antioquia, Frontino 1900m, 22.IV.2000 (MB-0253) [MB]; 1 male Antioquia, Guarne 2000m, 20.XI.2003 (MB-0254\*) [MB]; 1 male Antioquia, La Mansa, Ciudad Bolívar 2400m, 25.01.2004 (MB-0255\*) [MB]; 1 male Antioquia, Porce 1000m, 09.08.2003 (MB-0265\*) [MB].

**Additional material:** 8 specimens (1 male dissected) not included in the type series:

COLOMBIA (8 specimens): Caldas: Manizales, Barrio Los Nogales 1950m, 03-10.IX.2019 6 specimens (photograph) [ICRM]; Santander: El Hato, Serranía de los Yariguíes 2100m, 25-28.XI.2019 1 male (photograph) [ICRM]; Tolima: Prado 700m, September 2003 1 male (MB-0256\*).

**Description:** Male (Figs. 23a-23b): FWL: Holotype 22 mm, 22-24 mm (7 specimens), average 22.9 mm. DFW: ground color brown uniform. VFW: ground color same as DFW; submedian and median lines thin, brown slightly ferruginous, submedian line straight, median line curved inside near the costa and outwards in Cu2-

2A; submarginal area with one small ocellus, black with two tiny pupils circled by a brownish ring in the apex in M1-M2; submarginal line of almost same width as median line darker, scalloped from radius to 2A, pointing distally in M1 to 2A; marginal dark line thinner and regular, parallel to outer margin. DHW: ground color same as DFW; marginal and submarginal lines observable through translucent wing. VHW: ground color same as VFW; median and submedian lines slightly irregular, of same width and color as on VFW, joining anal margin without making angulation, median line joining the anal margin at the origin of the submarginal line; submarginal line of same color but slightly wider, scalloped, pointing distally from M1 to 2A; marginal dark line thin parallel to outer margin from costa to tornus; submarginal area with five ocelli, one in each space between Rs and Cu2, ocellus in M1-M2 the biggest, black circled by a yellowish ring with two small white pupils, ocellus in Cu1-Cu2 similar, more ovoid and slightly smaller, ocelli in M2-M3 and M3-Cu1 smaller and less defined without black in the center, ocellus in Rs-M1 the smallest bipupillate without black in the center.

Female: not examined.

Male genitalia (5 dissected) (Fig. 23c-23i): general structure similar to other species of the genus. Shape of the valvae very similar to those of *M. ballofi* **sp. nov.**, but horn-like inner processes more developed; aedeagus larger than valva and more robust than in the species previously studied.

Female genitalia: not examined.

**Variation:** the specimens from the type series present little variation, mainly in the median line on VHW that can be a little more wavy than in the holotype. Size of the ocelli on VHW seems to vary slightly, being wider in specimens from the south (the holotype presenting the smallest ones).

**Diagnosis** (Figs. 20a-20l): *M. rodriguezii* **sp. nov.**, differs from *M. alcinoe* **comb. nov.** and *M. ballofi* **sp. nov.**, by the median line on VHW joining the anal margin at the origin of the submarginal line without making a pronounced angle; in the two latter species the median line joins the anal margin at a distance from the origin of the submarginal line and forms a greater angle in *M. ballofi* **sp. nov.** and *M. alcinoe* **comb. nov.** (a little less in the latter than the former). *M. rodriguezii* **sp. nov.**, differs from *M. bottoi* **sp. nov.** by: 1. its darker background color; 2. straighter median line on VHW; 3. wider ocelli on the underside and 4. submarginal line more angular on VHW and VFW (flattened in *M. bottoi* **sp. nov.**). Male genitalia morphology does not differ evidently from the other species of *Malaveria* **gen. nov.**

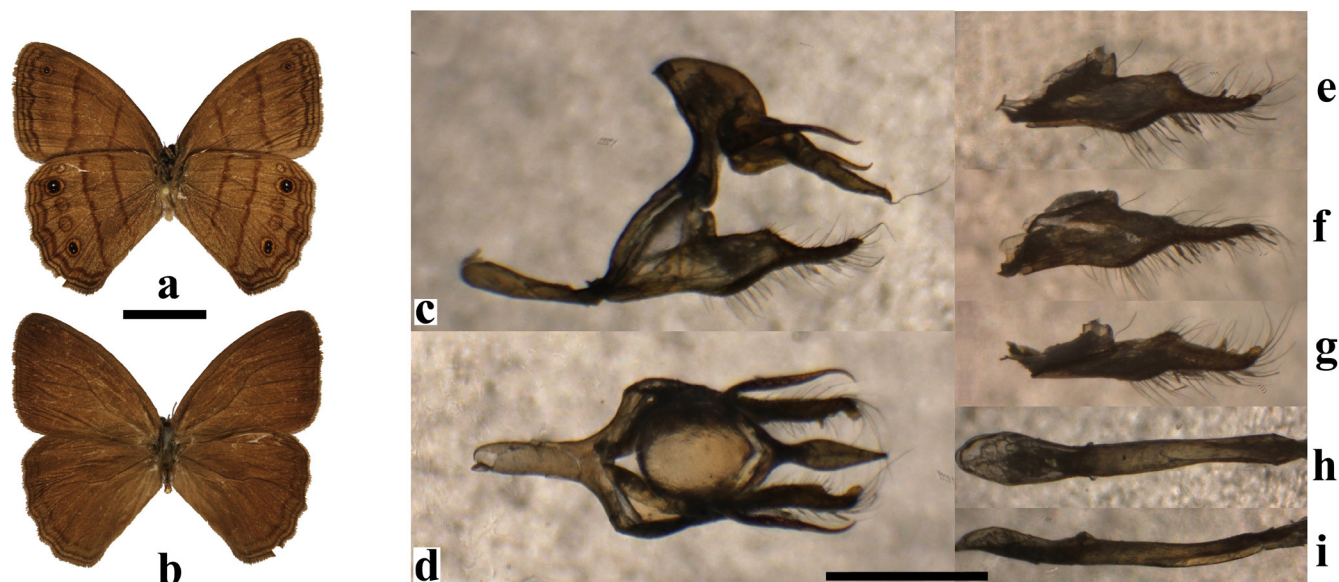


Figure 23. *Malaveria rodriguezii rodriguezii* sp. nov., imagos and genitalia. a. Male ventral; b. *idem* dorsal; c. Male genitalia lateral view (one valva removed); d. *idem* dorsal view; e. Valva lateral inner view; f. *idem* lateral outer view; g. *idem* dorsal view; h. Aedeagus dorsal view; i. *idem* lateral view. (Scale imago: 1 cm; scale genitalia: 1 mm).

**Etymology:** dedicated to Gabriel Rodríguez, a Colombian geologist and entomologist studying the butterfly fauna of his country, who collected the type series and kindly shared this study material with us. The name *rodriguezii* is a Latinized masculine noun in the genitive case.

**Hostplant:** unknown.

**Habitat and behavior:** we did not observe *M. rodriguezii* sp. nov., in natural conditions. As in the previous case, we can only presume that its behavior is similar to other species of *Malaveria* gen. nov. This species seems to be distributed at least through the three Cordilleras in the northern half of Colombia, with the exception of the eastern slopes of the Cordillera Oriental (Fig. 21). Recorded from 700 to 2,400m.

**Discussion:** although similar in appearance to the other species of the “*alcinoe*-complex”, *M. rodriguezii* sp. nov. shows particular characters arguing for its specific status: 1. the most evident is the shape of the median line on VHW when joining the anal margin (Figs. 20a-20l); 2. the DNA analysis performed here shows important similarity with *M. bottoi* sp. nov. (100%) and *M. ballofi* sp. nov. (99.5%), from which *M. rodriguezii* sp. nov., is, nevertheless, clearly differentiated by the previous morphological criteria, pointing out the probable lack of power of the DNA technique used here. On the other hand specimens of *M. rodriguezii* sp. nov., grouped apart from *M. mimas* comb. nov., *M. nebulosa* comb. nov. and *M. alcinoe* comb. nov. (Table 1), and showed respectively significant difference: (4.6%), (3.2%) and (2.7%) (Table 2); 3. FW wing

venation presents the particularity (shared also with *M. mimas* comb. nov.) that R2 origin is proximal to the bifurcation between r2-5-m1 and r1-r2 (distal in *M. nebulosa* comb. nov. and *M. alcinoe* comb. nov., and emerging from the same root in *M. ballofi* sp. nov.) (Figs. 4a-4h).

The description of *M. rodriguezii* sp. nov., is based on a series of 6 similar specimens from different localities in Antioquia sharing stable characters. We also examine specimens directly and photographs of specimens we also identified as *M. rodriguezii* sp. nov., from Caldas, Santander and Tolima departments in Colombia. *M. rodriguezii* sp. nov., has a large distribution within Colombia, except the eastern slopes of the Cordillera Oriental, where *M. alcinoe* comb. nov., is present. The wide altitudinal range from where it is recorded may explain its ability for dispersion over natural barriers as mountains and valleys. Southern specimens from the “*alcinoe*-complex” from Risaralda, Caldas and Valle del Cauca showed some differences with typical individuals of *M. rodriguezii* sp. nov., and are described below tentatively as a different subspecies.

*Malaveria rodriguezii risaralda* Benmesbah & Vioria,  
ssp. nov.  
(Figs. 24a-24i)

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:act:39FBA58D-DF90-458A-B0BA-A450C040D1B9>

**Type material:** HOLOTYPE male (Figs. 24a-24b): /COLOMBIA, Risaralda, Pueblo Rico 1400m, 20.VII.2005/



Holotype of *Malaveria rodriguezi risaralda* Benmesbah & Viloria, 2020/Gabriel Rodríguez leg./MB-0250\*/ [MB]. PARATYPES: COLOMBIA: Risaralda: 1 males Pueblo Rico 1400m, 20.VII.2005 (MB-0252\*) [MB]; Valle del Cauca: 1 male 1902 (MB-13\*) [MNHN].

**Additional material:** 4 specimens not included in the type series: COLOMBIA: Caldas: Anserma, Ecoparque los Tucanes 1907m, 16-19.II.2019 3 males (photograph) [ICRM]; Manizales, Quebrada El Águila 1750m, 04.II.2019 (photograph) 1 male [ICRM].

**Description:** Male (Figs. 24a-24b): FWL: Holotype 23 mm, 22–24 mm (7 specimens), average 22,9 mm. DFW: ground color brown uniform. VFW: ground color same as upperside; submedian and median lines thin, brown slightly ferruginous, median line curved inside near the costa and outwards in Cu2-2A; submarginal area with three small ocelli, one black, circled by a brownish ring in the apex in M1-M2, two others faded in M2-M3 and M3-Cu1, almost not visible; submarginal line of same width as median line, scalloped from radius to 2A, pointing distally in M1 to 2A; marginal dark line thinner and regular, parallel to outer margin. DHW: ground color same as DFW; marginal and submarginal lines observable through translucent wing. VHW: ground color same as VFW; median and submedian lines broken and irregular, of same width and color as on VFW, median line making a slight angulation when joining the anal margin at the origin of the submarginal line; submarginal line of same color but slightly wider, scalloped, composed by straight adjacent segments,

pointing distally from M1 to 2A; marginal dark line thin, parallel to outer margin from costa to tornus; submarginal area with five ocelli, one in each space between Rs and Cu2, ocellus in M1-M2 the biggest oval with long axis directed to the base, black, circled by a yellowish ring with two small white pupils, ocellus in Cu1-Cu2 similar but slightly smaller, ocelli in M2-M3 and M3-Cu1 even smaller and less defined without black in the center, ocellus in Rs-M1 the smallest with little black in the center and two small white pupils.

Female: not examined.

Male genitalia (3 dissected) (Fig. 24c-24i): there is certain variation between the general aspect of the genital structures of this subspecies and those of the nominotypical one; however, it seems to be within the extremes of individual variation of the specimens examined. The structure illustrated shows a sacculus narrower at base and valvae with more prominent processes. The aedeagus looks relatively thicker than that of *M. rodriguezi rodriguezi* sp. nov.

Female genitalia: not examined.

**Variation:** the shape of the median line on VHW can be more or less wavy. The two specimens from Risaralda (holotype and one paratype) present a markedly wavy median line.

**Diagnosis:** *M. rodriguezi risaralda* ssp. nov., differs from the nominate subspecies on VHW by: 1. larger ocelli, especially in M1-M2 and Cu1-Cu2; 2. ocellus in M1-M2 a little elongated with its long axis pointing towards the base (rounded in the nominate) and 3. ocellus in M1-



Figure 24. *Malaveria rodriguezi risaralda* ssp. nov., imagos and genitalia. a. Male ventral; b. *idem* dorsal; c. Male genitalia lateral view (one valva removed); d. *idem* dorsal view; e. Valva lateral inner view; f. *idem* lateral outer view; g. *idem* dorsal view; h. Aedeagus dorsal view; i. *idem* lateral view. (Scale imago: 1 cm; scale genitalia: 1 mm).



M2 only slightly bigger than ocellus in Cu1-Cu2 (notably bigger in the nominate subspecies).

**Etymology:** in allusion to the type locality, Risaralda department in Colombia. “*risaralda*” is a feminine noun in apposition.

**Hostplant:** unknown.

**Habitat and behavior:** we did not observe this subspecies in the field. The records are located on both slopes of the Cordillera Occidental in the departments of Risaralda, Caldas and Valle del Cauca in Colombia (Fig. 21). Recorded from 1,400 to 1,907m.

**Discussion:** subspecies *risaralda* shares the same diagnostic characters that differentiate *M. r. rodriguezii* sp. nov., from *M. alcinoe* comb. nov., *M. ballofi* sp. nov., and *M. bottoi* sp. nov. (see under nominate). This subspecies ranges south and west from the area of distribution of the nominate subspecies (Fig. 21). All the records we have (7 males) are from the western (Pueblo Rico, Risaralda) and the eastern (Anserma y Quebrada el Aguila, Caldas) slopes of the Cordillera Occidental. These localities are very close geographically (20 km) and separated by mountains between 2,000m and 2,800m high. The continuity of the mountains probably allows butterflies of this species to flow between them. The specimen labelled Valle del Cauca could have originated from either side. The study of male genitalia, with 5 specimens of the nominate and 3 specimens from *M. r. risaralda* ssp. nov., dissected, did not show significant differences. The DNA analysis performed here with 7 specimens of the nominate and 2 specimens of *M. r. risaralda* ssp. nov., did not show difference on the analyzed fragment. Furthermore, we found a few specimens from Manizales, Caldas, with larger ocelli on VHW and 1 from Anserma with smaller ocelli than usual on VHW, that are probably intermediate between the 2 subspecies. For these reasons we treat here *risaralda* as a subspecies of *M. rodriguezii* sp. nov.

***Malaveria bottoi* Benmesbah & Vilorio, sp. nov.**

(Figs. 25a-25i)

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:act:122E610E-9A01-4D95-A4F5-4FD1F2D729C9>

**Type material:** HOLOTYPE male: COLOMBIA: Cundinamarca, Colegio 430m/Holotype male of *Malaveria bottoi* Benmesbah & Vilorio, 2020/Patrick Botto leg./MB-0019\*/ [MB].

**Description:** Male (Figs. 25a-25b): FWL: 22 mm (1 specimen). DFW: ground color brown uniform. VFW: ground color brown lighter than DFW; submedian and median lines thin, brown slightly ferruginous, submedian line straight, median line curved outwards in Cu2-2A;

submarginal area with one faded, very small ocellus in the apex in M1-M2; submarginal line of same width and color as median line, discreetly scalloped from radius to 2A, pointing distally in M1 to 2A; marginal dark line thinner and regular, parallel to outer margin. DHW: ground color same as DFW; marginal and submarginal lines observable through translucent wing. VHW: ground color same as VFW; submedian and median lines irregular and wavy, of same width and color as on VFW, submedian line joining anal margin without making angulation, median line joining the anal margin making a slight angulation at the origin of the submarginal line; submarginal line of same color and width, flattened and discreetly scalloped, pointing distally from M1 to 2A; marginal dark line thin parallel to outer margin from costa to tornus; submarginal area with five ocelli of almost same size, one in each space between Rs and Cu2, ocelli in M1-M2 and Cu1-Cu2 black, circled by a yellowish ring with two small white pupils, ocelli in M2-M3 and M3-Cu1 less defined, without black in the center, ocellus in Rs-M1 with a single and wide white pupil.

Female: not examined.

Male genitalia (1 dissected) (Figs. 25c-25i): a single individual dissected shows genitalic structures closer in appearance to *M. rodriguezii* sp. nov., than to its allegedly sympatric (or altitudinal parapatric) *M. alcinoe* comb. nov.

Female genitalia: not examined (unknown).

**Diagnosis:** *M. bottoi* sp. nov., differs from all the other species of *Malaveria* gen. nov., by: 1. submarginal line on VHW and VFW flattened and subtly scalloped, and much more removed from the marginal line than in other species (except *M. mimas* comb. nov.); 2. markedly wavy VHW median line, especially near the costa; 3. more rounded outer margin on hindwing (except *M. mimas* comb. nov.), and 4. lighter brown underside. For differences with *M. mimas* comb. nov., see under the latter.

**Etymology:** in honor of our friend Doctor Patrick Botto, a French physician and entomologist who is an enthusiast student of Neotropical butterflies and in particular satyrines of the tribe Haeterini. He collected the holotype of this species and kindly allowed us to study it. The Latinized species name *bottoi* is treated as a masculine noun in the genitive case.

**Hostplant:** unknown.

**Habitat and behavior:** we did not observe *M. bottoi* sp. nov., in its natural habitat. Following indications from the collector, the holotype was captured in a locality called Colegio (430 m) in Cundinamarca. It possibly corresponds to Mesitas del Colegio, 630 m, in the Bogotá river valley (A. Neild pers. comm.) (Fig. 21). This locality is considerably lower than those in which *M. alcinoe* comb. nov., has been recorded. We think these apparently different species

might fly in parapatry, at different altitude levels. We have no other record for this species.

**Discussion:** the description of *M. bottoi* sp. nov., is based on a unique male specimen. This specimen presents several particular characters that clearly differentiate it from the other species of *Malaveria* gen. nov. (see diagnosis). The combination of these characters makes improbable that this specimen represents an aberration or a particular form of *M. alcinoe* comb. nov., or related species. Unsurprisingly, the male genitalia are similar to the other species of the “*alcinoe*-complex” and the analyzed fragment of DNA in our molecular study did not show significant differences with *M. rodriguezii* sp. nov. (0%) and *M. ballofi* sp. nov. (0.5%) (see above). Wing venation has not been examined because we were not able to dissect the single specimen available.

*Malaveria mimula* (Hayward, 1954), **comb. nov.**  
(Figs. 26a-26m)

**Type material:** HOLOTYPE male: /Misiones, San Ignacio, 1937 D.149/Holotipo/*Euptychia mimula* Hayw. Holotipo ♂ K. J. Hayward det./Holotipo/Prep. Gen SAT.159 K. J. Hayward det./1079 K. J. Hayward det./ [in Museo de Ciencias Naturales de la Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina] (photograph examined).

**Additional material examined:** 11 males (2 dissected) and 2 females (1 dissected). PARAGUAY (11 males, 2 females): Cordillera: Compañía Naranjo, Barrio San José, 03.IX.2014 3 males (MB-0349, MB-0350, MB-0351); Guaira: Colonia Independencia, 07.IX.2014 1 male (MB-0155); Kaaguasú: 20 km South Repatriacion, 07.IX.2014 1 male (MB-0352); Paraguari: Cerro Acahay, 05.IX.2014 4 males (MB-0153\*, MB-0154, MB-0353, MB-0354); La Colmena, Kaatymi, 08.IX.2014 1 male (MB-0156); Sapucaí, 08.IX.2014 1 male (MB-0152\*); 08.IX.2014 2 females (MB-0266, MB-0343\*) [MB].

**Redescription:** Male (Figs. 26a-26b): FWL: 20–23 mm (11 specimens); average 22 mm. DFW: ground color brown uniform. VFW: ground color brown lighter than DFW, almost greyish, picked with creamy light scales except on anal margin, giving a smoky aspect to the pattern elements; submedian and median lines thin, dark brown, submedian line slightly curved outside in Cu2-2A, median line curved inside near the costa and straight up to 2A; submarginal area with one faded very small black ocellus in the apex in M1-M2; submarginal line of same width and color as median line, markedly scalloped from radius to 2A, pointing distally in M1 to 2A; marginal dark line thinner and regular, parallel to outer margin. DHW: ground color same as DFW; marginal and submarginal

lines observable by transparency. VHW: ground color same as VFW; submedian and median lines of same width and color as on VFW, markedly irregular and broken, median line joining the anal margin at the origin of the submarginal line; submarginal line of same color and width, markedly scalloped, pointing distally from M1 to 2A; marginal dark line thin parallel to outer margin from costa to tornus; submarginal area with five very small ocelli, one in each space between Rs and Cu2, ocelli in M1-M2 and Cu1-Cu2 black, circled by a yellowish ring, with two very small white pupils, ocelli in M2-M3 and M3-Cu1 almost non visible represented by a creamy oval dash, ocellus in Rs-M1 the smallest, represented by a black dash.

Female (Figs. 26c-26d): FWL: 19-21 mm (2 specimens); average 20 mm. Similar to male, differing by its rounder global shape and lighter color on the underside.

Male genitalia (2 dissected) (Figs. 26e-26k): the general armature in characteristic of the genus *Malaveria* gen. nov. The uncus is lanceolate but relatively less stylized (shorter and broader); the shape of the valvae is distinctive in the basal half, where it has a dorsal sinusoidal ridge, the digitiform distal half more ornamented with processes; aedeagus relatively chubby.

Female genitalia (2 dissected) (Figs. 26l-26m): we can only distinguish that the corpus bursae is seemingly less elongated than in other species of the genus, the signa are thick, almost as long as the corpus, running parallel to each other.

**Variation:** specimens examined from Paraguay did not show significant variation among them.

**Diagnosis:** *M. mimula* comb. nov., differs from all the other species of *Malaveria* gen. nov., by: 1. smoky aspect of the underside pattern (except *M. duponti* sp. nov.); 2. markedly irregular and broken median line on VHW; 3. very small ocelli on underside and 4. markedly scalloped and broken submarginal line on underside. For differences with *M. duponti* sp. nov., see under that species.

**Hostplant:** unknown.

**Habitat and behavior:** *M. mimula* comb. nov., has been observed by one of the authors (MB) in Paraguay. It was a common species in the region of Asunción, being collected at various sites. It was mostly encountered in secondary growth forest in more or less open areas. The behavior was typical of other common species of satyrine butterflies of the subtribe Euptychiina (see under *M. modesta* comb. nov.). The species is distributed in Paraguay, Southeastern Bolivia, Argentina and Southeastern Brazil.

**Discussion:** *Euptychia mimula* was described by Hayward in 1954 from two male individuals, one (holotype) from San Ignacio, Misiones, Argentina; the other (paratype) from Santa Cruz, Bolivia. The holotype is illustrated



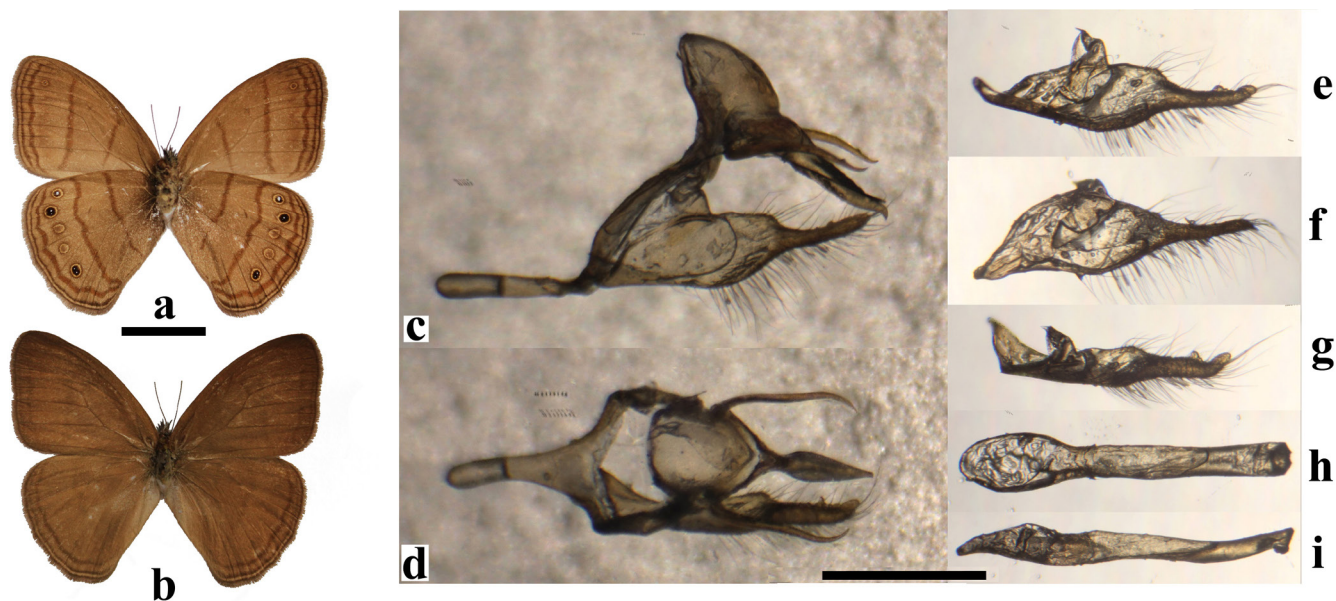


Figure 25. *Malaveria bottoi* sp. nov., imagos and genitalia. a. Male ventral; b. *idem* dorsal; c. Male genitalia lateral view (one valva removed); d. *idem* dorsal view; e. Valva lateral inner view, f. *idem* lateral outer view; g. *idem* dorsal view; h. Aedeagus dorsal view; i. *idem* lateral view. (Scale imago: 1 cm; scale genitalia: 1 mm).

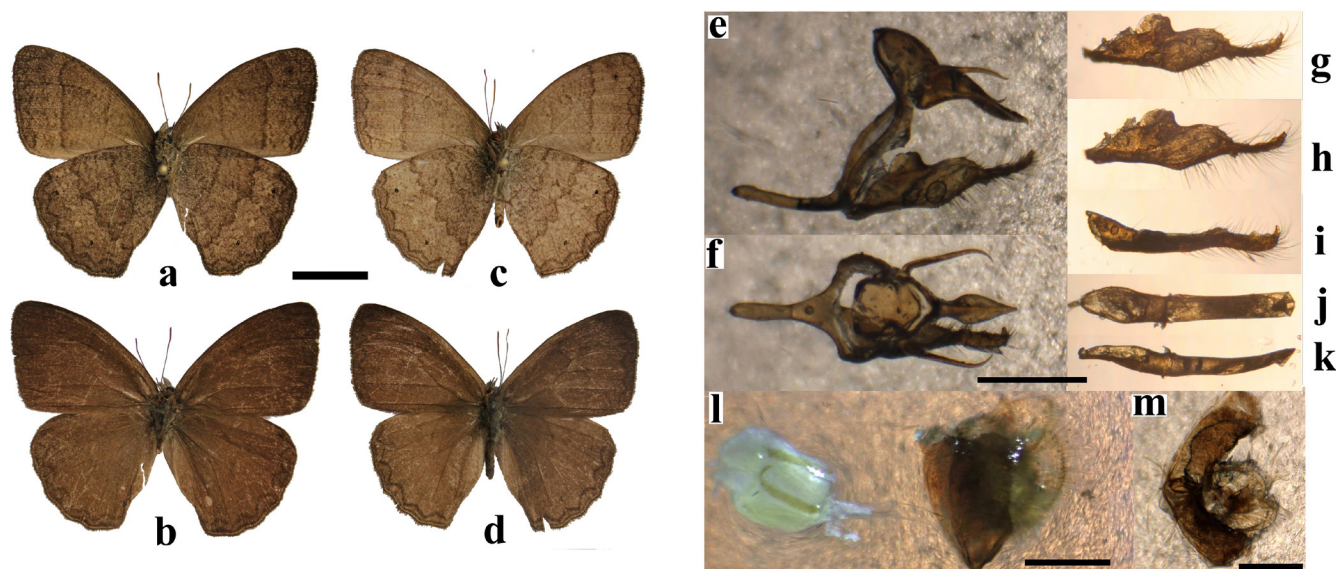


Figure 26. *Malaveria mimula* comb. nov., imagos and genitalia. a. Male ventral; b. *idem* dorsal; c. Female ventral; d. *idem* dorsal; e. Male genitalia lateral view (one valva removed); f. *idem* dorsal view; g. Valva lateral inner view; h. *idem* lateral external view; i. *idem* dorsal view; j. Aedeagus dorsal view; k. *idem* lateral view; l. Female genitalia lateral view; m. *idem* ventral view. (Scale imago: 1 cm; scale genitalia: 1 mm).

on the BOA website ([http://www.butterfliesofamerica.com/L/t/Yphthimoides\\_mimula\\_a.htm](http://www.butterfliesofamerica.com/L/t/Yphthimoides_mimula_a.htm)), and agrees very well with the specimens we examined and dissected from Paraguay. Despite the apparently modified pattern of the underside with the smoky aspect, the markedly irregular submedian and median lines, the markedly broken submarginal line and the very small ocelli, we found that this species shares most of the characteristics defining *Malaveria* gen. nov.

Furthermore, the male genitalia are very similar to those of the other species of *Malaveria* gen. nov. Our study found that *M. mimula* comb. nov., and *M. duponti* sp. nov., share the same sequence in the DNA fragment analyzed (see discussion under DNA results section, Table 2) and the same venation (Figs. 4g-4h). *Malaveria mimula* comb. nov., represents the sister of the Andean species of *Malaveria* gen. nov. These arguments confirm



the new taxonomic arrangement adopted here by transferring *mimula* to *Malaveria* **gen. nov.**

*Malaveria duponti* Benmesbah & Murienne, **sp. nov.**

(Figs. 27a-27m)

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:act:4BE287E2-28C0-4C95-AC3C-D22F053D02D0>

**Type material:** HOLOTYPE male (Figs. 27a-27b): /BOLIVIA: Caranavi/Holotype male of *Malaveria duponti* Benmesbah & Murienne, 2020/Daniel Dupont leg./MB-0147\*/ [MB]. PARATYPES: 3 males: same data as Holotype (MB-0145\*, MB-0146\*) [MB], (MB-0148\*) [MNHN]; 1 female: same data as Holotype (MB-0149\*) [MB].

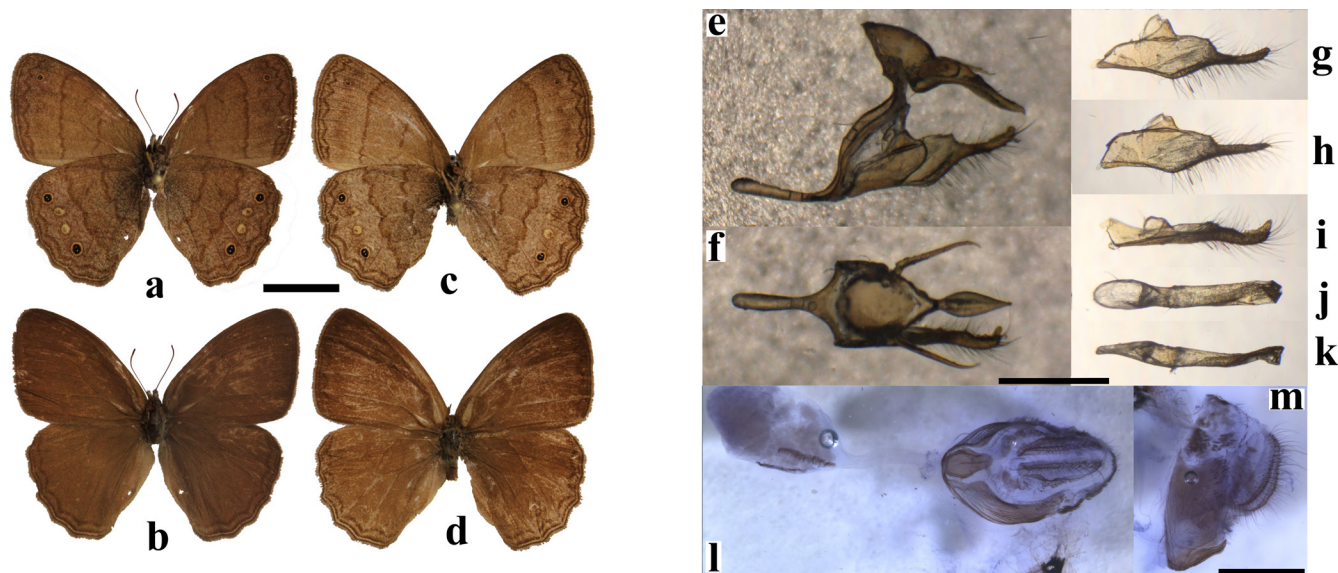
**Description:** Male (Figs. 27a-27b): FWL: Holotype 22 mm, 22–22 mm (4 specimens); average 22 mm. DFW: ground color brown uniform. VFW: ground color brown, lighter than DFW; submedian and median lines slightly irregular, thin, brown, slightly ferruginous, submedian line curved outside in Cu2-2A, median line curved inside near the costa and straight up to 2A; submarginal area with a small black ocellus circled by a yellowish ring with two tiny white pupils in the apex in M1-M2; submarginal line of same width and color than median line, scalloped from radius to 2A, pointing distally in Rs to Cu2; marginal line thinner and regular, parallel and closer to outer margin. DHW: ground color same as DFW; marginal and submarginal lines observable through translucent wing. VHW: ground color same as VFW; submedian and me-

dian lines very irregular and broken of same width and color as on VFW, median line joining the anal margin at the origin of the submarginal line; submarginal line of same color and width, scalloped, pointing distally from M1 to 2A; marginal dark line thin, parallel to outer margin from costa to tornus; submarginal area with five ocelli, one in each space between Rs and Cu2, ocelli in M1-M2 and Cu1-Cu2 rounded, black, circled by a yellowish ring with two very small white pupils, ocelli in M2-M3 and M3-Cu1 of same size as the precedents, yellowish without black or pupils in the center, ocellus in Rs-M1 the smallest, represented by a black dash circled with a yellowish ring.

Female (Figs. 27c-27d): FWL: 22 mm (1 specimen). Similar to male, the only female examined differs by the lighter under and upperside ground color.

Male genitalia (4 dissected) (Figs. 27e-27k): the general aspect of the genital structure of this distinctive species matches all features described for *Malaveria* **gen. nov.** The tegumen is globular; the uncus lanceolate and proportionally similar to that of the type species of the genus; the saccus is more stylized (thinner); the valvae have an angled corner on the dorsal ridge, at the end of its basal half, just before the constriction in which the digitiform extremity is formed, the distal horn-like inner process of the valva is particularly well developed; the aedeagus is roughly the same length as the valva, and is moderately robust, broader at its base.

Female genitalia (1 dissected) (Figs. 27l-27m): very well developed papillae anales, setose; ostium bursae lo-



**Figure 27.** *Malaveria duponti* **sp. nov.**, imagos and genitalia. a. Male ventral; b. *idem* dorsal; c. Female ventral; d. *idem* dorsal; e. Male genitalia lateral view (one valva removed); f. *idem* dorsal view; g. Valva lateral inner view; h. *idem* lateral outer view; i. *idem* dorsal view; j. Aedeagus dorsal view; k. *idem* lateral view; l. Female genitalia lateral view; m. *idem* ventral view. (Scale imago: 1 cm; scale genitalia: 1 mm).

cated immediately below; ductus as long as the corpus bursae, in which there are two longitudinal, parallel signa, running from its base to the middle of its length.

**Variation:** all the specimens examined did not show significant variations.

**Diagnosis:** *M. duponti* sp. nov., differs from all the other members of *Malaveria* gen. nov. (except *M. mimula* comb. nov.), by the markedly irregular and angled submedian and median lines on VHW. In this aspect it is reminiscent of *M. nebulosa* comb. nov., in which these two lines are less irregular and more wavy (Fig. 20). Furthermore the distal extremity of the valvae is different: 1. membranes present in *M. duponti* sp. nov. (absent in *M. nebulosa* comb. nov.), and 2. proximal spiny inner projection present in *M. nebulosa* comb. nov., is absent in *M. duponti* sp. nov. DNA analysis showed specimens of *M. nebulosa* and *M. duponti* sp. nov., to clearly group separately within *Malaveria* gen. nov. (Table 1), and their difference is 6.8% (Table 2). *M. duponti* sp. nov., is very close to *M. mimula* comb. nov., but differs by: 1. the ground color of the underside (brown in *M. duponti* sp. nov., greyish in *M. mimula* comb. nov.); 2. the more clearly defined pattern of the underside in *M. duponti* sp. nov.; 3. the bigger ocelli in *M. duponti* sp. nov. The latter is also apparently close to '*Yphthimoides*' *grimon* (Godart, [1824]) with which it shares the markedly irregular and angled submedian, median and submarginal lines (Fig. 20l). A careful examination shows the median line drawing is not exactly the same and differs subtly from each other. Furthermore, the male genitalia (4 specimens of *M. duponti* sp. nov., and 2 of '*Y.*' *grimon* dissected) are distinct: 1. upperside of the uncus markedly convex upward in '*Y.*' *grimon* (flattened and straight in *M. duponti* sp. nov.); 2. distal part of the valvae much shorter in '*Y.*' *grimon* and 3. dorsal part of the valvae much more angular in '*Y.*' *grimon*.

**Etymology:** dedicated to honor our friend Daniel Dupont, a French entomologist and collector, who provided many interesting butterfly samples for study from South America, including the type series of this species. The name *duponti* is a Latinized masculine noun in the genitive case.

**Hostplant:** unknown.

**Habitat and behavior:** we did not observe this species in the field. All the specimens we could examine are from Caranavi, Bolivia. They were included in a mixed sample of papered Satyrinae collected from that region. No information for elevation data was provided, but it is presumably up to 800m as most of the other species were collected within that range.

**Discussion:** the examination of male genitalia (4 males dissected) did not show significant interspecific differ-

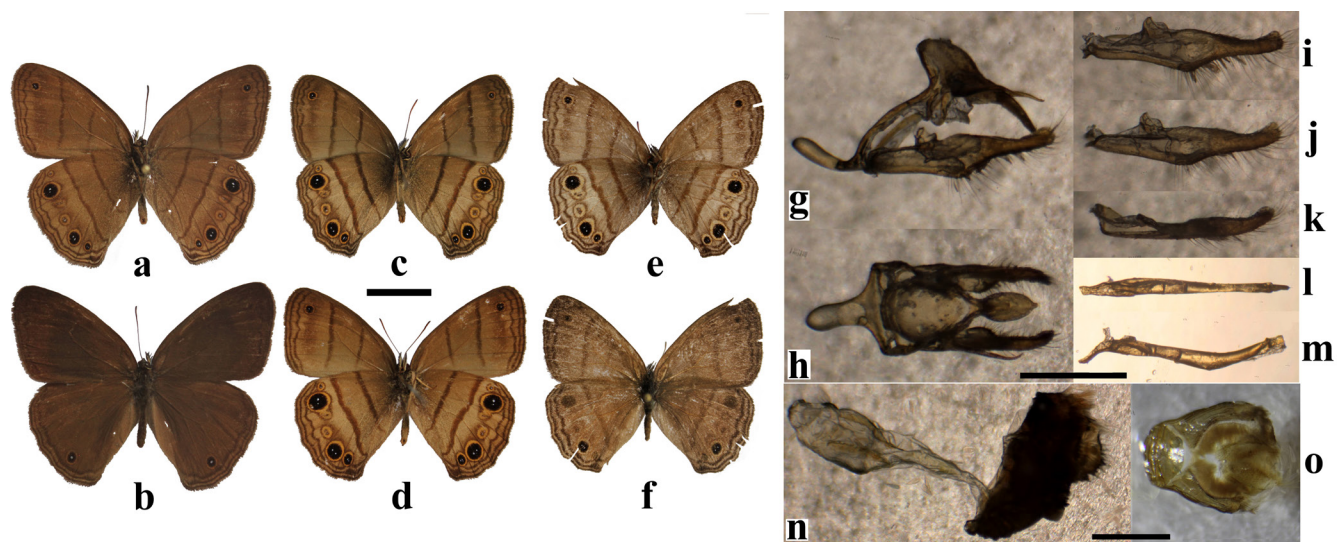
ences; as discussed before, male genitalia are very similar among different species in this genus and are not always diagnostic at specific level. Molecular analysis showed specimens of *M. duponti* sp. nov., and *M. mimula* comb. nov., to have the same nucleotide sequence in the DNA fragment analyzed; as discussed above, we think this is due to the lack of discriminating power of the method used here as it occurred with *M. modesta* comb. nov. and *M. remypignoux* sp. nov., and with *M. rodriguezii* sp. nov. and *M. bottoi* sp. nov. Given the differences in habitus and the distance separating the two species, we treat here *M. duponti* sp. nov., as a species in its own right. *M. duponti* sp. nov. and *M. mimula* comb. nov., are probably sister taxa inhabiting in two different biogeographical areas, the Andean foothill for the former and the Chaco and adjacent lowlands of Bolivia, Paraguay, Argentina and Brazil (and perhaps Uruguay) for the latter. Further collecting in Bolivia and a more comprehensive DNA comparative study could provide a better understanding of the relationships between these 2 taxa and other species of the "*alcinoe*-complex". Although similar in appearance to *M. duponti* sp. nov., '*Yphthimoides*' *grimon* shows different male genitalia characters that could be specific of a distinct species group.

*Koutalina* Vilorio & Muriene, gen. nov.

*Koutalina pamela* (Hayward, 1957), comb. nov.  
(Figs. 28a-28o)

**Type material:** not located. Hayward (1957) designated a male holotype (genitalia preparation No. MSS 26) that was deposited at the Instituto de Historia Natural "Sánchez Labrador" in San Miguel de Buenos Aires, Argentina (an ephemeral institution that lasted just a few years mainly due to the tragic death of its founder – Father Albino J. Bridarolli – in 1949). According to Williner (1938, 1950), SEA (1950) and Asúa (2019), the Bridarolli collection of the mentioned institute was kept in the Colegio Máximo de San José. Bachmann (2003) indicates that in 1983 the founders of the Instituto de Entomología de Salta (INESALT) in Rosario de Lerma, received a minimal part of that entomological collection. The other part (which is the largest) was first transferred to the Colegio del Salvador in Buenos Aires, where it was properly cared for, but finally donated and transferred to the Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN), on February 25, 2003. Some samples remain at the Colegio del Salvador for educational purposes (Bachmann 2003). Barbosa *et al.* (2018) also failed to locate in the MACN collection a type specimen of another Boliv-





**Figure 28.** *Koutalina pamela* comb. nov., imagos and genitalia. a. Male from Bolivia ventral; b. *idem* dorsal; c. Male from Peru ventral; d. Male from Bolivia ventral; e. Female from Peru ventral; f. *idem* dorsal; g. Male genitalia lateral view (one valva removed); h. *idem* dorsal view; i. Valva lateral inner view; j. *idem* lateral outer view; k. *idem* dorsal view; l. Aedeagus dorsal view; m. *idem* lateral view; n. Female genitalia lateral view; o. *idem* ventral view. (Scale imago: 1 cm; scale genitalia: 1 mm).

ian satyrine species described by Hayward, *Euptychia patricia*. Ellenrieder (2009) does not mention any type of Lepidoptera in the collections of the Museo de Ciencias Naturales de Salta.

**Material examined:** 15 males (4 dissected), 1 female (1 dissected): - BOLIVIA (9 males): La Paz: Caranavi 800-1500m, January 2013 6 males (MB-0057, MB-0058, MB-0059\*, MB-0060, MB-0061, MB-0062\*) [MB], Yungas de la Paz 1000m, 1913 2 males (MB-03, MB-04) [MNHN]; No precise location: 1902 1 male (MB-01) [MNHN].- PERU (6 males, 1 female): Cusco: Carretera Manu 1 male (MB-0063\*), Quincemil 26km Southwest 1580m, 28-30.VI.2019 2 males (MB-0347, MB-0348) [MB] and 1 female (MB-0346\*) [MB]; Junín: Mina Pichita 2100m, 12.IX.2001 2 males (MB-0064, MB-0065\*) [MB]; Pasco: Huacabamba, Cerro del Pasco, 1913 1 male (MB-02) [MNHN].

**Redescription:** Male (Figs. 28a-28d): FWL: 19-23 mm, average 20.7 mm (15 specimens). DFW: ground color dark-brown; large darker and rectangular androconial patch in the middle of the forewing (Figs. 29a-29d). VFW: ground color brown lighter than DFW, discreetly coppered; submedian and median lines slightly irregular, thin, dark-brown, median line running outside between Cu2 and 2A; submarginal area with a small black ocellus in the apex in M1-M2, circled by a yellowish ring, with two tiny white pupils; submarginal line of same color, slightly thinner than median line, scalloped from radius to 2A, pointing distally in Rs to Cu2; marginal line thinner

and regular, parallel to outer margin. DHW: ground color same as DFW; marginal and submarginal lines observable through translucent wing; ocellus in Cu1-Cu2 black circled with yellowish ring, with two tiny white pupils in the center; marginal line broadened at tornus; areas between submarginal line and outer margin lighter. VHW: ground color same as VFW; submedian and median lines slightly irregular, of same width and color as on VFW, median line making a smooth curve before joining the anal margin at the origin of the submarginal line; submarginal line slightly thinner, of same color, scalloped, pointing distally from M1 to 2A, making a double sinuosity towards the base in M2-M3, and flat in Cu1-Cu2; marginal dark line thinner, parallel to outer margin, broadened at tornus; submarginal area with six ocelli, all with two tiny white pupils, circled by a yellowish ring and surrounded by a discreet dark brown area, one in each space between Rs to 2A, ocellus in M1-M2 bigger, rounded and black, touching M1 and M2, ocellus in Cu1-Cu2 similar, slightly smaller, ocelli in M2-M3 oval and M3-Cu1 rounded, both yellowish without black in the center, ocellus in Rs-M1 the smallest, anal ocellus in Cu2-2A black, same size as that one in M3-Cu1.

Female (Figs. 28e-28f): FWL: 20 mm (1 specimen). Similar to male but differs by much lighter upper and underside and by the absence of androconial patch on DFW.

Male genitalia (4 dissected) (Figs. 28g-28m): as in the generic description above.

Female genitalia (1 dissected) (Figs. 28n-28o): ventral sclerite of the 8th abdominal segment much broader than



in the representatives of *Modestia* **gen. nov.**, and *Malaveria* **gen. nov.** Papillae anales proportionally smaller than in *Malaveria* **gen. nov.**; bursa copulatrix with two distinctive signa, running parallel to each other throughout basal half of the corpus, but notably separated, perhaps twice as much as in the species of *Malaveria* **gen. nov.**, ductus as long as the corpus bursae.

**Variation** (Figs. 28a-28d): the 16 specimens (15 males and 1 female) from Bolivia and Peru showed variation in the average size, specimens from Peru being smaller with a more rounded wing shape: average FWL 21.2 mm from Bolivia (9 specimens), 19.8 mm from Peru (6 specimens). In general specimens from Peru seem to have a more greyish underside and ocelli, median and submedian band wider on VHW than specimens from Bolivia (see discussion). Only 1 female was examined and it is from Peru. On DHW, ocellus in Cu1-Cu2 appears with two distinct pupils or with a single fused wider pupil in the same fashion as it has been discussed above for species belonging in *Modestia* **gen. nov.**, and *Malaveria* **gen. nov.** The tiny ocellus in Cu2-2A is present in half of the specimens (none from Caranavi).

**Diagnosis:** *Koutalina pamela* **comb. nov.**, is easily differentiated from all other genera currently included in the Euptychiina by the presence of 6 ocelli on VHW, all bipupillate and a large androconial patch (Figs. 29a-29d) on DFW in males.

**Hostplant:** unknown.

**Habitat and behavior:** Á. L. Viloría observed and collected *K. pamela* **comb. nov.**, in the locality of Mina Pichita (2,100m), Junín, Peru. This butterfly was found flying fast and erratically in slightly disturbed, dry, low cloud forest. Short periods of the butterfly resting on the leaves of the shrubs at clearings under sunshine allowed their

capture, but in general, individuals escaped by skipping and fast flying upwards. All the specimens we examined are from the eastern slopes of the Andes from las yungas (Bolivia) to Pasco (Central Peru). Records are from 800m to 2,100m.

**Discussion:** *E. pamela* was described by Hayward in 1957 apparently based on a single specimen from Chulumani, South Yungas, Bolivia. A meticulous description is given and the male genitalia are illustrated. Hayward mentions two ocelli on the DHW tornus (see Fig. 29a). We found this character to be inconstant, half of the specimens showing only the biggest ocellus in Cu1-Cu2. Although the androconial patches are not clearly mentioned, Hayward noticed that the ground color of the DFW was dark brown (almost black), and the distal third of the wing lighter. Hayward finished his description considering *E. pamela* to be close to *E. phineus* Butler, 1867, a junior synonym of *Optimandes eugenia eugenia* (C. Felder & R. Felder, 1867), the type species of the clearly different genus *Optimandes* Marín, Nakahara & Willmott, 2019 (in Willmott *et al.* 2019). *Optimandes eugenia* differs from it in many aspects: 1. a single pupil in all the ocelli of the VHW; 2. absence of androconial patch on DFW and 3. different morphology of their male genitalia. To date the holotype of *E. pamela* has not been found but it is probably preserved in a minor Argentinian collection (see above). Lamas (2004) treated *E. pamela* as a synonym of *N. alcinoe*, which it is clearly not. D'Abbrera represented two males or *K. pamela* **comb. nov.**, as "*Euptychia* sp.?" (p. 777) from Peru and Bolivia in the NHMUK, just between *E. phineus* and *E. mimas*, *E. alcinoe* and *E. benedicta*.

This species possesses very particular characters. They enabled us to erect and describe the new genus *Koutalina* **gen. nov.**, of which it is the only known representative.

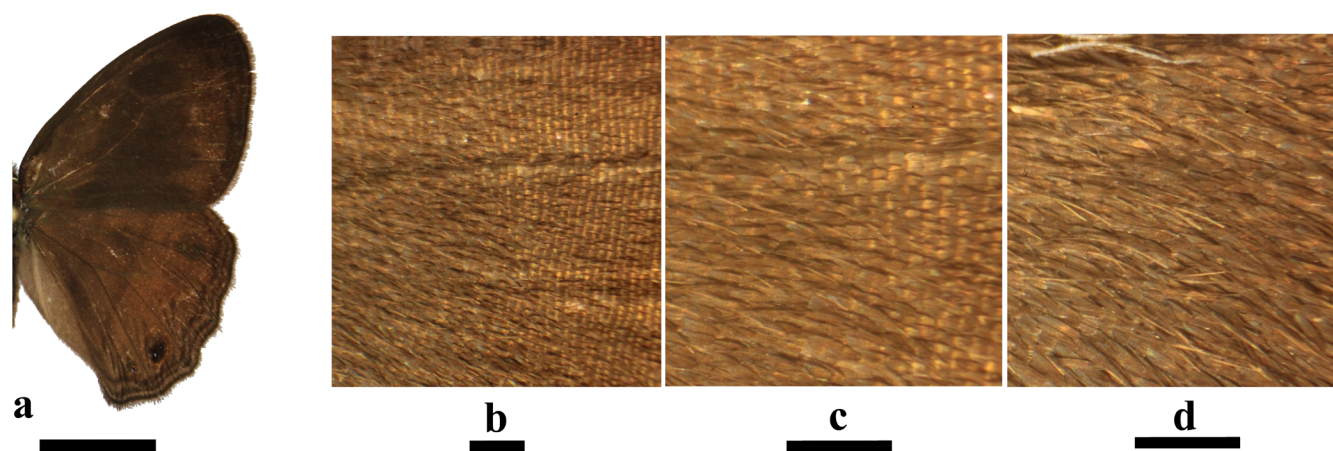


Figure 29. *Koutalina pamela* **comb. nov.** DFW androconial patch. a. Male dorsal; b-d. Details of DFW scaling. (Scale image: 1 cm; scale detail DFW: 1 mm).

The original description by Hayward (1957) mentions 4 characters particular to *K. pamela* **comb. nov.**: 1. presence of two ocelli in the tornus on DHW (it varies, some specimens have only one); 2. lighter area outside the median line on VHW; 3. wide VHW ocellus in M1-M2 linked with oval ocellus in M2-M3 which seems compressed by the former; 4. VHW ocellus in M3-Cu1 oval, with long axis parallel to external margin. These characters are present in two specimens from Bolivia (Fig. 28d) labelled “Yungas de la Paz, 1000m” collected in 1913. After a careful study of the original description and the original illustration of the male genitalia, we have no doubt Hayward based its description on a similar specimen, and the name “*pamela*” applies to the taxon represented here by one of these specimens. They come from a locality 60 km south of Caranavi, in the same region of Las Yungas. These two specimens seem to represent an intermediate habitus between the populations from Caranavi (Bolivia) and Peru. For the moment, we prefer treating them as the same taxon.

In general what we identified as *pamela* is represented by specimens that seem to show some variation in their habitus (see “Variation”), and schematically two different phenotypes can be distinguished. Five of the 6 males from Caranavi (Bolivia) showed (Figs. 28a-28b): 1. larger size; 2. homogenous light brown coloration on the underside; 3. relatively small ocelli on VHW; 4. thin median and post median lines on VHW. The specimens from south and central Peru differed as follows (Figs. 28c, 28e-28f): 1. smaller; 2. with a greyish VHW; 3. bigger ocelli on VHW and 4. wider median and submedian lines on VHW. Furthermore, none of the 6 specimens from Caranavi have an ocellus on DHW in Cu2-2A, whereas 5 of the 6 specimens from Peru do present it. We did not find differences in male genitalia (2 specimens from Caranavi and 2 from Peru dissected), nor in DNA analysis (4 specimens from Caranavi and 3 specimens from Peru). Two specimens from the Yungas (Fig. 28d.), 1 from Caranavi (Bolivia), and 2 others from Cusco and Pasco (Peru), had intermediate habitus.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

We want to thank Daniel Dupont (France), Christophe Faynel (France), John MacDonald (USA), Gabriel Rodríguez (Colombia) and John Shuey (USA), who provided crucial study material from Bolivia, Peru, Colombia, Panama and Belize. We are very grateful to Indiana Cristóbal Ríos Málaver (Colombia), who kindly shared with us photos of specimens of the “*alcinoe* group” from his collection; to Thamara Zacca (Brazil), for the inter-

esting exchanges on the subject, the realization of most of the female genitalia dissections and for allowing us to edit wing venation of *Emeryus argulus* and *Paryphthimoides poltys*; to Blanca Huertas (England), for allowing us to illustrate the type specimens hosted in the NHMUK; Rodolphe Rougerie (France), who kindly allowed us to study the specimens under his care at the MNHN; David Trembath (England) for sharing with us pictures of its *M. alcinoe* specimens from Venezuela; Christian Brévignon (French Guiana) for sharing with us information about *M. modesta* **comb. nov.** and *M. remypignoux* **sp. nov.**; Patrick Botto (France) who collected the holotype of *M. bottoi* **sp. nov.**; and to Raúl Aldaz (Ecuador) for having collected several specimens of *M. ballofi* **sp. nov.** We also extend our deep gratitude to our friends and colleagues Andrew Neild (England), who critically read this paper and greatly improved the quality of the English, the coherence of its content and its general scientific quality, and Mauro Costa (Venezuela) for his accurate review and constructive comments. Yves Cluenot (France) from CEBA laboratory in Toulouse, was of great help in managing all the DNA samples. M. Benmesbah thanks John Kotchalka and Carlos Aguilar Julio (Paraguay) for their assistance and help during his field study in Paraguay in 2015. Á. L. Viloria thanks Gerardo Lamas (Peru) and Héctor Suárez (Venezuela) for his valuable friendship and cooperation during a field trip to the selva central in Peru (2001), the latter is also recognized by his photographic work, permanent innovation at digital processing and dedication to image production at IVIC. We are indebted to Tito R. Barros, Gilson Rivas, Neva Mora and especially María Eugenia Andara (Venezuela) for their valuable technical assistance, patience in reviewing and editing the contents of our texts and figures, and for their enduring enthusiasm and professionalism.

#### REFERENCES

- Albert, R., W. Huber, H. W. Krenn, L. Maurer, V. Pemmer, A. Weissenhofer & M. Wiemers. 2010. *Butterflies of the Golfo Dulce Region, Costa Rica. Corcovado National Park. Piedras Blancas National Park. “Regenwald der Österreicher”*. Wien: Verein zur Förderung der Tropenstation La Gamba, 76 pp.
- Andrade, M. G., Á. L. Viloria, E. Henao-Bañol & J.-F. Le Crom. 2019. Generic reassignments of satyrine butterflies from Colombia and Venezuela (Lepidoptera: Nymphalidae). *Anartia, Publicación del Museo de Biología de La Universidad del Zulia* 28: 26–46.
- Asúa, M. de. 2019. El Máximo y lo mínimo. La tradición de entomología jesuítica en la Argentina (Siglo XX). pp. 527–547. In: Troisi Meleán, J. C. & M. Amantino (comps.). *Jesuitas en las Américas. Presencia en el tiempo*. La Plata: TeseoPress.

- Bachmann, A. O. 2003. Donación de una importante colección entomológica. *El Carnotaurus. Boletín del Museo Argentino de Ciencias "Bernardino Rivadavia"* 4(2): 4–5.
- Barbosa, E. de P., R. R. Siewert, O. H. H. Mielke, G. Lamas, K. R. Willmott & A. V. L. Freitas. 2018. Redescription of *Ypthimoides patricia* (Hayward, 1957), with taxonomic notes on the names *Euptychia saltuensis* Hayward, 1962 and *Ypthimoides manasses* (C. Felder & R. Felder, 1867) (Nymphalidae: Satyrinae). *Zootaxa*, 4422(4): 537–557.
- Beccaloni, G. W., Á. L. Viloría, S. K. Hall & G. S. Robinson. 2008. *Catalogue of the hostplants of the Neotropical butterflies. Catálogo de las plantas huésped de las mariposas neotropicales*. m3m: Monografías 3er Milenio, volumen 8. Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA)/ Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES)/ Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED) / Natural History Museum, London (NHM) / Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), 536 pp.
- Benmesbah, M., M. Costa, S. Attal, Á. L. Viloría & J. Muriene. 2019. Descripción de una nueva especie del género *Doxocopa* Hübner, 1819, del Chocó ecuatoriano (Lepidoptera Nymphalidae Apaturinae). *Antenor* 6(1): 19–28.
- Benmesbah, M., T. Zacca, M. M. Casagrande, O. H. H. Mielke, G. Lamas & K. R. Willmott. 2018. Taxonomic notes on *Papilio ocyete* Fabricius, 1776 and *Papilio helle* Cramer, 1779 with description of two new similar species from South America (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Zootaxa* 4425(1): 115–145.
- Brévignon, C. 2005. Description de nouveau Satyrinae provenant de Guyane française (Lepidoptera, Nymphalidae). *Lambillionea* 105(3)(1): 393–404.
- Brévignon, C. 2008. Inventaire des Satyrinae de Guyane française (Lepidoptera: Nymphalidae). pp. 62–94, 7 pls. In: Lacomme, D. & 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.
- Brévignon, C., T. Rosant, G. Lamas, S. Tyler & K. R. Willmott. 2019. Description d'une nouvelle espèce d'Euptychiina du genre *Chloreuptychia* (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 124(2): 127–138.
- Brown, K. S., Jr. & O. H. H. Mielke. 1967. Lepidoptera of the Central Brazil Plateau. I. Preliminary list of Rhopalocera: Introduction, Nymphalidae, Libytheidae. *Journal of the Lepidopterists' Society* 21(2): 77–106.
- 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. + [i], 5 pls.
- 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.
- Capronnier, J. B. 1874. Notice sur les époques d'apparition des lépidoptères diurnes du Brésil recueillis par M. C. Van Volxem, dans son voyage en 1872. *Annales de la Société Entomologique de Belgique* 17(1): 5–39, pl. 1.
- Casquet, J., C. Thebaud. & R. G. Gillespie. 2012. Chelex without boiling, a rapid and easy technique to obtain stable amplifiable DNA from small amounts of ethanol-stored spiders. *Molecular Ecology Resources* 12: 136–141.
- 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.
- Clarke, L. J., J. Soubrier, L. S. Weyrich & A. Cooper. 2014. Environmental metabarcodes for insects: *in silico* PCR reveals potential for taxonomic bias. *Molecular Ecology Resources* 14: 1160–1170.
- 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. Viloría, S. Attal, P. Blandin, A. F. E. Neild & M. Benmesbah. 2020. Lepidoptera del Pantepui. Parte IX. Nuevos Nymphalidae (Satyrinae) y Riordinidae (Riordininae). *Antenor* 7(1): 19–41.
- Costa, M., Á. L. Viloría, S. Attal, A. F. E. Neild, S. Fratello & M. Benmesbah. 2019. Lepidoptera del Pantepui. Parte VIII. Nuevos Nymphalidae (Charaxinae y Satyrinae) y Riordinidae (Riordininae). *Anartia, Publicación del Museo de Biología de La Universidad del Zulia* 29: 20–48.
- Costa, M., Á. L. Viloría, 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.
- Cramer, P. 1775–1780. *De uitlandische Kapellen voorkomende in de drie Waereld-Deelen Asia, Africa en America. Papillons exotiques des trois parties du monde l'Asie, l'Afrique et l'Amérique*. Amsterdam / Utrecht: S. J. Baalde / Barthelemy Wild and J. Van Schoonhoven & Comp., 1(1/8): i–xxx, 1–16, 1–155, pls. 1–96; 2(9/16): 1–151, pls. 97–192; 3(17/24): 1–176, pls. 193–288; 4(25/26): 1–28, pls. 289–304.
- D'Ábrera, B. 1988. *Butterflies of the Neotropical Region. Part V. Nymphalidae (Conc.) & Satyridae*. Victoria, Black Rock: Hill House, [viii] + pp. 679–877.
- Darriba, D., D. Posada, A. M. Kozlov, A. Stamatakis, B. Morel & T. Flouri. 2020. ModelTest-NG: A new and scalable tool for the selection of DNA and protein evolutionary models. *Molecular Biology and Evolution* 37: 291–294.



- DeVries, P.J. 1986. Hostplant records and natural history notes on Costa Rican butterflies (Papilionidae, Pieridae & Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera* 24(4): 290–333.
- DeVries, P.J. 1987. *The butterflies of Costa Rica and their natural history. Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae*. Princeton, NJ: Princeton University Press, xxii + 327 pp. + [i], 50 pls.
- Edgar, R. C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32: 1792–1797.
- Ellenrieder, N. von. 2009. Type specimens of Insecta housed at the Museo de Ciencias Naturales de Salta, Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 68(3-4): 253–262.
- Espeland, M., J. W. Breinholt, E. de P. Barbosa, M. M. Casagrande, B. Huertas, G. Lamas, M. A. Marín, O. H. H. Mielke, J. Y. Miller, S. Nakahara, D. Tan, A. D. Warren, T. Zacca, A. Kawahara, A. V. L. Freitas & K. R. Willmott. 2019. Four hundred shades of brown: Higher level phylogeny of the problematic Euptychiina (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae) based on hybrid enrichment data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 131: 116–124.
- Fabricius, J. C. 1775. *Systema entomologiae, sistens insectorum classes, ordines, genera, species, adiectis synonymis, locis, descriptionibus, observationibus*. Flensburgi et Lipsiae: Korte, [iv] + [xii] + [xvi] + 832 pp.
- 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 Willerstorff-Urbair. Zoologischer Theil. Zweiter Band. Zweite Abtheilung: Lepidoptera*. Wien: Carl Gerold's Sohn, (3): [2] + pp. 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.
- Fratello, S. A. 2007. *Eurytides* and other Costa Rican Osa Peninsula surprises (Lepidoptera: Papilionoidea). *Tropical Lepidoptera* 17(1-2): 1–5.
- Freitas, A. V. L., E. de P. Barbosa, T. Zacca, M. A. Marín, M. V. Beirão, A. R. M. Silva, M. M. Casagrande, M. Espeland & K. R. Willmott. 2018. Before it is too late: description of a new genus and species of butterfly from a highly threatened Brazilian biome. *Revista Brasileira de Entomologia*, 62: 148–158.
- Freitas, A. V. L., L. L. Mota, T. Zacca & E. de P. Barbosa. 2019. Description of a new and highly distinctive genus and species of Euptychiina (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) from the Brazilian southern Amazon. *Revista Brasileira de Entomologia* 63(3): 254–261.
- 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*. Mc Allen, TX, USA: RiCalé Publishing. x + 304 pp.
- Godart, J. B. [1824]. [Papillons]. pp. 329–706, 708–711, 794–828. In: Latreille, P. A. & J. B. Godart, *Encyclopédie Méthodique. Histoire naturelle. Entomologie, ou Histoire Naturelle des Crustacés, des Arachnides et des Insectes*, 9(2). Paris: Veuve Agasse.
- Godman, F. du C. 1905. Descriptions of some new species of Satyridae from South America. *Transactions of the Entomological Society of London* 1905(1): 185–190, pl. 10.
- Godman F. du C. & O. Salvin. 1881. *Biologia Centrali-Americana. Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera*. London: Dulau & Co., Bernard Quaritch, 1(9): 89–168, pls. 9–18.
- Hall, A. 1939. Catalogue of the Lepidoptera Rhopalocera (butterflies) of British Guiana. *Agricultural Journal of British Guiana* 10(1): 25–41, pl. 8, (2): 96–104, (3): 146–169, (4): 215–252.
- Hayward, K. J. 1954. Tres satíridos nuevos (Lep. Satyridae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 17(1/2): 15–18.
- Hayward, K. J. 1957. Nuevas Euptychia de Bolivia (Lepidoptera Satyridae). *Revista Chilena de Entomología* 5: 107–121.
- Henao-Bañol, E. R. 2019. Dos nuevas especies de mariposas (Nymphalidae: Satyrinae) de la región amazónica colombiana. *Boletín Científico. Museo de Historia Natural. Universidad de Caldas* 23(2): 193–207.
- Henao-Bañol, E. R. & L. H. Meneses. [2018]. Una nueva especie de *Pharneuptychia* Forster, 1964 del Área Natural Única Los Estoraques –Norte de Santander, Colombia– (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Boletín Científico. Museo de Historia Natural. Universidad de Caldas* 21(2): 173–183.
- 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.
- Jukes, T. H. & C. R. Cantor. 1969. Evolution of protein molecules. pp. 21–132. In: Munro, H. N. (ed.): *Mammalian protein metabolism*. New York: Academic Press.
- Kirby, W. F. 1871. *A synonymic catalogue of diurnal Lepidoptera*. London: John van Voorst, vii + 690 pp.
- Klots, A. B. 1970. Lepidoptera. pp. 115–130. In: Tuxen, S. L. (ed.): *Taxonomist's glossary of genitalia in insects*. 2<sup>nd</sup> ed. Copenhagen: Munksgaard.
- Kocher, A., J.-C. Gantier, P. Gaborit, L. Zinger, H. Holota, S. Valière, I. Dusfour, R. Girod, A.-L. Bañuls & J. Murienne. 2017a. Vector soup: high-throughput identification of Neotropical phlebotomine sand flies using metabarcoding. *Molecular Ecology Resources* 17: 172–182.
- Kocher, A., B. de Thoisy, F. Catzeflis, S. Valière, A.-L. Bañuls & J. Murienne. 2017b. iDNA screening: disease vectors as vertebrate samplers. *Molecular Ecology* 26: 6478–6486.
- Kristensen, N. P. 2003. Reproductive organs. pp. 427–447. In: Kristensen, N. P. (ed.): *Lepidoptera, moths and butterflies. Volume 2: Morphology, physiology, and development. Handbuch der Zoologie* 4(36). Berlin – New York: Walter de Gruyter.
- 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.
- Linnaeus, C. 1767. *Systema naturae. Editio duodecima reformata*. Holmiae: Laurentius Salvius, 1(2): [ii] + 533–1328 + [36] pp.

- Maes, J.-M. 1995. Fauna entomológica de la Reserva Natural Bosawas, Nicaragua. II. *Cissia*: cuatro nuevos reportes para la fauna de Nicaragua (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Revista Nicaragüense de Entomología* 34: 25–28.
- Marín, M. A. & S. I. Uribe. 2009. Actualización sobre Euptychiina (Lepidoptera: Satyrinae) representadas en la colección del Museo Entomológico Francisco Luis Gallego. *Boletín del Museo Entomológico Francisco Luis Gallego* 1(2): 22–32.
- Matamoros, Y. & U. Seal (eds.). 1994. *Taller de evaluación de conservación y plan de manejo para las especies endémicas de Costa Rica. Costa Rica CAMP Report*. San José: IUCN/SSC/CBSG – Grupo Especialistas en Reproducción y Conservación, 272 pp.
- Matos-Maraví, P. F., N. Wahlberg, A. Antonelli & C. M. Penz. 2019. Species limits in butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae): reconciling classical taxonomy with the multispecies coalescent. *Systematic Entomology* 44(4): 745–756.
- Möschler, H. B. 1883. Beiträge zur Schmetterlings-Fauna von Surinam. V. (Supplement). *Verhandlungen der Kaiserlich-königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* 32(2): 303–362, pls. 17–18.
- Nakahara, S., E. P. Barbosa & A. V. L. Freitas. 2017. A potentially endangered new species of *Euptychia* Hübner, 1818 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) from the Atlantic coastal forest of Brazil. *Neotropical Entomology* 46(3): 302–309.
- Nakahara, S. & R. Gallardo. 2019. Scientific note: reinstatement of *Euptychia sericeella* Bates, 1865: *Amiga sericeella*, stat. rev., with corrigenda to Nakahara *et al.* (2019) (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Tropical Lepidoptera Research* 29(2): 111–114.
- Nakahara, S., K. Kleckner, G. Lamas, B. Huertas & K. R. Willmott. 2020. A contribution towards the systematics of *Magneuptychia* Forster, 1964: *Caeruleuptychia francisca* (Butler, 1870), n. comb. (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Tijdschrift voor Entomologie* 163: 1–11.
- Nakahara, S., G. Lamas, S. Tyler, M. A. Marín, K. R. Willmott, B. Huertas, O. H. H. Mielke & M. Espeland. 2019a. A revision of the new genus *Amiga* Nakahara, Willmott & Espeland, gen. n., described for *Papilio arnaca* Fabricius, 1776 (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae). *Zookeys* 821: 85–152.
- Nakahara, S., M. A. Marín & C. Ríos-Málaver. 2015. Taxonomic status and redescription of *Magneuptychia nebulosa* (Butler, 1867) (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae) with a lectotype designation. *Zookeys* 503: 135–147.
- Nakahara, S., P. Matos-Maraví, E. de P. Barbosa, K. R. Willmott, G. Lamas & A. V. L. Freitas. 2019c. Two new species of *Taygetina* with a possible case of ‘juxta loss’ in butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Insect Systematics and Diversity* 3(6): 9, 1–13.
- Nakahara, S., K. R. Willmott, O. H. H. Mielke, J. Schwartz, T. Zacca, M. Espeland & G. Lamas. 2018b. Seven new taxa from the butterfly subtribe Euptychiina (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) with revisional notes on *Harjesia* Forster, 1964 and *Pseudeuptychia* Forster, 1964. *Insecta Mundi* 0639: 1–38.
- Nakahara, S., T. Zacca, F. M. S. Dias, D. R. Dolibaina, L. Xiao, M. Espeland, M. M. Casagrande, O. H. H. Mielke, G. Lamas, B. Huertas, K. Kleckner & K. R. Willmott. 2019b. Revision of the poorly known Neotropical butterfly genus *Zischkaia* Forster, 1964 (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae), with descriptions of nine new species. *European Journal of Taxonomy* 551: 1–67.
- Nakahara, S., T. Zacca, B. Huertas, A. F. E. Neild, J. P. W. Hall, G. Lamas, L. A. Holian, M. Espeland & K. R. Willmott. 2018a. Remarkable sexual dimorphism, rarity and cryptic species: a revision of the ‘*aegrota* species group’ of the Neotropical butterfly genus *Caeruleuptychia* Forster, 1964 with the description of three new species (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae). *Insect Systematics and Evolution* 49(2): 130–182.
- Neild, A. F. E. 1996. *The Butterflies of Venezuela. Part 1. Nymphalidae I (Limenitidinae, Apaturinae, Charaxinae). A comprehensive guide to the identification of adult Nymphalidae, Papilionidae, and Pieridae*. Greenwich, London: Meridian Publications, 144 pp., 32 pls.
- Núñez Miño, J. 2004. Invertebrate diversity, abundance and ecology. 1. Butterfly Team end of season report 2004. Part A. pp. 24–32. In: Operation Wallacea (ed.): *Final Report of Operation Wallacea El Paraiso forest projects*. Honduras: Operation Wallacea.
- Orellana, A. M., J. M. González & Á. L. Vilorio. 2019. Adiciones, rectificaciones y actualizaciones a “Mariposas de Venezuela” por Théophile Raymond. VI Satyrinae (Insecta: Lepidoptera: Nymphalidae). *Anartia, Publicación del Museo de Biología de La Universidad del Zulia* 29: 54–67.
- Pelz, V. 1997. Life history of *Pedaliodes parepa* from Ecuador (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Tropical Lepidoptera* 8(1): 41–45.
- Peña, C. & G. Lamas. 2005. Revision of the butterfly genus *Forsterinaria* Gray, 1973 (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyridae). *Revista Peruana de Biología* 12(1): 5–48.
- Prittwitz, O. von. 1865. Beitrag zur Fauna des Corcovado. *Stettiner Entomologische Zeitung* 26(4/5): 123–143; (10/12): 307–325.
- Pyrzc, T. W., J. A. Cerdeña & K. Florczyk. 2019b. Two remarkable new species of *Argyrophorus* Blanchard from the Peruvian high Andes (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae). *Zootaxa* 4656(2): 375–383.
- Pyrzc, T. W., A. V. L. Freitas, P. Boyer, F. M. S. Dias, D. R. Dolibaina, E. de P. Barbosa, L. de M. Magaldi, O. H. H. Mielke, M. M. Casagrande & J. Lorenc-Brudecka. 2018a. Uncovered diversity of a predominantly Andean butterfly clade in the Brazilian Atlantic Forest: a revision of the genus *Praepedaliodes* Forster (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae, Satyrini). *Neotropical Entomology* 47(2): 211–255.
- Pyrzc, T. W., J. Lorenc-Brudecka, P. Boyer & A. Zubek. 2018b. Subspecies-level systematics and affinities of *Cheimas* Thieme – an endemic genus of the subparamo of the Venezuelan Cordillera de Mérida (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). *Zootaxa* 4422(2): 219–243.

- Pyrz, T. W., J. Lorenc-Brudecka, A. Zubek, C. H. Prieto, P. Boyer, K. Florczyk, B. Waclawik & D. Lachowska-Cierlik. 2019a. Considerations on the taxonomy of the genus *Arhuaco* Adams and Bernard 1977, and its relationships with the genus *Pronophila* Doubleday [1849] (Nymphalidae, Satyrinae). *Neotropical Entomology* 48(2): 302–313.
- Pyrz, T. W. & E. O. Núñez. 2018. Una nueva subespecie de *Lymanopoda ferruginosa* A. Butler, 1868 del noroeste de Argentina (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Historia Natural* (Buenos Aires) (3)8(1): 87–93.
- Pyrz, T. W., C. H. Prieto, P. Boyer & J. Lorenc-Brudecka. 2018c. Discovery of a remarkable new species of *Lymanopoda* (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) and considerations of its phylogenetic position: an integrative taxonomic approach. *European Journal of Entomology* 115: 387–399.
- Pyrz, T. W., A. Zubek, P. Boyer, I. Nakamura, B. Waclawik & K. Florczyk. 2020. Revisional notes on the cloud forest butterfly genus *Oxeoschistus* Butler in Central America (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Neotropical Entomology* 49(3): 392–411.
- Ríos Málaver, I. C. 2019. Synonymy and homonymy in two butterfly species recently described from Colombia (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). *Anartia. Publicación del Museo de Biología de La Universidad del Zulia* 29: 49–53.
- SEA [Sociedad Entomológica Argentina]. 1950. Necrología. R. P. Albino J. Bridarolli, S. J. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 14(5): 329–330.
- Sambhu, H. & A. Nankishore. 2018. Butterflies (Lepidoptera) of Guyana: a compilation of records. *Zootaxa* 4371: 1–187.
- See, J., S. Nakahara & G. Gallice. 2018. Immature stages of *Splendeuptychia quadrina* (Butler, 1869) (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Tropical Lepidoptera Research* 28(2): 49–53.
- Singer, M. C. & P. R. Ehrlich. 1993. Host specialization of satyrine butterflies, and their responses to habitat fragmentation in Trinidad. *Journal of Research on the Lepidoptera* 30(3/4): 248–256.
- 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.
- Talaga, S., C. Leroy, A. Guidez, I. Dusfour, R. Girod, A. Dejean & J. Murienne. 2017. DNA reference libraries of French Guianese mosquitoes for barcoding and metabarcoding. *PloS one* 12: e0176993.
- Vane-Wright, R. I. 1991. A portrait of Clarence Buckley, zoologist. Collector of South American butterflies, mammals and birds, 1868-1878. *The Linnean* 7(3): 30–33.
- Viloria, Á. L. & A. Luis Martínez. 2019. *Llorenteana*, a new butterfly genus from the American continent (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Dugesiana* (Guadalajara) 26(2): 167–172.
- Weymer, G. 1910-1912. 4. Familie: Satyridae. In: Seitz, A. (ed.): *Die Gross-Schmetterlinge der Erde*. Stuttgart: A. Kernen. 5: 173–283, pls. 42–60.
- Wiemers, M. & K. Fiedler. 2008. Butterfly diversity of the Piedras Blancas National Park and its vicinity – a preliminary assessment (Lepidoptera: Papilionoidea & Hesperioidea). *Stapfia* 88: 277–294.
- Williner, G. J. S. J. 1938. La colección entomológica del Colegio Máximo San José. *Estudios* 59(322): 355–360.
- Williner, G. J. S. J. 1950. El P. Dr. Albino J. Bridarolli ante la entomología. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 14(5): 253–262.
- Willmott, K. R. 2003. *The genus Adelpha: Its systematics, biology and biogeography (Lepidoptera: Nymphalidae: Limenitidini)*. Gainesville: Scientific Publishers, viii + 322 pp., 15 pls.
- Willmott, K. R. & J. P. W. Hall. 1995. Two new species of satyrines from Ecuador (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Tropical Lepidoptera* 6(2): 103–105.
- Willmott, K. R., G. Lamas, J. T. Radford, M. A. Marín, S. Nakahara, M. Espeland, L. Xiao & J. P. W. Hall. 2018. A distinctive new species of cloud forest Euptychiina (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) from Ecuador and Peru. *Tropical Lepidoptera Research* 28(1): 39–45.
- Willmott, K. R., M. A. Marín, S. Nakahara, T. Pomerantz, G. Lamas, B. Huertas, M. Espeland, L. Xiao, J. P. W. Hall, J. I. Robinson Willmott & A. V. L. Freitas. 2019. A revision of the new Andean butterfly genus *Optimandes* Marín, Nakahara & Willmott, n. gen., with the description of a new species. *Tropical Lepidoptera Research* 29(1): 29–44.
- Zacca, T., M. M. Casagrande, O. H. H. Mielke, B. Huertas, E. de P. Barbosa, A. V. L. Freitas, L. M. Magaldi, M. Espeland, S. Nakahara & K. R. Willmott. 2018. Systematics of the butterfly genus *Cissia* Doubleday, 1848 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) using an integrative approach. *Arthropod Systematics & Phylogeny* 76(2): 349–376.
- Zacca, T., M. M. Casagrande, O. H. H. Mielke, B. Huertas, E. de P. Barbosa, A. V. L. Freitas, G. Lamas, M. Espeland, C. Brévignon, S. Nakahara, M. F. Checa & K. R. Willmott. 2020c. Systematics of the Neotropical butterfly genus *Paryphthimoides* Forster, 1964 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae), with descriptions of seven new taxa. *Insect Systematics and Evolution* 51(6). <https://doi.org/10.1163/1876312X-00001027>
- Zacca, T., M. M. Casagrande, O. H. H. Mielke, B. Huertas, E. de P. Barbosa, A. V. L. Freitas & K. R. Willmott. 2020a. Description of *Emeryus* Zacca, Mielke & Casagrande gen. nov. (Lepidoptera: Nymphalidae) to accommodate three species formerly placed in *Paryphthimoides* Forster, 1964. *Austral Entomology* 59: 505–523.
- Zacca, T., M. M. Casagrande, O. H. H. Mielke, B. Huertas, M. Espeland, A. V. L. Freitas, K. R. Willmott, S. Nakahara & G. Lamas. 2020b. Revalidation of *Vareuptychia* Forster, 1964, description of *Vanima* gen. nov., and notes on *Euptychia cleophes* Godman & Salvin, 1889 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Zootaxa* 4858(1): 1–34.
- Zacca, T., M. Paluch, R. R. Siewert, A. V. L. Freitas, E. de P. Barbosa, O. H. H. Mielke & M. M. Casagrande. 2017. Revision of *Godartiana* Forster (Lepidoptera: Nymphalidae), with the description of a new species from northeastern Brazil. *Austral Entomology* 56(2): 169–190.



APPENDIX.

DATA OF SPECIMENS ILLUSTRATED

Figure 3:

- 3a. *Modestia modesta* **comb. nov.**, male: French Guiana, Saül, 12.IX.2013 (MB-0021) (MB).
- 3b-3c. *Modestia modesta* **comb. nov.**, male: French Guiana, Saül, 12.IX.2013 (MB-0020) (MB).
- 3d. *Modestia modesta* **comb. nov.**, male: French Guiana, Saül, 30.IX.2012 (MB-0022) (MB).
- 3e. *Malaveria nebulosa* **comb. nov.**, male: Venezuela, Miranda, El Jarillo, Guaicaipuro, Quebrada Honda 1300m, 23.VII.2013 (MB-0002) (MB).
- 3f-3h. *Malaveria nebulosa* **comb. nov.**, male: Venezuela, Miranda, El Jarillo, Guaicaipuro, Quebrada Honda 1300m, 23.VII.2013 (MB-0006) (MB).
- 3i., 3l. *Koutalina pamela* **comb. nov.**, male: Bolivia, La Paz, Caranavi 800-1500m, I.2013 (MB-0059) (MB).
- 3j-3k. *Koutalina pamela* **comb. nov.**, male: Bolivia, La Paz, Caranavi 800-1500m, I.2013 (MB-0060) (MB).

Figure 4:

- 4b. *Malaveria nebulosa* **comb. nov.**, male: Venezuela, Miranda, El Jarillo, Guaicaipuro, Quebrada Honda 1300m, 23.VII.2013 (MB-0002) (MB).
- 4c. *Malaveria mimas* **comb. nov.**, male: Bolivia, La Paz, Caranavi (MB-0013) (MB).
- 4d. *Malaveria alcinoe* **comb. nov.**, male: Venezuela, Lara, Parque Nacional Yacambú, 13km South Sanare, 15-21.I.1979 (MB-0008) (IVIC).
- 4e. *Malaveria ballofi* **sp. nov.**, male: Ecuador, Pichincha, Nanegalito, 16.X.2015 (MB-0071) (MB).
- 4f. *Malaveria rodriguezi* **sp. nov.**, male: Colombia, Antioquia, Frontino 1900m, 22.IV.2000 (MB-0253) (MB).
- 4g. *Malaveria mimula* **comb. nov.**, male: Paraguay, Cordillera, Compañía Naranjo, Barrio San José, 03.IX.2014 (MB-0349) (MB).
- 4h. *Malaveria duponti* **sp. nov.**, male: Bolivia, Caranavi (MB-0145) (MB).

Figure 5:

- 5a. *Magneptychia libye* male: Venezuela, Cordillera de la Costa, wing prep. ALV0004-14 (ALV).
- 5b-5c. *Magneptychia libye* male: French Guiana.
- 5d. based on *Emeryus argulus* male venation in Zacca *et al.* (2020, Fig. 3a).
- 5e-5f. *Emeryus argulus magnum* Zacca, Casagrande & Mielke, 2020, male: French Guiana,

- 5g. based on *Paryphthimoides poltys* male venation in Zacca *et al.* (2020, Fig. 68).
- 5h-5i. *Paryphthimoides poltys* female: Paraguay,
- 5j. based on *Cissia penelope* male venation in Zacca *et al.* (2018, Fig. 3A).
- 5k-5l. *Cissia penelope* male: French Guiana, Saül, Boeufmort, 03.IX.2011 (MB-0021) (MB).

Figure 6:

- 6a. *Modestia modesta* **comb. nov.**, male: French Guiana, Papaichton, 23.VII.2012 (MB-0023) (MB).
- 6b. *Malaveria ballofi* **sp. nov.**, male: Ecuador, Pichincha, Nanegalito, 2016 (MB-0070) (MB).
- 6c. *Malaveria ballofi* **sp. nov.**, male: Ecuador, Pichincha, Nanegalito, 2016 (MB-0076) (MB).
- 6d. *Malaveria ballofi* **sp. nov.**, male: Ecuador, Pichincha, Nanegalito, 2016 (MB-0074) (MB).
- 6e. *Malaveria ballofi* **sp. nov.**, male: Ecuador, Pichincha, Nanegalito, 2016 (MB-0257) (MB).
- 6f. *Malaveria ballofi* **sp. nov.**, male: Ecuador, Pichincha, Nanegalito, 16.X.2015 (MB-0016) (MB).

Figure 7:

- 7a-b. *Malaveria mimas* **comb. nov.**, male: Peru, Cusco, Cusco, carretera Manu 800-2900m, October 2015 1 male (MB-0014) (MB).
- 7c-d. *Malaveria mimas* **comb. nov.**, male: Bolivia, La Paz, Caranavi (MB-0012) (MB).
- 7e-f. *Malaveria mimas* **comb. nov.**, male: Bolivia, La Paz, Caranavi (MB-0010) (MB).

Figure 8:

- 8a-b. *Malaveria nebulosa* **comb. nov.**, male: Venezuela, Miranda: El Jarillo, Guaicaipuro, Quebrada Honda 1700m, 05.VIII.2013 (MB-0004) (MB).
- 8c-d. *Malaveria nebulosa* **comb. nov.**, male: Venezuela, Miranda: El Jarillo, Guaicaipuro, Quebrada Honda 1200m, 26.VIII.2013 (MB-0007) (MB).
- 8e-f. *Malaveria nebulosa* **comb. nov.**, male: Venezuela, Miranda: El Jarillo, Guaicaipuro, Quebrada Honda 1700m, 23.VII.2013 (MB-0003) (MB).

Figure 9:

- 9a-b. *Modestia modesta* **comb. nov.**, male: French Guiana, Saül, 30.IX.2012 (MB-0022) (MB).
- 9c-d. *Modestia modesta* **comb. nov.**, male: French Guiana, Papaichton, 23.VII.2012 (MB-0023) (MB).
- 9e-f. *Modestia modesta* **comb. nov.**, female: French Guiana, Itoupé, 30.XI.2014 (MB-0030) (MB).

**Figure 10:**

- 10a. *Malaveria nebulosa* **comb. nov.**, male: Venezuela, Miranda, El Jarillo, Guaicaipuro, Quebrada Honda 1300m, 05.VIII.2013 (MB-0004) (MB).
- 10b. *Malaveria nebulosa* **comb. nov.**, male: Venezuela, Miranda: El Jarillo, Guaicaipuro, Quebrada Honda 1300m, 23.VII.2013 (MB-0006) (MB).
- 10c. *Malaveria rodriguezrisaralda* **ssp. nov.**, male: Colombia, Valle del Cauca, 1902 (MB-013) (MNHN).
- 10d. *Malaveria* sp. male: Colombia, Bogotá, Santa Fé de Bogotá 1850m (MB-014) (MNHN).
- 10e. *Modestia remypignoux* **sp. nov.**, Holotype male: French Guiana, Maripasoula, Antecume Pata, 13.III.2012 (MB-0039) (MB).
- 10f. *Modestia remypignoux shueyi* **ssp. nov.**, male: Panamá, Colón, Santa Rita 245m, 18.II.2014 (MB-0213) (MB).
- 10g. *Malaveria mimas* **comb. nov.**, male: Bolivia, La Paz: Caranavi (MB-0010) (MB).
- 10h. *Malaveria mimas* **comb. nov.**, male: Peru, Cusco, carretera Manu 800-2900m, October 2015 (MB-0014) (MB).
- 10i. *Malaveria ballofi* **sp. nov.**, Holotype male: Ecuador, Pichincha, Nanegalito, 2016 (MB-0072) (MB).
- 10j. *Malaveria ballofi* **sp. nov.**, male: Ecuador, Pichincha, Nanegalito, 2016 (MB-0073) (MB).
- 10k. *Malaveria duponti* **sp. nov.**, male: Bolivia, Caranavi (MB-0145) (MB).
- 10l. *Malaveria duponti* **sp. nov.**, male: Bolivia, Caranavi (MB-0146) (MB).

**Figure 11:**

- 11a. '*Magneuptychia*' *tricolor* male: Peru, Loreto, September 2013 (MB).
- 11b. '*Magneuptychia*' *tricolor* male: Peru, Loreto, September 2013 (MB).
- 11c. *Megisto cymela* male: USA, Ohio, Muskingum County, Zanesville, 03.VI.1978 (MB).
- 11d. *Modestia remypignoux* **sp. nov.**, female: French Guiana, Maripasoula, Antecume Pata, 13.III.2012 (MB-0050) (MB).
- 11e. *Magneuptychia libye* male: Tobago, January 2009 (MB).
- 11f. *Magneuptychia libye* female: French Guiana, Saint-Laurent-du-Maroni, 24.X.2011 (MB).
- 11g. *Euptychia marceli* male: French Guiana, Saül, 05.X.2011 (MB).
- 11h. *Modestia remypignoux* **sp. nov.**, female: French Guiana, Saint-Laurent-du-Maroni, 24.X.2011 (MB-0051) (MB).

**Figure 12:**

- 12a. Lectotype of *Euptychia modesta*: /Type H.T./Syn-type/♂/Type of Species./ Godman-Salvin Coll. 1904.-1./*Euptychia modesta*, Butl./♂ *Pará modesta* Butler type / Para, L. Amazons. H. W. Bates. / B. M. TYPE N°. Rh 3222 *Euptychia modesta*, ♂ Butl./BMNH(E) #986581 (NHMUK).
- 12b. Lectotype of *Neonympha sylvina*: /*Neonympha sylvina* Feld./Bahia Luschnatt type/FELDER COLL<sup>n</sup>/Type/Type of *N. sylvina* Feld, very near *E. modesta*. Butl./*Sylvina* n./Rothschild Bequest B.M.1939-1/ (NHMUK).
- 12c. Lectotype of *Neonympha alcinoe*: Type/FELDER COLL<sup>n</sup>./*Alcinoë* Feld./Rothschild Bequest B.M. 1939-1./Type of *N. alcinoe* Feld? = *E. benedicta*, Butl. of w. it. may be a good local form. Comp. w. type *E. benedicta* Butler./BMNH(E)1266958/(NHMUK).
- 12d. Syntype of *Euptychia benedicta*: /Type H.T./Type of Species./*E. benedicta* Butler type./B.M. TYPE No. Rh3227. *Euptychia benedicta*, ♀ Butl./Sarayacu, Ecuador. C. Buckley./Godman-Salvin Coll. 1904.-1. *Euptychia benedicta*, Butl./BMNH(E)1266955/(NHMUK).

**Figure 13:**

- 13a-13b. *Modestia modesta* **comb. nov.**, male: French Guiana, Saül, 12.IX.2013 (MB-0020) (MB).
- 13c-13k. *Modestia modesta* **comb. nov.**, male: French Guiana, Saül, 30.IX.2012 (MB-0022) (MB).
- 13c-13d, 13l-13m: *Modestia modesta* **comb. nov.**, female: French Guiana, Mitaraka, 01.III.2015 (MB-0026) (MB).

**Figure 14:**

- 14a-14b, 14d-14j. *Modestia gomezi* **comb. nov.**, male: Colombia, Antioquia, Porce 800m, 27.VIII.2017 (MB-0258) (MB).
- 14c. *Modestia gomezi* **comb. nov.**, female: Panamá, Zona del Canal, Cocoli, 28.XII.1986 (JMD).

**Figure 15:**

- 15a-15b, 15e-15k. *Modestia remypignoux* **sp. nov.**, Holotype male: French Guiana, Maripasoula, Antecume Pata, 13.III.2012 (MB-0039) (MB).
- 15c-15d. *Modestia remypignoux* **sp. nov.**, paratype female: French Guiana, Macouria, Matiti, 18.VIII.2012 (MB-0049) (MB).
- 15l-15m. *Modestia remypignoux* **sp. nov.**, paratype female: French Guiana, Kaw, Dégrad Escolle, 14.XI.2011 (MB-0047) (MB).

**Figure 16:**

- 16a-16i. *Modestia remypignoux shueyi* **ssp. nov.**, Belize. Holotype male: Belize, Cayo Dist., Baldy Beacon 3,5km SSW - 1F5231 logging road in pine/oak, 750m, 23.IX.2016 (MB-0143) (MB).

**Figure 17:**

- 17a-17b, 17e-17k. *Malaveria nebulosa* **comb. nov.**, male: Venezuela, Miranda, El Jarillo, Guaicaipuro, Quebrada Honda 1300m, 23.VII.2013 (MB-0006) (MB).
- 17c-17d, 17l. *Malaveria nebulosa* **comb. nov.**, female: Venezuela, Miranda, El Jarillo, Guaicaipuro, Quebrada Honda 1200m, 06.III.2013 (MB-0005) (MB).

**Figure 18:**

- 18a-18i. *Malaveria mimas* **comb. nov.**, male: Bolivia, La Paz, Caranavi (MB-0012) (MB).

**Figure 19:**

- 19a-19b, 19e-19k. *Malaveria alcinoe* **comb. nov.**, male: Venezuela, Lara, Parque Nacional Yacambú, 13km South Sanare, 15-21.I.1979 (MB-0008) (IVIC).
- 19c-19d, 19l-19m. *Malaveria alcinoe* **comb. nov.**, female: Colombia, Cundinamarca, Colegio 430m, 15.VII.1975 (MB-0009) (MB).

**Figure 20:**

- 20b. *Malaveria alcinoe* **comb. nov.**, Lectotype male: / Type/FELDER COLL<sup>N</sup>./*Alcinoë* Feld./Rothschild Bequest B.M. 1939-1./Type of *N. alcinoe* Feld? = *E. benedicta*, Butl. of w. it. may be a good local form. Comp. w. type *E. benedicta* Butler./BMNH(E)1266958 (NH-MUK).
- 20c. *Malaveria alcinoe* **comb. nov.**, male: Venezuela, Lara, Parque Nacional Yacambú, 13km South Sanare, 15-21.I.1979 (MB-0008) (IVIC).
- 20d. *Malaveria rodriguezi rodriguezi* **sp. nov.**, Holotype male: Colombia, Antioquia, Frontino 2000m, 22.IV.2007 (MB-0249) (MB).
- 20e. *Malaveria rodriguezi risaralda* **ssp. nov.**, Holotype male: Colombia, Risaralda, Pueblo Rico 1400m, 20.VII.2005 (MB-0250) (MB).
- 20f. *Malaveria ballofi* **sp. nov.**, Holotype male: Ecuador, Pichincha, Nanegalito, 2016 (MB-0072) (MB).
- 20g. *Malaveria bottoi* **sp. nov.**, Holotype male: Colombia: Cundinamarca, Colegio 430m (MB-0019) (MB).
- 20h. *Malaveria mimas* **comb. nov.**, male: Bolivia, La Paz, Caranavi (MB-0012) (MB).

- 20i. *Malaveria nebulosa* **comb. nov.**, male: Venezuela, Miranda, El Jarillo, Guaicaipuro, Quebrada Honda 1300m, 23.VII.2013 (MB-0006) (MB).
- 20j. *Malaveria duponti* **sp. nov.**, Holotype male: Bolivia, Caranavi (MB-0147) (MB).
- 20k. *Malaveria mimula* **comb. nov.**, male: Paraguay, Paraguari, Sapucaí, 08.IX.2014 (MB-0152) (MB).
- 20m. '*Paryphthimoides*.' *grimon* male: Brazil (MB-05) (MNHN).

**Figure 22:**

- 22a-22b, 22e-22k. *Malaveria ballofi* **sp. nov.**, Holotype male: Ecuador, Pichincha, Nanegalito, 2016 (MB-0072) (MB).
- 22c-22d, 22l-22m. *Malaveria ballofi* **sp. nov.**, Paratype female: Ecuador, Imbabura, Parambas 3500ft, 1913 (MB-06) (MNHN).

**Figure 23:**

- 18a-18i. *Malaveria rodriguezi rodriguezi* **sp. nov.**, Holotype male: Colombia, Antioquia, Frontino 2000m, 22.IV.2007 (MB-0249) (MB).

**Figure 24:**

- 24a-24i. *Malaveria rodriguezi risaralda* **ssp. nov.**, Holotype male: Colombia, Risaralda, Pueblo Rico 1400m, 20.VII.2005 (MB-0250) (MB).

**Figure 25:**

- 25a-25i. *Malaveria bottoi* **sp. nov.**, Holotype male: Colombia: Cundinamarca, Colegio 430m (MB-0019) (MB).

**Figure 26:**

- 26a-26b, 26e-26k. *Malaveria mimula* **comb. nov.**, male: Paraguay, Paraguari, Sapucaí, 08.IX.2014 (MB-0152) (MB).
- 26c-26d, 26l-26m. *Malaveria mimula* **comb. nov.**, female: Paraguay, Paraguari, Sapucaí, 08.IX.2014 (MB-0343) (MB).

**Figure 27:**

- 27a-27b, 27e-27k. *Malaveria duponti* **sp. nov.**, Holotype male: Bolivia, Caranavi (MB-0147) (MB).
- 27c-27d, 27l-27m. *Malaveria duponti* **sp. nov.**, Paratype female: Bolivia, Caranavi (MB-0147) (MB).

**Figure 28:**

- 28a-28b. *Koutalina pamela* **comb. nov.**, male: Bolivia, La Paz, Caranavi 800-1500m, January 2013 (MB-0060) (MB).



- 28c. *Koutalina pamela* **comb. nov.**, male: Peru, Cusco, Quincemil 26km SouthWest 1580m, 28-30.VI.2019 (MB-0348) (MB).
- 28d. *Koutalina pamela* **comb. nov.**, male: Bolivia, La Paz, Yungas de la Paz 1000m, 1913 (MB-03) (MNHN).
- 28g-28m. *Koutalina pamela* **comb. nov.**, male: Bolivia, La Paz, Caranavi 800-1500m, January 2013 (MB-0059) (MB).
- 28e-28f, 28n-28o. *Koutalina pamela* **comb. nov.**, female: Peru, Cusco, Quincemil 26km SouthWest 1580m, 28-30.VI.2019 (MB-0346) (MB).

## Birds at a feeder in an urban garden in Venezuela: abundances, interactions and fruit preferences

Pájaros en un comedero de un jardín urbano en Venezuela: abundancias,  
interacciones y preferencias de frutas

Andrés E. Seijas<sup>1</sup> & Sara F. Seijas-Falkenhagen<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Universidad Nacional de los Llanos Occidentales "Ezequiel Zamora" (UNELLEZ), Guanare, Portuguesa, Venezuela.  
*aseijas@gmail.com*

<sup>2</sup>Gaspar de Orense 828, Quinta Normal, Santiago, Chile. *sarafseijas@gmail.com*

Correspondence: A. E. Seijas: *aseijas@gmail.com*

(Received: 08-10-2020 / Accepted: 12-12-2020 / On line: 26-02-2021)

### ABSTRACT

From December 2019 to May 2020 the birds visiting a feeder with fruits were recorded. Six trials were performed, varying the location of the feeder (at open sky or under a tree canopy) or the two pieces of fruits offered (selected among banana, plantain, papaya or mango), which were placed in contact in the center of the feeder or separated toward its corners. The video recordings were watched to identify and quantify the number of species and individuals visiting the feeder and their fruit preferences. The hierarchies and the degree of exclusivity (monopoly) in the use of the feeder (%Exc) were analyzed to determine their relationships with the weight of the birds. The effects of the placing of the fruit pieces and of the feeder itself on the frequency of visits were also analyzed. Sixteen species went down to the feeder for a total of 2493 visits. The Blue-gray Tanager, the Pale-breasted Thrush, and the Tropical Mockingbird jointly represented 66% of the total time spent at the feeder, whereas eight species together represented less than 10% of that time. The frequency of visits (v/h) and the time spent at the feeder per recording hour (min/h) varied widely among trails. There was a positive correlation of the hierarchies and the %Exc with the weight of the birds ( $n=12$ ;  $r_s = 0.745$ ,  $P=0.005$ , y  $r_s = 0.731$ ,  $P=0.007$ , respectively). The v/h increased when the pieces of fruits were located separated in the feeder but were not affected by the position of the feeder. When two types of fruits were offered simultaneously to the birds, always three or more species showed preference for one of them. The frequency of visits and the time spent at the feeder by each species varied widely depending on the fruit offered and hierarchical interrelations among the birds.

**Keywords:** feeder, feeding preferences, interspecific interactions, Neotropics, urban birds.

### RESUMEN

Desde diciembre 2019 a mayo 2020 se grabaron en video las aves visitantes a un comedero provisto con dos trozos de fruta (seleccionadas entre banana, plátano, papaya o mango). Se realizaron seis pruebas en las que se varió la ubicación del comedero (a sol abierto o debajo de la copa de un árbol) y la disposición de dos trozos de fruta o (juntos o separados). Las grabaciones se revisaron para identificar y cuantificar las especies e individuos visitantes, la frecuencia y duración de las visitas y las preferencias por fruta ofrecida. Se analizó la correlación entre las jerarquías de las especies y la exclusividad (monopolio) en el uso del comedero (%Exc) con el peso de las especies, así como la relación entre la tasa de visitas por hora (v/h) y la ubicación de las frutas y del comedero. Dieciséis especies bajaron al comedero con un total de 2.493 visitas. El Azulejo, la Paraulata Montañera y la Paraulata Llanera en conjunto representaron 66% del tiempo de ocupación del comedero (minutos por hora de grabación, m/h) mientras que ocho especies en conjunto representaron menos del 10% de dicho tiempo.

Las v/h y el tiempo de permanencia (min/h) de cada especie variaron ampliamente en las distintas pruebas. La posición jerárquica de las especies y el %Exc correlacionaron positivamente con el peso de las aves ( $n=12$ ;  $r_s = 0.745$ ,  $P = 0.005$ , y  $r_s = 0.731$ ,  $P = 0.007$ , respectivamente). Las v/h incrementaron cuando los trozos de frutas se encontraban separados en el comedero pero no se vieron afectadas por la ubicación del comedero. Cuando se ofreció a las aves simultáneamente trozos de dos frutas distintas, siempre tres o más especies comieron preferentemente de una de ellas. La frecuencia de visitas y tiempo de uso del comedero por cada especie fue muy variable, dependiendo principalmente de las frutas ofrecidas y de las interacciones jerárquicas entre las aves.

**Palabras clave:** Aves urbanas, comederos, interacciones interespecíficas, Neotrópico, preferencias alimentarias.

## INTRODUCTION

The concentration of human population in towns and cities is a phenomenon that continues to grow worldwide (Grimm *et al.* 2008, Faeth *et al.* 2011, Sanz & Caula 2014, UN 2019). The occupation and adaptation of spaces for the settlement of people bring about drastic change in the characteristics of the affected lands, which makes them, to a greater or lesser extent, uninhabitable for most of the species of living organisms that occupied the unaltered environment or, on the contrary, creates favorable conditions for species adaptable to the new environment (Chace & Walsh 2004, Tablado-Almeda 2006). The further the urbanization process progresses, the fewer possibilities of direct contacts between people and the native fauna and flora of the region occupied (Gaston *et al.* 2007). Parks and different green areas of cities serve to attract or maintain a fraction (generally very small) of animals and plants displaced by the anthropization process (Marzluff 2005; Evans *et al.* 2009). House gardens also fulfill this function (Gaston *et al.* 2005, Fuller *et al.* 2008, Akinnifesi *et al.* 2009, Goddard *et al.* 2009, Seijas & Seijas-Falkenhagen 2020), although with a much lower effectiveness due to their small sizes.

People living in cities have little opportunity to observe “wild” animals other than those capable of occupying the green areas and gardens mentioned in the previous paragraph (Miller 2005, Goddard *et al.* 2009, Tryjanowski *et al.* 2015). One way to increase the possibilities of observing these animals in their homes is by providing them with shelter or nesting structures, as well as water and food that serve as attractants (Hostetler *et al.* 2003, Burton & Doblar 2004). The adaptation of gardens with some of the mentioned attractions is an activity in which millions of people participate, particularly in developed countries in temperate zones (Fuller *et al.* 2008, Warren *et al.* 2010) and, perhaps, also in countries in tropical regions for which, in any case, there are very few published studies. Arranging backyards and gardens to attract wildlife species (particularly birds) is an activity that supports an entire industry

worth millions of dollars (Chace & Walsh 2004, Ishigame & Baxter 2007). It has generated a vast scientific literature and has extension and teaching programs in public institutions and universities (Audubon, n/d, Thomas *et al.* 1973, Cecil 2002, Gowen 2004, Adams 2005).

Artificial feeding of birds (and other wild animals) could have significant ecological effects (See review in Dunkley & Cattet 2003) and not all of them beneficial from a conservation point of view. The quantity and quality of food offered in artificial feeders can have negative consequences, such as the transmission of diseases between the species that visit it, facilitate the proliferation of unwanted species, malnutrition of the diners due to the supply of inappropriate food, among other undesirable affects (Tablado-Almeda 2006, Ishigame & Baxter 2007, Orros *et al.* 2015, Galbraith *et al.* 2017), so its potential implementation for conservation should be based on well-conducted investigations (Fuller *et al.* 2008).

In Latin America, studies on urban ecology are scarce (Leveau & Leveau 2004, Bellocq *et al.* 2017), and even less are those dedicated to birds that use artificial feeders (Echeverría & Vasallo 2008). In the case of Venezuela, the installation of bird feeders has been recommended for people’s enjoyment and to provide opportunities to learn about birds interspecific hierarchies when competing for food (Phelps 1999, Caula & Manara 2015). The preferences of some bird species for different types of food were succinctly described by Aveledo (1968). These later readings offer general recommendations on how to fix the feeders (location, design, and type of food) but no data are provided to support the options they mention. Levin *et al.* (2000), Sainz-Borgo & Levin (2012) and Sainz-Borgo (2017) conducted more detailed studies on the interactions of birds in feeders established in Caracas, but the emphasis of these investigations was to determine the validity of some ecological or behavioral theories.

In this article we describe the characteristics of the assemblage of birds visiting an artificial feeder with fruit in the garden of a house located on the periphery of Guanare (Portuguesa, Venezuela). The dynamics of this assemblage



and the interactions among species are analyzed, as well as the preferences for some fruits and the influence that some simple elements of the feeder design, such as its location or disposition of fruit pieces offered can exert on the frequency of visit or consumption of fruits by the different bird species. Based on the results, some basic management recommendations are presented.

## MATERIALS AND METHODS

The study took place in a garden of 500 m<sup>2</sup> located in a house of La Colonia neighborhood, outskirts of Guanare, Portuguesa state, Venezuela. Details on the characteristics of this garden are found in Seijas & Seijas-Falkenhagen (2020). Birds have been fed daily with fruits in this garden since 2003. For this study, the feeder consisted of a square concrete block (40cm × 40cm and 5cm thick) placed at ground level. The pieces of fruit were placed on the surface of this block, and covered with a grid (5×5) of plastic-coated wires. The grid impeded the birds from taking out or turning upside down the food, but also served for the birds as a perching device (Fig. 1).

Two feeders were prepared, one at the open sky, on the floor of the house's parking space and the other under the canopy of a Pomagás tree (*Syzygium* sp). This last feeder was placed on the ground, 0.55 m from the trunk of the tree and 2.40 m from the edge of its canopy. The beginning of the canopy was 1.9 m above the feeder. Only cultivated

fruits were offered to the birds (banana, plantain, papaya and mango) not to attract some abundant granivorous birds common in the city (mostly different pigeon species; Seijas *et al.* 2011) and because frugivores seem to be more affected by the effects of urbanization than omnivores and granivores (Sanz & Caula 2014).

The activities of the birds at the feeder were recorded on video with a cell phone placed on a tripod at a height of 30 cm and 1 m away from the feeder. The recordings were grouped into trials (or treatments) (Table 1). Each trial consisted of offering the birds two pieces of 150g of the same fruit or different fruits, which were placed on alternate days either together (in contact) in the center of the feeder, or separate (at least 20 cm apart) towards the left or right corners of it (from the recording perspective). In any case, it was considered that the food was supplied *ad libitum*, since the birds never completely consumed it in the total period of around one hour from the beginning of the first recording session to the end of the last one.

The recording sessions of the first four trials were carried out exclusively on weekends, to minimize human disturbances typical of working days in the mornings. In the last two treatments, the recordings were made on consecutive days since they coincided with the confinement forced by the quarantine due to the coronavirus pandemic.

The position of each piece of fruit (left or right) was alternated every day, to detect and correct possible biases due to the location of the food (Levey 1987, Jackson *et*



**Figure 1.** View of the feeder and the recording device. A plastic ladder protects the cell phone from the sun and rain and prevents birds from perching on it and knocking it down.

**Table 1.** Trials carried out to study the interactions between birds and their preferences for fruit types or feeder location. The first four treatments were carried out on Saturdays and Sundays and the recording sessions of the last two were carried out on consecutive days.

Trial N°	Fruits supplied	Feeder location	Recording days	Sampling interval
1	Papaya-plantain	Open sky	12	Dec-14-2019 to Jan-19-2020
2	Only papaya	Open sky	6	Jan-25-2020 to Feb-9-2020
3	Only plantain	Open sky	8	Feb-15-2020 to Mar-8-2020
4	Plantain-banana	Open sky or under tree	12	Mar-14-2020 to Apr-20-2020
5	Mango-banana	Open sky or under tree	9	Apr-25-2020 to May-3-2020
6	Mango	Open sky	10	May 8-17-2020

*al.* 1998, Bosque & Calchi 2003). In the fourth and fifth trials (Plantain-banana and Mango-banana, respectively) the pieces of fruit were always separated, with the banana always on the right. In these cases, what changed was the location of the feeder, which was alternately one day at open sky and the other under the Pomagás tree.

For the first four trials, four videos of approximately seven minutes each were recorded every sampling day. The first one started 10 minutes before sunrise, the second one at sunrise and the other two sessions at 20 and 40 min after sunrise, respectively. Due to difficulties of visibility and the low number of birds visiting the feeder very early in the morning, in the last two trials, the number of recording sessions was reduced to just three daily, but with an increased duration of about 10 minutes each, with a separation of 15 minutes between them, the first one beginning at sunrise. The videos were then transferred to a computer for their analyses. The effective recording time was taken as the gross recording time minus 30 seconds, considering that the behavior of the birds in the first 15 and last 15 seconds of each session may be conditioned by the presence of the researcher placing and removing the recording device.

Each bird that came to the feeder was registered as a visit. A bird was considered to be using the feeder when perched on it (even if not eating) or when eating (even if not perched on it), which occurred occasionally in the case of larger birds. The following information was taken for each visit: species, arrival time, interaction with other birds in the feeder (share with or expel the preceding occupant), number of times the bird pecked each of the pieces of fruit supplied, time and causes for leaving the feeder (displaced by another bird, in pursuit of another bird, approach of the investigator, or for unknown reasons). For each trail we calculated the visitation rate of every bird species as the total number of visits per effective recording hour (v/h) and the cumulative time at the feeder (total time spend in minutes per effective recording hour; min/h).

For each visiting bird, the time spent eating from a piece of fruit (right or left) was calculated prorating the total time at the feeder according to the number of pecks on each piece. Indirect data on the reproductive activity of a species were taken by noting if the visitor was a juvenile and, in the case of adults, if they carried food in their bills when leaving the feeder. Using Microsoft Excel ©, the residence time and time shared in the feeder was calculated for each visitor, both with the eight individuals that preceded it and the eight that arrived after it.

The interactions between birds can be very complex (Senar *et al.* 1989, Hurd & Enquist 2001, Rose & Soole 2020), but for the purposes of the study only two possibilities were considered: 1. Displacement, when a bird evicts or expels another completely out of the feeder, and 2. Sharing, when the bird or birds remain for a time together in the feeder, even when there may be threats, fighting postures and even attacks between them, but which do not end (at least for a time) with the abandonment of the feeder from any of the contenders. In the first case, when individuals display fighting postures and threats between them, the one that retreats from the feeder was considered the loser and the one that remains the winner (Wojczulanis-Jakubas *et al.* 2015); however, interactions are not always one-to-one. Sometimes two or more individuals at the feeder were simultaneously displaced by a bird arriving suddenly or flying low towards them. In these cases, the newcomer was considered the winner and all those that leave the feeder as losers. We expected to find a hierarchy of dominance between species in relation to body weight, where larger species dominate over the smaller ones (Levin *et al.* 2000, Sheley *et al.* 2004, Levin & Sainz-Borgo 2012, Wojczulanis-Jakubas *et al.* 2015).

The exclusivity of use of the feeder (%Exc) was defined as the percentage of time the individuals of a particular species used the feeder without sharing it with individuals of other species. Similarly, it was also calculated the per-

centage of time a species share the feeder with individuals of its own species (%Own) in respect to the total time shared with all individuals of same or different species.

In this research some variables were not under control, as the progressive changes in rainfall frequency and temperature associated with the advance of the dry season, and the phenological changes of both plants (flowering, fruit and seed production) and birds, surely as a consequence of the changes of the first variable. We are aware that without controls we cannot eliminate the possibility that some factors other than those considered in this study may have affected the results. Trials started in the early dry season in December 2019 and ended in mid-May 2020, when some sporadic rainfall had already occurred. Throughout the treatments, some birds were observed carrying food from the feeder to their chicks, which was particularly noticeable in the case of the Tropical Mockingbird (*Mimus gilvus*), a species whose adults came down accompanied by juveniles on numerous occasions. On the other hand, Caimito (*Chrysophilum* sp.) fruits ripen in February 2020 and served as food for all the frugivores until the first week of March. The mango season started in April and possibly other plants in the vicinity may have offered their fruit to the birds. The peak of ripening of the Pomagás fruits occurred in the second and third week of May. Some neighbors also offer fruits or other food types to the birds, although they do not do that routinely. All of these factors may have influenced the frequency of visits of different bird species, but one can only speculate on the magnitude of their effects.

A dominance matrix was produced (Levin *et al.* 2000, Sainz-Borgo 2017) that shows the number of times that the different species win (displace) or lose (are displaced) their interactions in the feeder. The hierarchical structure obtained was correlated with the weight of the birds. These variables were in turn correlated with the exclusivity of use of the feeder by each species (%Exc) and the percentage of time not shared with individuals of others species (%Own).

#### Statistical analyses

The number of visits and the time spent by each species in the consumption of the two pieces of fruits offered simultaneously were calculated and compared. Two-sample paired tests (Wilcoxon) were performed to determine the significance of the differences in times used by each species in the consumption of the two pieces of fruit offered simultaneously. This test was also performed to compare the frequency of visits to the feeder (v/min) on alternate days when it was placed either beneath the open sky or under the canopy of a tree.

Contingency tables analyses were performed to determine if the frequency of use of the feeder by solitary individuals or by birds in groups was independent of the way the pieces of fruit were placed (together or separate). For these analyses, the birds that first arrived to the feeder in each recording session were not included, since they are inevitably alone at the time of arrival.

The differences between the numbers of birds visiting the feeder when the pieces of fruit were together or separate were evaluated with a tests of simple proportions, under the null hypothesis ( $H_0$ ) that those numbers should be proportional to the recording times (effort) in each condition. Given that the recordings were started and stopped manually, recording times in each condition were not exactly identical, so that under the null hypothesis (no effect) the proportion of birds expected when the pieces were together, departed slightly from 0.5, as will be indicated in each case.

Statistical analyses were carried out with the open access program Past 4.02 (Hammer *et al.* 2001, Hammer 2020). The statistical results were rated as highly significant ( $P < 0.01$ ), significant ( $0.01 \leq P < 0.05$ ) or marginally significant ( $0.05 \leq P < 0.1$ ).

## RESULTS

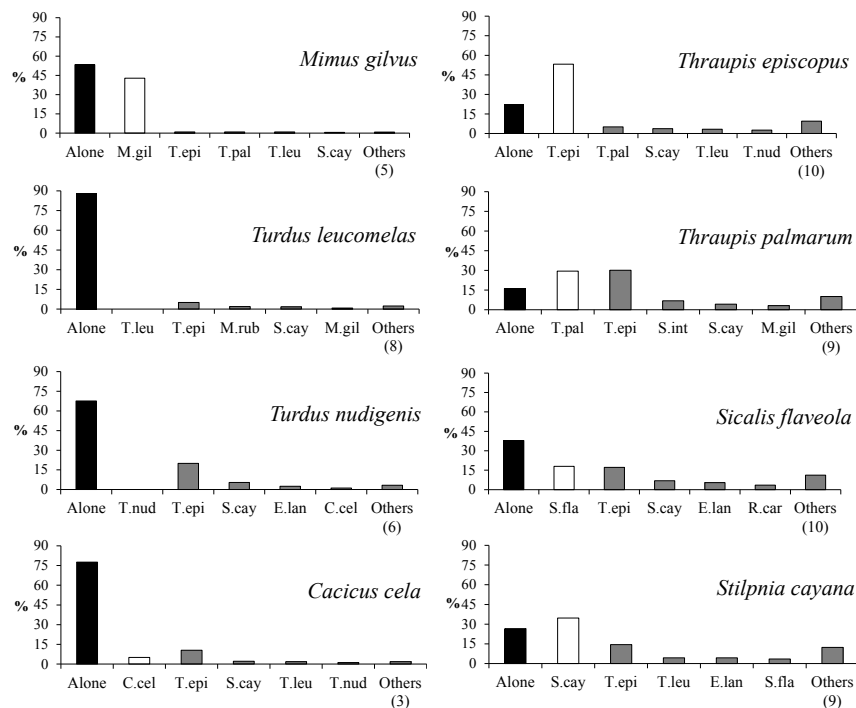
A total of 203 recording sessions were carried out, with a cumulative gross time of 27.6 hours and an effective duration of 25.9 hours. Sixteen species of birds arrived at the feeder for a total of 2,493 visits and a cumulative occupation time of 18.063 hours/birds (Table 2). There was no correlation between the average duration of visits and bird weights (Spearman  $r_s = 0.075$ ,  $P = 0.80$ ,  $n = 14$ ). There were wide variations in the relative abundances of species in the different trials, as will be shown later, but when the results of all sessions are pooled together, individuals of only three species, the Blue-gray tanager (*Thraupis episcopus*), the Pale-breasted thrush (*Turdus leucomelas*), and the Tropical Mockingbird (*M. gilvus*) accounted for 66% of the total time spent by all species at the feeder. In contrast, eight species represented less than 10% of the total accumulated time. The first three mentioned species, together with the Yellow-rumped Cacique (*Cacicus cela*) and Stripe-backed Wren (*Capylorhynchus nuchalis*) used the feeder a high percentage the time without sharing it with other species (%Exc). On the other hand, individuals of some species, predominantly the Tropical Mockingbird, shared the feeder mostly with individuals of their own species (%Own) whereas other did not share it at all, as it was the case with the thrushes (Fig. 2). Other species that shared a high percentage of their time with individuals of



**Table 2.** Use of the feeder by different species of birds and their relationship with their body weight. Total accumulated time 18.063 hours. See definitions of %Exc and %Own in the text. Means in seconds. Body weights according to Hilty (2003). When two figures of weight are offered, the first is for the female the second for the male.

Species	Visits	Time at the feeder				Weight (g)
		Total (%)	Mean (S.E.)	%Exc	%Own	
<i>Thraupis episcopus</i>	949	24.78	17.0(0.54)	68.4	68.9	35
<i>Turdus leucomelas</i>	515	22.85	28.9(1.37)	76.4	0	62
<i>Mimus gilvus</i>	255	18.35	46.8(2.29)	86.0	91.6	54
<i>Stilpnia cayana</i>	186	7.44	26.0(1.57)	35.2	47.2	19
<i>Cacicus cela</i>	90	4.50	32.5(2.22)	61.5	23.0	60-104
<i>Turdus nudigenis</i>	107	4.19	25.5(3.37)	49.5	0	60
<i>Thraupis palmarum</i>	101	4.17	26.9(3.40)	24.2	34.9	36
<i>Sicalis flaveola</i>	79	3.83	31.5(2.61)	30.6	28.9	20
<i>Euphonia lanirostris</i>	75	2.69	23.3(2.13)	30.8	15.2	13.5
<i>Saltator coerulescens</i>	40	1.72	28.0(3.04)	50.3	12.1	55
<i>Melanerpes rubricapillus</i>	25	1.59	41.4(5.74)	13.0	0	48
<i>Sporophila intermedia</i> *	16	1.37	55.6(12.6)	9.1	0	12
<i>Campylorhynchus nuchalis</i>	38	1.20	20.6(1.79)	65.3	64.6	25
<i>Coereba flaveola</i> *	4	0.58	94.3(43.8)	5.8	0	9
<i>Raphocellus carbo</i> *	10	0.55	35.8(14.8)	0.6	15.0	25
<i>Psarcolius decumanus</i> *	3	0.19	40.7(18.7)	100	-	180-300

\* Due to small sample size, data for these species were not analyzed.



**Figure 2.** Time spent at the feeder (as %) of each bird species as solitary individuals (alone, black bar), sharing with individuals of their own species (white bar) or with other species (gray bars). Charts to the left are for birds relatively large (body weight of 54 g or more), whereas those to the right belong to smaller birds (from 19 to 36 g). Notice that the Turdidae did not share the feeder with individuals of their own species.

their own species were the Blue-grey Tanager (68.9%), the Burnished-buff tanager (*Stilpnia cayana*; 47.2%) and the Palm tanager (*Thraupis palmarum*; 35.07%). There were no correlations of %Exc and %Own with the weight of the birds (n=12;  $r_s = 0.399$ ,  $P = 0.199$ , and  $r_s = -0.423$ ,  $P = 0.171$ , respectively).

*Bird interactions*

The winner-loser dominance matrix (Table 3) shows that the Yellow-rumped Cacique (*Cacicus cela*) and the Tropical Mockingbird were the most dominant species. However, in interactions between these two birds, it was *C. cela* that won the majority of the encounters. At the base of the hierarchical structure were the Thick-billed Euphonia (*Euphonia lanirostris*) and the Gray seedeater (*Sporophila intermedia*), species between which no interactions were recorded (Table 3). The hierarchy was positively correlated with the weight of the birds and with %Exc (n=12;  $r_s = 0.745$ ,  $P = 0.005$ , and  $r_s = 0.731$ ,  $P = 0.007$ , respectively).

*Number and rate of visits*

Throughout the six trials, the relative importance of each species at the feeder, measured either as visits per hour (v/h) or as total accumulated time (in minutes) per recording hour (min/h) was highly variable (Table 4).

These measurements are highly correlated but not equivalent, since there are differences in the duration of the visits among the species (see mean values in Table 2). In the first trial, for example, when v/h is used, *T. episcopus* duplicates *T. leucomelas*; but if the unit of measurement is min/h, then it is this last species that surpasses *T. episcopus*.

The number of total visits per hour (v/h) decreased throughout the first four trials, going from a maximum of 186.4 v/h in in mid-December-mid-January (Papaya-plantain) to near of a third of that figure (62.9 v/h) from the end of March-beginning of April (Plantain-banana). In the fifth trial (Mango-banana) the number of v/h increased again (121.6 v/h) without reaching the levels of the initial treatment, to decrease again to 47 v/h in the last trial at mid-May (Only Mango).

No species showed a constant visit rate (v/h) or accumulated occupation time (min/h) throughout the trials. If we compare the changes in terms of accumulated time (min/h), we have that both *T. leucomelas* and *M. gilvus* increased their presence between the first and second trials (by 20.1% and 314.6%, respectively); but both species decreased their presence in successive treatments and reached the lowest values when only mango was offered. The accumulated times for *M. gilvus* showed their maximum values in the second and third trials (19.9 and 15.3

**Table 3.** Winner-loser dominance matrix for species that visited the feeder. The column “Hierarchy” accounts for the number of species for which the species heading each row won the majority of its interactions. The diagonal (underlined) indicates the number of times that an individual was displaced by another of its own species. This last value is not included in the accounts of “wins” or “losses”.

Winners	Losers														Win	Lose	Hierarchy
	<i>Cc</i>	<i>Cn</i>	<i>El</i>	<i>Mg</i>	<i>Mr</i>	<i>Rc</i>	<i>Scoe</i>	<i>Sf</i>	<i>Scay</i>	<i>Si</i>	<i>Te</i>	<i>Tp</i>	<i>Tl</i>	<i>Tn</i>			
<i>C. cela</i>	<u>7</u>	2	4	14	2	0	1	0	6	0	20	7	14	6	76	4	10
<i>C. nuchalis</i>	0	<u>0</u>	0	0	1	0	0	1	3	0	2	0	7	2	16	7	5
<i>E. lanirostris</i>	0	0	<u>1</u>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	34	0
<i>M. gilvus</i>	4	0	3	<u>2</u>	1	0	3	3	11	1	36	7	30	1	100	14	10
<i>M. rubricapillus</i>	0	0	0	0	<u>0</u>	0	0	0	1	0	5	0	7	1	14	4	4
<i>R. carbo</i>	0	0	0	0	0	<u>0</u>	0	1	0	0	1	0	0	0	2	7	2
<i>S. coerulescens</i>	0	0	2	0	0	0	<u>2</u>	0	1	0	10	1	5	1	20	6	6
<i>S. flaveola</i>	0	1	1	0	0	0	0	<u>6</u>	0	0	0	0	0	0	2	20	1
<i>S. cayana</i>	0	0	2	0	0	0	0	1	<u>0</u>	0	0	0	0	0	3	87	2
<i>S. intermedia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<u>0</u>	0	0	0	0	0	6	0
<i>T. episcopus</i>	0	0	13	0	0	0	1	10	29	1	<u>218</u>	8	0	3	65	288	5
<i>T. palmarum</i>	0	0	2	0	0	0	0	1	0	2	6	<u>0</u>	0	2	13	42	4
<i>T. leucomelas</i>	0	3	5	0	0	7	1	2	36	2	184	18	<u>77</u>	32	290	64	8
<i>T. nudigenis</i>	0	1	2	0	0	0	0	1	0	0	24	1	1	<u>2</u>	30	48	3

**Table 4.** Visits per hour of recording (v/h) and time spend at the feeder (min/h) by the different bird species in each one of the trials. Values in parentheses ( $t_h$ ) represent the effective time recorded in each treatment.

Species	Papaya-plantain		Papaya		Plantain		Plantain-banana		Mango- banana		Mango	
	$(t_h = 4.357h)$		$(t_h = 2.584h)$		$(t_h = 3.699h)$		$(t_h = 5.740h)$		$(t_h = 4.527h)$		$(t_h = 4.998h)$	
	v/h	min/h	v/h	min/h	v/h	min/h	v/h	min/h	v/h	min/h	v/h	min/h
<i>C. cela</i>	3.7	2.2	1.2	0.2	9.5	5.0	3.3	1.4	3.8	2.7	0	0
<i>C. nuchalis</i>	1.6	0.4	1.2	0.6	2.4	0.5	0.3	0.1	1.5	0.6	2	0.9
<i>C. flaveola</i>	0	0	0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.7	1.1	0.2	0.3
<i>E. lanirostris</i>	1.8	0.4	0	0	0.8	0.2	2.6	0.8	10	4.6	0.6	0.3
<i>M. rubricapillus</i>	1.8	2	1.5	1	2.2	1.0	0.3	0.2	0.7	0.2	0	0
<i>M. gilvus</i>	4.8	4.8	22	19.9	19.2	15.3	8.7	5.6	12	7.8	0.8	0.5
<i>P. decumanus</i>	0.7	0.5	0	0	0.0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0
<i>R. carbo</i>	1.1	0.1	0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.4	0.3	0.6	0.8
<i>S. coerulescens</i>	1.1	0.6	1.2	0.5	1.1	0.3	2.4	1.2	2.6	1.4	0.4	0.1
<i>S. flaveola</i>	0	0	0	0	0.3	0.0	0	0.0	6.4	3.7	9.6	4.9
<i>S. intermedia</i>	0	0	0	0	0.0	0.0	0	0.0	0.2	0.2	3	2.8
<i>S. cayana</i>	9.6	2.3	3.1	0.5	6.5	1.8	4.9	1.8	12	6.8	6.2	4.2
<i>T. episcopus</i>	99	21.7	1.5	0.1	7.6	1.9	24	8.0	57	16.1	17	9.5
<i>T. palmarum</i>	4.8	1.2	0.4	0	4.9	2.0	3	1.3	6.8	3.0	2.6	2.3
<i>T. leucomelas</i>	47	22.8	51	27.4	23.0	10.2	8.9	4.5	7.1	2.5	2.2	0.5
<i>T. nudigenis</i>	8.7	4	3.5	1.1	5.9	2.1	4.5	1.9	0.4	0.8	2	0.6
Globals	186.4	62.9	86	51.2	83.3	40.4	62.9	26.9	121.6	51.9	47	27.6

min/h, respectively), when adults visited the feeder accompanied by juveniles as we will show later. In any case, *T. episcopus* was the species that showed the widest fluctuations in visit rates (v/h) throughout the trials (Fig. 3), particularly between the first and second, with a decrease of 98.5%. The changes in the total number of birds that visited the feeder largely reflect variations in the relative abundance of this species.

The Tropical Mockingbird and the Blue-gray Tanager were the species with the highest number of records of individuals carrying food from the feeder (Fig. 4). The maximum for *M. gilvus* in this regard (9.7 CF/hour) occurred in late January to early February. The maximum number of visits of the juveniles of this species (4.6 j/h) occurred in the following trial, in between February-15 to March-8. The Blue-gray Tanager's carries occurred later, peaking at the end of April-beginning of May (14.4 carries/hour) but only a few juveniles of this species (0.2 j/h) could be identified in the last trial, in mid-May, 2020. Pale-breasted thrushes carrying food out of the feeder were observed in between March-14 and May-3 and the first juvenile visits were observed in between May-8 to 17. In addition to *C. cela* and *S. cayana*, individuals of other five species carried

food in their bills or visit the feeder as juveniles in a very low frequency and were not analyzed in detail.

#### Location of fruit pieces and feeder

In treatments with two pieces of the same fruit, birds pecked more times from the piece on the right, the side of the feeder facing to the garden (Wilcoxon paired test;  $n = 530$ ,  $z = 2.996$ ,  $P = 0.003$ ). This behavior was especially marked in the case of *C. cela* ( $n = 38$ ,  $z = 3.716$ ,  $P < 0.001$ ) and of *C. nuchalis* ( $n = 12$ ,  $z = 2.198$ ,  $P = 0.028$ ). If the data for these two species are removed from the analyses, the average time spent by the remaining birds eating from the piece at the right side (17.423 sec/visit) was still greater than that spent on the piece on the left (14.743 sec/visit), but the differences were just marginally significant ( $n = 479$ ,  $z = 1.757$ ,  $P = 0.079$ ).

After pooling the data of the first three trials, when the arrangement of the fruit pieces in the feeder were alternated on consecutive recording days (the first day together and the next separate, or vice versa), there were a greater number of visits to the feeder when the pieces of fruit were separated (738) than when they were together (608). Statistical analyses were performed for each trial separately.



BIRDS IN AN URBAN GARDEN OF VENEZUELA

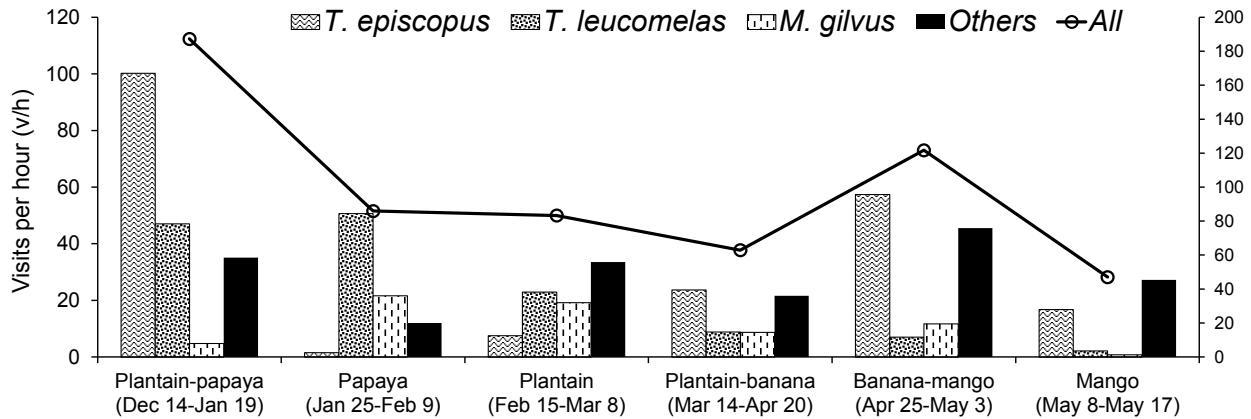


Figure 3. Visits per recording hour (v/h) of the three most common bird species at the feeder in each one of the trails. The scale on the right (v/h) is for all birds together.

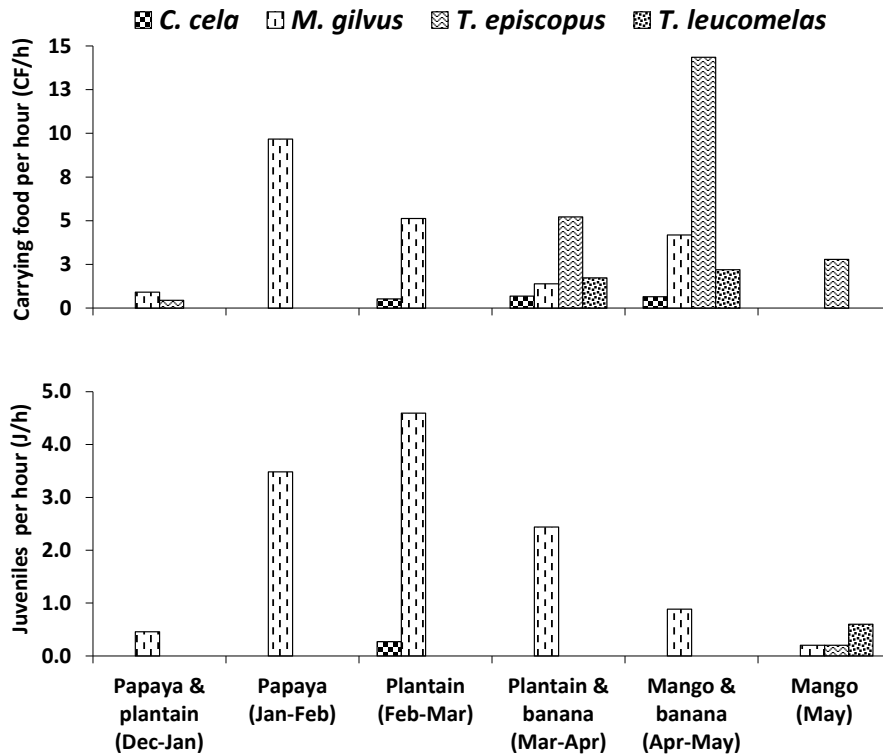


Figure 4. Above: Frequency of adults of some species leaving the feeder with food in their bills. Below: Frequency of juveniles visiting the feeder.

In the Papaya-plantain treatment, the values for together: separate were 355:461; a highly significant disproportion (expected proportion = 0.485;  $z = -2.834$ ,  $P < 0.005$ ). In the case of the trial with only Papaya the disproportion (98:124) was significant (expected proportion = 0.517;  $z = -2.164$ ,  $P = 0.030$ ) and not significant in the case of only Plantain (155:153) (expected proportion = 0.493;  $z = 0.364$ ;  $P = 0.716$ ). If the birds are divided into two groups according to their weight, only for those  $< 40g$  the disproportion was significant in the Papaya-plantain trial

(220:300;  $z = -2.809$ ,  $P < 0.005$ ) and the Only papaya trial (2:14;  $z = -3.136$ ,  $P = 0.002$ ). There were no significant disproportions in any of the treatments for birds  $> 40g$  ( $P > 0.1$ ).

The way birds visited the feeder (in solitary or in company of other birds) was not independent of how the pieces of fruits were disposed (together or separated). That was particularly so when the data of the three trials are pooled together (Global data) (Pearson  $\chi^2 = 11.431$ ,  $P < 0.001$ ); that is, the arrangement of the fruit pieces influences the

frequency with which the birds are in the feeder alone or accompanied by other birds (Table 5). The results of these analyses when each trial is taken separately pointed in the same direction, although the probability values in two of them (Papaya-plantain and only papaya) are marginally significant.

#### Fruit preferences

In all the trials in which two type of fruits were offered, three or more birds consumed one of the options in a higher frequency than expected by chance. In the first treatment, the Blue-gray tanagers, Palm tanager, and Yellow-rumped caciques consumed plantain in preference over papaya (Fig. 5A). Even though most species decreased their feeder occupancy rate (min/h) in the next trial (when only papaya, the non-preferred fruit in first trial was offered), these three species were the ones with the more accentuated reduction, with decrease values of 99.5%, 90.1% and 100%, respectively. In contrast, *T. leucomelas* and *M. gilvus*, birds that had not shown preference for papaya or plantain, increased their time in the feeder (min/h) when it was offered only papaya, the first of these species in only 20.2%, but the Tropical Mockingbird did it in 314.6%. Species with less than 12 visits were not used in the analyses.

When plantain and banana were offered, five species preferred the first fruit (Fig. 5B). However, when the birds had to choose between banana or mango six species favored the banana and only one, the Saffron Finch (*Sicalis flaveola*), a species that have not consumed any fruit in the four previous trials, ate almost exclusively mango (Fig. 5C).

In the last trial, when only mango was presented to the birds, the Saffron Finch was the second most common species, only below to the Blue-gray Tanager. It is necessary to point out that in the two tryouts in which mango was offered, 15 species visited the feeder, the maximum number in all this study. The three additional species that appeared when this fruit was presented were the already

mentioned Saffron Finch, the Gray Seedeater (*Sporophila intermedia*), and the Bananaquit (*Coereba flaveola*). These three species consumed exclusively mango.

#### Feeder location

In the fourth and fifth trials, the two pieces of food were placed separated, but the location of the feeder was alternated: one day at open sky and the next under a tree canopy (or vice versa). There were no differences in the frequency of bird visits between this two conditions (Wilcoxon paired test:  $n = 10$ ;  $z = 1.23$ ,  $P = 0.218$ ). On the other hand, there were positive correlations between the cumulative times spent by each bird species (min/h) when the feeder was located at the open sky or under the tree (Table 6: Spearman Rank correlation:  $r_s = 0.879$ ,  $P < 0.001$  for Plantain-banana;  $r_s = 0.920$ ,  $P < 0.001$  for Mango-banana).

## DISCUSSION

#### Frequency of visits and preferences for fruit

In the five months covered by this research (the entire dry season) the relative frequency of bird species that visited the feeder was highly variable. Sixteen species visited the feeder, but the number of species varied between 10, in the second trial (when only papaya was offered) and 15 in the fifth (when mango and banana were offered). Taken together the six trials carried out, only three species, the Blue-gray tanager, the Tropical Mockingbird and the Pale-breasted thrush, accounted for the vast majority of visits, with a maximum that exceeded 80% in the first two treatments and a minimum of 42% in the last one. This dominance is comparable to the one reported by Galbraith *et al.* (2017) for feeder in Auckland, New Zealand, but in their case, two of the three dominant species were exotic.

Throughout the study, the type of fruit offered varied, and due to the abrupt changes between one trial and the one that followed, it is unavoidable to conclude that in

**Table 5.** Frequency of bird visiting the feeder in solitary or accompanied by other birds when the pieces of fruit were together or separated. Results of the analysis with contingency tables (Chi-square).

	Global data		Papaya-plantain		Only papaya		Only plantain	
	Together	Separated	Together	Separated	Together	Separated	Together	Separated
In solitary	286	286	120	130	70	77	96	79
Accompanied	273	402	214	309	17	35	42	58
Pearson $\chi^2$	11.431		3.457		3.478		4.209	
<i>P</i> value	<0.001		0.063		0.062		0.040	

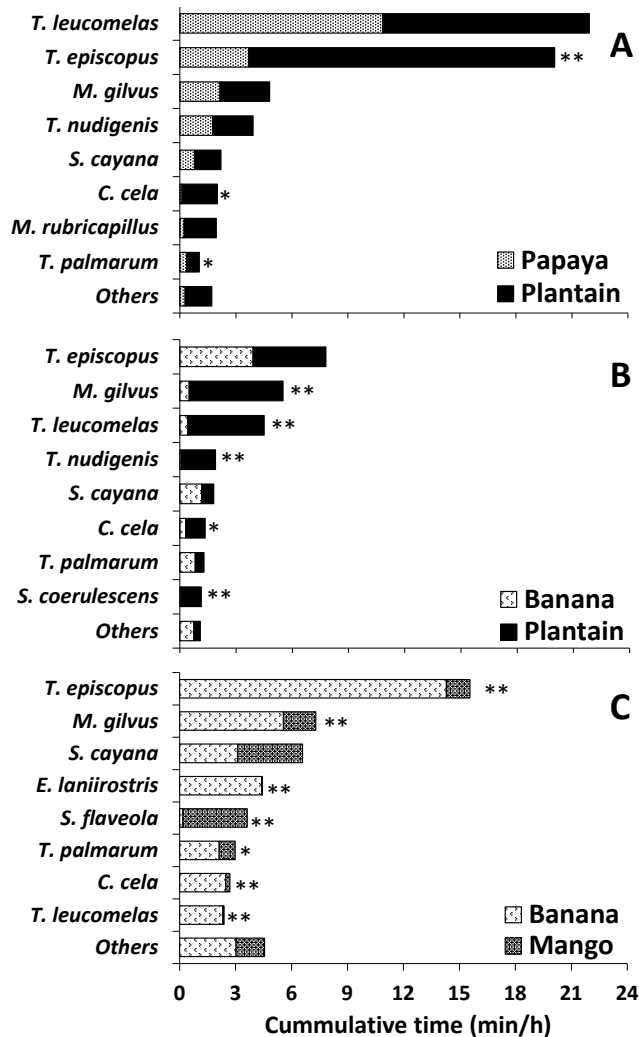


Figure 5. Time spent by birds at the feeder consuming different fruits. At the end of the bar is indicated if the differences are significant (\*) or highly significant (\*\*).

some cases the type of fruit(s) placed in the feeder decisively influenced the frequency of visits of some species. That was clearly the case of the last two trials, when mango was offered to the birds. The Saffron Finch did not visit the feeder in any of the previous four tryouts, despite the fact that this species is a permanent occupant of the garden (Seijas & Seijas-Falkenhagen 2020). Visits of *S. flaveola* to the feeder began in the fifth trial, when mango was offered as one of the options, and the relative importance of this bird reached to 20.4% of the total visits when that fruit was offered in exclusivity, only below the Blue-gray Tanager, with 35.7 % of visits.

It is necessary to discuss a little more our findings with *S. flaveola*, a species regarded as granivore (Hilty 2003, Sainz-Borgo *et al.* 2018). This is a very common species in the garden and throughout the city of Guanare (Seijas *et*

Table 6. Cumulative time at the feeder (min/h) by different bird species when it was located at open sky or under a tree canopy. Effective recording time for each trial and condition in shown in parentheses.

Species	Plantain-banana		Mango-banana	
	Open sky (2.90h)	Under a tree (2.84h)	Open sky (1.98h)	Under a tree (2.03h)
<i>C. cela</i>	1.018	1.760	1.010	3.399
<i>C. flaveola</i>	-	-	2.525	0.000
<i>C. nuchalis</i>	0.000	0.246	0.732	0.418
<i>E. laniirostris</i>	1.052	0.475	3.004	6.897
<i>M. gilvus</i>	6.273	4.992	8.020	6.725
<i>M. rubricapillus</i>	0.477	0.000	0.446	0.000
<i>R. carbo</i>	-	-	0.000	0.696
<i>S. coerulescens</i>	1.035	1.320	1.018	1.491
<i>S. flaveola</i>	0.017	0.000	4.418	4.005
<i>S. intermedia</i>	-	-	0.446	0.000
<i>S. cayana</i>	1.644	2.030	6.404	8.568
<i>T. episcopus</i>	8.343	7.732	15.619	14.883
<i>T. palmarum</i>	1.489	1.097	3.854	2.310
<i>T. leucomelas</i>	4.180	4.887	2.281	3.104
<i>T. nudigenis</i>	1.230	2.605	1.161	0.541
All	26.760	27.143	50.937	53.038

*al.* 2011, Seijas & Seijas-Falkenhagen 2020). During this investigation, dozens of individuals were permanently observed foraging in the lawn, a few meters from the feeder. We have already reported that *S. flaveola* consumes fruits, and we keep photographs of some individuals eating papaya and banana at the feeder, as well as fruits of *Chrysophilum* sp. on the tree. However, those observations were not properly evaluated. The only reference we found in the literature on the consumption of fruit by the Saffron Finch was that of Soriano *et al.* (1999) who reported evidence of consumption of a cactus fruit by this species. It is worth mentioning that this finch has also been observed catching flying termites.

It was another surprise to observe the Grey seedeater (*Sporophila intermedia*) consuming mango. In the 16 records of visits of this bird to the feeder it was always a female, probably the same individual. Hilty (2003) indicated that, unlike other *Sporophila*, *S. intermedia* has quite varied eating habits that include insects, even caught in flight. The other species that only went down to consume mango was the Bananaquit, although only four times. Another unexpected visitor to the feeder was *C. nuchalis*,



a species regarded as an insectivore (Phelps 1999, Sainz-Borgo *et al.* 2018).

Changes in the frequency of Blue-gray Tanager are more difficult to associate exclusively with the type of fruit offered. It was the most abundant species in the first trial (Plantain-papaya) and practically disappeared from the feeder when it was offered exclusively papaya, fruit that had not been its favorite in the previous trial; but this bird did not show the return that would have been expected when plantain was offered again. The relative importance of *T. episcopus* increased in the fourth and fifth treatments, to show a further decrease when only mango was offered. We believe that, in addition to the type of fruit offered, these fluctuations were influenced by the presence of the Tropical Mockingbird. This last bird is at the top of the hierarchical structure among the birds that visit the feeder. It exercises its dominion very aggressively. The v/h of the Tropical Mockingbird increased more than four-fold between the first and the second trials, when the juveniles started visiting the feeder with their parents. At these times, adults Tropical Mockingbirds seem to be particularly feisty and intolerant to the presence of other birds. Although the Blue-gray Tanager (and also the Palm Tanager) consumes papaya, perhaps accessing that non-preferred fruit would mean to compete with *M. gilvus*, which would imply an effort that would not offset the benefits obtained in terms of energy and nutrition. When the Tropical Mockingbird prominently occupied the feeder, in the second and third trials, not only did *T. episcopus* decrease its presence, so did most of the small species, among which it is worth noting the Burnished-buff Tanager, which reduced its presence in a 78.3%.

It could be argued that *T. leucomelas* could also have influenced the reduction in the number of visits to the Blue-gray Tanager and other birds, but the increase in the occupation time of the Pale-breasted thrush was of only 20.2% between the first and second trials. Rather, this small increase could be due to the drastic reduction in the number of *T. episcopus* visits, because it would lighten the burden on the first species of competing with a very numerous bird. In support of this argument is the fact that the mean time of *T. leucomelas* visits between these two trials increased, although the difference was not significant. In addition, there were 137 interactions between these two species in the first trial, all of them won by *T. leucomelas*, which did not prevent *T. episcopus* from being the most frequent species in the initial treatment. The marked decline in the time of occupation of *T. leucomelas* after the second trial is difficult to explain and could have some relationship with the reproductive activity of the species, whose courtship, nesting, incubation and chick attendance take place in the first months of the year (Seijas &

Seijas-Falkenhagen 2020). Klem (2008) noted that birds in northern latitudes increase their frequency of visits to feeders when they are not breeding. This could be the case of the Pale-breasted Thrush in our study, but we have already seen that in the case of the Tropical Mockingbird frequency of visits increased considerably when the species was raising its chicks.

Surely all species respond by increasing or decreasing their frequency of visits to the feeder based on the existence or not of alternative feeding sources in the vicinity, as has been documented for frugivorous birds in different regions of the Neotropics (Leck 1972, Fleming 1979). An increase in the number of visits of some birds would have been expected when only plantain was placed in the feeder (as of February 15, 2020), the fruit that had been selected in preference by Blue-grey Tanager, Yellow-rumped Cacique and Palm Tanager in the first trial. This was not the case, as discussed in previous paragraphs. One factor that could have influenced this 'no return' was the entry into full production of fruits of a Caimito (*Chrysophilum* sp.) tree (after February 8) just 20 meters from the feeder. The production of this tree was very copious (personal observation). All the species that visit the feeder were observed consuming this fruit and the most abundant of them was *T. episcopus*. The production of caimitos ended at the beginning of March, however, this fact was not reflected in the number of birds visiting the feeder in the trial that was carried out immediately (when Plantain-banana were offered), since though the visit rate of *C. cela* increased slightly compared to the previous trial, the number of v/h of other species, especially *T. leucomelas* and *M. gilvus* continued to decline.

The disappearance of *C. cela* from the feeder when only papaya was offered cannot be explained by the presence of *M. gilvus*, since Yellow-rumped Cacique dominates over the Tropical Mockingbird (and over all the other species with which it interacts). It is possible that the almost zero consumption of papaya by this icterid is a consequence of the characteristics of its beak, which may not be very efficient for eating this fruit. This of course is speculative, but the 16 species that visited the feeder show wide variation in bird size and shape, and there is likely to be a close relationship between the size and shape of the birds' beaks, on the one hand, and foraging activities, on the other (Kantak 1979, Grant 1986, Foster 1987). In this sense, the clear preference of *S. flaveola* and *S. intermedia* for mango could also be due to the possession of efficient picks to cut the fibers of this fruit. Preferences may be based on, or depend on, the protein and nutritional content of the fruits (Levey 1987, Schaefer *et al.* 2003, Corlett 2011) or on which other food sources are or are not available in the vicinity at the

same time. Bosque & Calchi (2003), for example, pointed out that in captivity, the *T. episcopus* is able to discriminate between diets with different protein percentage and select the one with the highest protein content. We did not obtain information on the protein content of the banana, but the aforementioned authors indicated that those of the banana and the papaya are 3.5% and 5.1%, respectively. If the protein content of the plantain is similar to that of the banana, then it is surprising that the Blue-grey Tanager preferred this fruit instead of the papaya. To finish this discussion of fruit preferences is interesting to note that *S. cayana* was the most generalist species of all, not showing a preference for any of the options offered.

#### *Dominance and timeshare*

It must be taken into account that the pie charts where the accumulated times in the visits of all the birds are shown and compared (Fig. 2) were elaborated from trials carried out over more than five months, during which the fruits presented to the birds were periodically changed. The chart would look be very different if each of the trials carried out were analyzed separately, as evidenced in Fig. 3. This warns of the risk of drawing conclusions based on very short-term studies and that it is necessary to continue investigating the dynamics of the assembly of birds that are attracted to the feeder and the factors that influence that dynamics.

The dominance of the species was mainly determined by their sizes, as has been shown in several bird studies (Wallace & Temple 1987, Shelley *et al.* 2004, Wojczulanis-Jakubas *et al.* 2015, Galbraith *et al.* 2017). Relatively large species do not share much the feeder with individuals of other species. Relatively small species, on the other hand, showed few negative interactions among them and generally share the feeder, a strategy that allows them to consume the fruits in the occasions where larger and dominant species are out of the feeder. In the case of the Turdidae, our results differ from those of Sainz-Borgo (2017) who found that *T. leucomelas* and *T. nudigenis* share most of their time at the feeder with other bird species, but this author registers her data in the afternoon (from 15:00-17:00). It is possible that early in the morning birds are less prone to share the feeder because they may be hungrier than in the afternoon, after they have been several hours foraging.

Behavior also plays a very important role in the establishment of the hierarchies, when we see that individuals of an aggressive species like *M. gilvus* largely dominates individuals of species slightly larger than them, such as those of the genus *Turdus*. In the case of the Tropical Mockingbird, its dominance seems to increase when the species goes to the feeder with its offspring.

#### MANAGEMENT RECOMMENDATIONS

The results of this study show that it is possible to manipulate the functioning of the feeder to: 1) increase the diversity of species and the number of individuals that visit it; 2) to favor those desirable species, and create conditions not to attract undesirable ones. All the species that approached the feeder are native and although none of them is threatened in any degree, several are affected by the urbanization process, if we take into account their absence or scarcity in more central areas of the city of Guanare, according to the study by Seijas *et al.* (2011). This is the case of large birds such as the Crested Oropendola (*Psaracolius decumanus*) and the Yellow-rumped Cacique; or medium and small size birds such as the Silver-beaked Tanager (*Ramphocellus carbo*) or the Thick-billed Euphonia. According to the aforementioned study, very common species in the city also came to the feeder, such as the Tropical Mockingbird, the Blue-gray Tanager or the Saffron Finch; but the use of fruits exclusively to attract birds to the feeder, we suppose, have kept away omnivorous birds such as the domestic pigeon (*Columba livia*) and the Grackle (*Quiscalus lugubris*), species very common in Guanare.

We found that both the type of fruit offered and the way the pieces are arranged in the feeder influence the abundance and diversity of species that visit it, and although there is still much to know about how these variables interact, an obvious recommendation is to place several types of fruit simultaneously and to separate them, to reduce negative interactions among birds. In the few recommendations that have been published in Venezuela on the installation of bird feeders, the convenience of locating them near bushes or even in the shade of trees has been pointed out (Phelps 1999, Caula & Manara 2015). In our study we did not detect differences in the abundance and variety of birds that visit the feeder when it was in the open sky or under the shade of a tree, but our observations were always made during the first hour after sunrise. Practical reasons, such as protecting food from drying out or from rain, suggest that placement in the shade is convenient.

This research on birds visiting a feeder is only intended to be a beginning. Hopefully, it will encourage other researchers to conduct new studies that overcome its failures and limitations to answer new questions. In our case, the execution and analysis of new efforts to cover the rainy season are pending.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

Two anonymous referees made useful observations and recommendations on earlier versions of this paper.

## REFERENCES

- Adams, L. W. 2005. Urban wildlife ecology and conservation: A brief history of the discipline. *Urban Ecosystems* 8: 139–156.
- Akinnifesi, F. K., G. W. Sileshi, O. C. Ajayi, A. I. Akinnifesi, E. G. de Moura, J. F. P. Linhares, & I. Rodrigues. 2009. Biodiversity of the urban homegardens of São Luis city, Northeastern Brazil. *Urban Ecosystems* DOI 10.1007/s11252-009-0108-9.
- Audubon. [n/d]. *Las aves entran en las escuelas: Manual para facilitadores del programa de educación ambiental*. Caracas: Fundación Polar y Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela. 107 pp.
- Aveledo, R. 1968. Aves comunes del valle de Caracas. pp. 327–407. *In: Estudio de Caracas. Ecología vegetal y fauna*. Caracas: Ediciones de la Biblioteca, Universidad Central de Venezuela.
- Belloq, M. I., L. M. Leveau & J. Filloy. 2017. Urbanization and bird communities: spatial and temporal patterns emerging from Southern South America. pp. 35–54. *In: Murgui, E. & M. Hedblom (eds.). Ecology and conservation of birds in urban environments*. Cham, Switzerland: Springer International Publishing AG.
- Bosque, C. & R. Calchi. 2003. Food choice by Blue-grey tanagers in relation to protein content. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 135: 321–327.
- Burton, D. & K. A. Doblar. 2004. Morbidity and mortality of urban wildlife in the midwestern United States. I. pp. 171–181. *In: Proceedings of the 4th International Symposium on Urban Wildlife Conservation*. Tucson, Arizona.
- Caula, S. & B. Manara. 2015. *Aves en libertad: 24 especies comunes de Venezuela*: Caracas: Fundación BBVA Provincial, 19 pp.
- Cecil, K. 2002. Urban wildlife: challenges and opportunities: University of Illinois, Urbana. *Local Government Information and Education Network (LGIEN) Fact Sheet* 2002-14. 3 pp.
- Chace, J. F. & J. J. Walsh. 2004. Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning* 74: 46–79.
- Corlett, R. T. 2011. How to be a frugivore (in a changing world). *Acta Oecologica* 37: 674–681.
- Dunkley, L. & M. R. L. Cattet. 2003. A comprehensive review of the ecological and human social effects of artificial feeding and baiting of wildlife. *Canadian Cooperative Wildlife Health Centre: Newsletters & Publications* 21: 1–68.
- Echeverría, A. I. & A. I. Vassallo. 2008. Novelty responses in a bird assemblage inhabiting an urban area. *Ethology* 114: 616–624.
- Evans, K. L., S. E. Newson & K. J. Gaston. 2009. Habitat influences on urban avian assemblages. *Ibis* 151: 19–39.
- Faeth, S. H., C. Bang & S. Saari. 2011. Urban biodiversity: patterns and mechanisms. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223: 69–81.
- Fleming, T. H. 1979. Do tropical frugivores compete for food? *American Zoologist* 19: 1157–1172.
- Foster, M. 1987. Feeding methods and efficiencies of selected frugivorous birds. *Condor* 89: 566–580.
- Fuller, R. A., P. H. Warren, P. R. Armsworth, O. Barbosa & K. J. Gaston. 2008. Garden bird feeding predicts the structure of urban avian assemblages. *Diversity and Distributions* 14: 131–137.
- Galbraith, J. A., D. N. Jones, J. R. Beggs, K. Parry & M. C. Stanley. 2017. Urban bird feeders dominated by a few species and individuals. *Frontiers in Ecology and Evolution* 5 (81): 1–15.
- Gaston, K. J., R. A. Fuller, A. Loram, C. MacDonald, S. Power & N. Dempsey. 2007. Urban domestic gardens (XI): variation in urban wildlife gardening in the United Kingdom. *Biodiversity and Conservation* 16: 3227–3238.
- Gaston, K. J., R. M. Smith, K. Thompson & P. H. Warren. 2005. Urban domestic gardens (II): experimental tests of methods for increasing biodiversity. *Biodiversity and Conservation* 14: 495–413.
- Goddard, M. A., A. J. Dougill & T. G. Benton. 2009. Scaling up from gardens: biodiversity conservation in urban environments. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 90–98.
- Gowen, J. 2004. Texas urban wildlife program networking success - getting the job done with outside help. pp. 368. *In: Proceedings of the 4th International Symposium on Urban Wildlife Conservation*. May 1-5, 1999, Tucson, Arizona.
- Grant, P. R. 1986. *Ecology and evolution of Darwin's finches*. New Jersey: Princeton University Press. 458 pp.
- Grimm, N. B., S. H. Faeth, N. E. Golubiewski, C. L. Redman, J. Wu, B. X. & J. M. Briggs. 2008. Global change and the ecology of cities. *Science* 319: 756–760.
- Hammer, O. 2020. *Past: PAleontological STatistics. Version 4.02 reference manual*. Oslo, Norway: Natural History Museum, University of Oslo.
- Hammer, O., D. A. T. Harper & P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistical software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4: 9.
- Hilty, S. L. 2003. *Birds of Venezuela*. Princeton: Princeton University Press. 878 pp.
- Hostetler, M. E., G. Klowliden, S. Webb Miler & K. N. Youngentob. 2003. Landscaping backyards for wildlife: Top ten tips for success. University of Florida, Gainesville. *IFAS Extension* (Cir 1429): 1–9.
- Hurd, P. L. & M. Enquist. 2001. Threat display in birds. *Canadian Journal of Zoology* 79: 931–942.
- Ishigame, G. & G. S. Baxter. 2007. Practice and attitudes of suburban and rural dwellers to feeding wild birds in Southeast Queensland, Australia. *Ornithological Science* 6: 11–19.
- Jackson, S., S. W. Nicolson & C. N. Lotz. 1998. Sugar preferences and “side bias” in cape sugarbirds and lesser double-collared sunbirds. *The Auk* 151: 156–165.
- Kantak, G. E. 1979. Observations on some fruit-eating birds in Mexico. *The Auk* 96: 183–186.
- Klem, D. J. 2008. Avian mortality at windows: the second largest human source of bird mortality on earth. *Proceedings of the Fourth International Partners in Flight Conference*: 244–251.



- Leck, C. F. 1972. Seasonal changes in feeding pressures of fruit- and nectar-eating birds in Panamá. *Condor* 74: 54–60.
- Leveau, L. M. & C. M. Leveau. 2004. Comunidades de aves en un gradiente urbano de la ciudad de Mar del Plata, Argentina. *Hornero* 19: 13–21.
- Levey, D. J. 1987. Sugar-testing ability and fruit selection in tropical fruit-eating birds. *The Auk* 104: 173–179.
- Levín, L., L. Fajardo & N. Ceballos. 2000. Orden de llegada y agresiones en aves urbanas en una fuente de alimento controlada. *Ecotropicos* 13: 75–80.
- Marzluff, J. M. 2005. Island biogeography for an urbanizing world: how extinction and colonization may determine biological diversity in human-dominated landscapes. *Urban Ecosystems* 8: 157–177.
- Miller, J. R. 2005. Biodiversity conservation and the extinction of experience. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 430–434.
- Orros, M. E., R. L. Thomas, G. J. Holloway & M. D. E. Fellowes. 2015. Supplementary feeding of wild birds indirectly affects ground beetle populations in suburban gardens. *Urban Ecosystems* 18: 465–475.
- Phelps, K. 1999 [1954]. *Aves venezolanas: cien de las más conocidas*. Caracas: Armitano Editores, C.A. 103 pp.
- Rose, P. & L. Soole. 2020. What influences aggression and foraging activity in social birds? Measuring individual, group and environmental characteristics. *Ethology* 126: 900–913.
- Sainz-Borgo, C. 2017. Estudio del comportamiento de aves que visitan una fuente artificial de alimento. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas* 50(3): 212–224.
- Sainz-Borgo, C., G. A. Benaim, Z. Díaz, A. M. Fernandes, I. Formoso, M. L. González-Azuaje, S. Marín, L. M. Montilla, F. Riera, A. Rivera, I. Santana & E. Sardinha. 2018. Avifauna de zonas verdes de la ciudad de Caracas: un estudio comparativo. *Acta Biológica Venezuelica* 38: 127–145.
- Sainz-Borgo, C. & L. E. Levín. 2012. Análisis experimental de la función antidepredadora del agrupamiento en aves que visitan una fuente de alimento. *Ecotropicos* 25: 15–21.
- Sanz, V. & S. Caula. 2014. Assessing bird assemblages along an urban gradient in a Caribbean island (Margarita, Venezuela). *Urban Ecosystems*: doi 10.1007/s11252-11014-10426-11254.
- Schaefer, H. M., V. Schmidt & F. Bairlein. 2003. Discrimination abilities for nutrients: which difference matters for choosy birds and why? *Animal Behaviour* 65: 531–541.
- Seijas, A. E., A. Araujo Quintero, J. J. Salazar Gil & D. Pérez Aranguren. 2011. Aves de la ciudad de Guanare, Portuguesa, Venezuela. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas* 45: 51–72.
- Seijas, A. E., & S. F. Seijas-Falkenhagen. 2020. *Fauna de mi casa*. Columbia, S.C. (USA): Kindle Direct Publishing (KDP). 136 pp.
- Senar, J. C., M. Camerino & N. B. Metcalfe. 1989. Agonistic interactions in siskin flocks: Why are dominants sometimes subordinate? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25: 141–145.
- Shelley, E. L., M. Y. U. Tanaka, A. R. Ratnathican & D. T. Blumstein. 2004. Can Lanchester's law help explain interspecific dominance in birds? *Condor* 106: 395–400.
- Soriano, P., M. E. Naranjo, C. Rengifo, M. Figuera, M. Rondón & R. L. Ruiz. 1999. Aves consumidoras de frutos de cactáceas columnares del enclave semiárido de Lagunillas, Mérida, Venezuela. *Ecotropicos* 12: 91–100.
- Tablado-Almeda, Z. 2006. *Factors affecting bird populations in the city of Edmonton, Alberta*. Edmonton, Canada: Department of Biological Sciences. 60 pp.
- Thomas, J. W., R. O. Brush & R. M. DeGraaf. 1973. The National Wildlife Federation says: Invite wildlife to your backyard. *National Wildlife Magazine* 11: 5–16.
- Tryjanowski, P., P. Skórka, T. H. Sparks, W. Waldemar Biaduń, T. Brauze, T. Hetmański, R. Martyka, P. Indykiewicz, Ł. Myczko, P. Kunysz, P. Kawa, S. Czyż, P. Czechowski, M. Polakowski, P. Zduniak, L. Leszek Jerzak, T. Janiszewski, A. Goławski, L. Duduś, J. J. Nowakowski, A. Wuczyński & D. Wysocki. 2015. Urban and rural habitats differ in number and type of bird feeders and in bird species consuming supplementary food. *Environmental Sciences Pollution Research* 22: 15097–15103.
- UN. 2019. *United Nations: World urbanization prospects. The 2018 revision*. New York: Department of Economics and Social Affairs. Population Division (ST/ESA/SER.A/420).
- Wallace, M. P. & S. A. Temple. 1987. Competitive interactions within and between species in a guild of avian scavengers. *The Auk* 104: 290–295.
- Warren, P. S., S. Harlan, C. G. Boone, S. B. Lerman, E. Shochat & A. P. Kinzig. 2010. Urban ecology and human social organisation. pp. 172–201. In: K. J. Gaston (ed.). *Urban ecology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Wojczulanis-Jakubas, K., M. Kulpinska & P. Minias. 2015. Who bullies whom at a garden feeder? Interspecific agonistic interactions of small passerines during a cold winter. *Journal of Ethology* 33: 159–163.

# Diversidad de especies y estructura del ensamblaje de mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea) en un paisaje de bosque nublado periurbano en la Cordillera de la Costa, Venezuela

Species diversity and structure of a butterfly assemblage (Lepidoptera: Papilionoidea) in a peri-urban cloud forest landscape in the Cordillera de la Costa Venezuela

Indiana Cristóbal Ríos-Málaver<sup>1,2</sup>, Camilo Andrés Olarte-Quiñonez<sup>3,4</sup> & Ángel L. Vilorio<sup>1,5</sup>

<sup>1</sup>Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC).  
Km 11 carretera Panamericana, Altos de Pipe, estado Miranda 1204, Venezuela.

<sup>2</sup>Investigador Asociado, Laboratorio de Entomología, Colección CEBUC,  
Programa de Biología, Universidad de Caldas, Manizales, Colombia.

<sup>3</sup>Grupo de Investigación en Ciencias Biológicas, MAJUMBA, Universidad Francisco de Paula Santander, San José de Cúcuta, Colombia.

<sup>4</sup>Investigador Asociado, Laboratorio de Entomología, Universidad de Pamplona, Colombia.

<sup>5</sup>Simon Bolívar Professor (2019-2020), Centre of Latin American Studies, University of Cambridge,  
Alison Richard Building, 7 West Road, Cambridge CB3 9DT, Reino Unido.

Correspondencia: I. C. Ríos-Málaver: [cristomelidae@gmail.com](mailto:cristomelidae@gmail.com)

(Recibido: 10-08-2020 / Aceptado: 30-11-2020 / En línea: 26-02-2021)

## RESUMEN

Para caracterizar la diversidad, estructura y composición del ensamblaje de especies de mariposas diurnas (Lepidoptera: Papilionoidea), se realizaron capturas estandarizadas durante doce meses (junio 2012-mayo 2013) en dos sitios de un paisaje de bosque nublado en la Cordillera de la Costa, norte de Venezuela (Altos de Pipe, 1.450 y 1.650 m s.n.m., Municipio Los Salias, estado Miranda). Los resultados arrojaron 4.859 individuos distribuidos en 230 especies, 173 géneros, 18 tribus, 21 subfamilias, y seis familias. Sumando a ello los registros históricos de este sector geográfico, el inventario taxonómico ascendió a 267 especies. Aunque la diversidad alfa evaluada resultó similar en los dos sitios, la estructura y la composición del ensamblaje de mariposas reflejaron diferencias entre ellos en cuanto a taxones abundantes y raros. La residencia de especies indicadoras del buen estado de salud de este tipo de bosque, es una señal de que los fragmentos boscosos estudiados son importantes como refugios locales de mariposas. El registro de los patrones de diversidad en Altos de Pipe, con componentes notables de especies raras y endémicas de la Cordillera de la Costa o del territorio venezolano, es un primer paso para entender y predecir el comportamiento y la funcionalidad de las comunidades de mariposas en fragmentos de bosque nublado periurbanos en la región Neotropical.

**Palabras clave:** Altos de Pipe, bosque montano neotropical, endemismo, Hesperiiidae, inventario taxonómico, Lycaenidae, montañas, Nymphalidae, Papilionidae, Pieridae, Riordinidae.

## ABSTRACT

To characterize the diversity, structure and composition of the assemblage of diurnal butterfly species (Lepidoptera: Papilionoidea), standardized captures were made for twelve months (June 2012-May 2013) in two sites of a cloud forest landscape in the Cordillera de la Costa, northern Venezuela (Altos de Pipe, 1,450 and 1,650 m asl, Los Salias Municipality, Miranda state). The results yielded 4,859 individuals distributed in 230 species, 173 genera, 18 tribes, 21 subfamilies, and

six families. Adding to this the historical records for this geographic sector, the taxonomic inventory amounted to 267 species. Although the alpha diversity evaluated was similar in the two sites, the structure and composition of the butterfly assemblage reflected differences between them in terms of abundant and rare taxa. The residence of species that indicate the good health of this type of forest is a sign that the forest fragments studied are important as local refuge for butterflies. The recording of diversity patterns in Altos de Pipe, with notable components of rare and endemic species of the Cordillera de la Costa or of the Venezuelan territory, is a first step to understand and predict the behavior and functionality of the butterfly communities in peri-urban cloud forest fragments in the Neotropical region.

**Keywords:** Altos de Pipe, endemism, Hesperidae, Lycaenidae, mountains, Neotropical montane forest, Nymphalidae, Papilionidae, Pieridae, Riodinidae, taxonomic inventory.

## INTRODUCCIÓN

Las regiones montañosas tropicales poseen gradientes ambientales y una gran productividad primaria a lo largo de su geomorfología escarpada (Merckx *et al.* 2015), lo cual le confiere a estos paisajes un importante nivel de heterogeneidad al igual que en los demás tipos de bosque húmedo tropical, convirtiendo las formaciones vegetales montañosas en un importante reservorio genético dotado de una alta diversidad de especies endémicas y de gran valor para su conservación (Ataroff 2001, Kesler & Kluge 2008). Sin embargo, las diferentes actividades humanas como la agricultura y el acelerado crecimiento de las áreas urbanas, han dejado como resultado la modificación del bosque nublado natural, dando paso a una matriz de fragmentos aislados. Estos procesos de transformación son una de las principales causas de la pérdida de la biodiversidad en todos los niveles taxonómicos, la cual se incrementará de manera exponencial a niveles severos durante las próximas décadas (Nichols *et al.* 2007).

En Venezuela los bosques nublados, se distribuyen mayormente sobre la Cordillera Andina de Mérida y la Serranía de Perijá, con fracciones considerables al Norte, en la Sierra de San Luis (Falcón), a lo largo de la Cordillera de la Costa (incluyendo la Serranía del Turimiquire y el macizo de Caripe), y en zonas montañas aisladas como el Cerro Santa Ana en la Península de Paraguaná, Cerro El Copey en la Isla de Margarita y al sur en la región del Escudo Guayanés, en la Provincia del Pantepui (Costa *et al.* 2014), notablemente en la Sierra de Lema, Roraima-Kukenán y los macizos de Chimantá y Auyán Tepui (Bolívar), Duida-Marahuaca y el cerro de la Neblina (Amazonas) (Oliveira-Miranda *et al.* 2010, Ataroff & García-Núñez 2013). Aunque el 89% de la extensión de este paisaje en Venezuela goza de alguna figura de protección siguiendo el criterio C1(b) de la UICN (Oliveira-Miranda *et al.* 2010) Rodríguez *et al.* (2010) afirman que atendiendo el criterio A4, a escala nacional los bosques nublados también califican como Vulnerables (VU). La vulnerabi-

lidad de los ensamblajes de mariposas en los ecosistemas de montaña, está asociada al crecimiento desmedido de las zonas agrícolas y urbanas que han dado paso a procesos de transformación, más notorios en las zonas circundantes a las grandes concentraciones urbanas (Marín *et al.* 2014, Kawahara *et al.* 2021). El Distrito Capital, y los municipios circundantes del estado Miranda, que conforman la ciudad de Caracas, Venezuela, suman una población de 3,2 millones de habitantes y un área aproximada de 433 km<sup>2</sup>, de los cuales 63 km<sup>2</sup> corresponden al paisaje de bosque nublado (Oliveira-Miranda *et al.* 2010). Este paisaje persiste a través de fragmentos generados por la intervención de la vegetación para la construcción de infraestructura vial, la instalación de torres para las telecomunicaciones y el desarrollo de asentamientos humanos.

Los inventarios de biodiversidad focalizados en grupos taxonómicos a escala local, son considerados una estrategia importante para incrementar el conocimiento de los patrones de diversidad de especies (Fleishman *et al.* 2005, Ribeiro *et al.* 2015) y ofrecer información clave para la toma de decisiones y estrategias de gestión de unidades de conservación que garanticen la persistencia de la biodiversidad y su conectividad (Gradstein 2008, Uehara-Prado *et al.* 2009, Pereira-Santos *et al.* 2016). Investigaciones recientes, han revelado la dramática declinación de la riqueza, abundancia y biomasa de insectos voladores en las diferentes regiones del mundo durante las décadas recientes, tanto en zonas templadas como en regiones tropicales (Sánchez-Bayo & Wyckhuys 2019, Cardoso *et al.* 2020, Hausmann *et al.* 2020, Janzen & Hallwachs 2021). Esta problemática, hace imperante la necesidad de monitorizar y documentar cuantitativa y cualitativamente los patrones de diversidad en diferentes grupos de insectos (Hausmann *et al.* 2020). Tal registro permitiría implementar estrategias para mitigar la declinación de estos organismos, que son esenciales para los ecosistemas (Kawahara *et al.* 2021).

Las mariposas diurnas (Lepidoptera: Papilionoidea), representan alrededor del 12% de las especies de lepidópteros actualmente conocidas (van Nieuwerkerken *et al.*



2011). Por sus diferentes atributos ecológicos y su sensibilidad ante los disturbios de sus ambientes naturales, las mariposas diurnas son un grupo ampliamente usado como indicadores de diversidad y conservación de sus hábitats (DeVries 1987, Kremen 1992, DeVries *et al.* 1997, Freitas *et al.* 2003, Lomov *et al.* 2006, González-Valdivia *et al.* 2011, van Swaay *et al.* 2015, Wiemers *et al.* 2018), por lo cual el inventario de sus comunidades con medidas de la diversidad, constituye una herramienta importante para evaluar la salud de un ecosistema (Pollard & Yates 1994, Pereira-Santos *et al.* 2016, Vieira *et al.* 2020, Freitas *et al.* 2020). Además, son componentes fundamentales de los ambientes naturales, debido a su papel relevante en la transformación de materia vegetal y animal, y conforman uno de los grupos de insectos más diversificados en cuanto a los roles ecológicos que desempeñan, especialmente en la región Neotropical (Brown, Jr. 1997, Freitas *et al.* 2006, Bonebrake 2010, Freitas *et al.* 2020).

El uso de las mariposas en estudios de diversidad se debe, principalmente, a que su riqueza, composición y abundancia están relacionadas con características bióticas y abióticas del hábitat como la estructura del paisaje, diversidad, composición y estructura vegetal, interacciones tróficas de la comunidad y/o variaciones climáticas (DeVries *et al.* 1997, Marín *et al.* 2014, Freitas *et al.* 2020). A pesar de esto aún son deficientes los datos disponibles que describen los patrones de diversidad espacial y temporal de especies de mariposas diurnas, especialmente en regiones montañosas, razón por la cual existe un gran interés por conocer dichos patrones a nivel local y regional en estos ecosistemas (Lamas 2000). Para Venezuela solo se conoce el estudio ecológico sobre mariposas de la subtribu Pronophilina (Satyrinae), realizado en Monte Zerpa, en un paisaje montano en la Cordillera de Mérida (Pyrz & Wojtuziak 2002). Teniendo en cuenta lo anterior, se diseñó un estudio de campo con el objetivo de describir la diversidad, estructura y composición del ensamblaje de mariposas presentes en dos puntos de muestreo dentro del paisaje de bosque nublado periurbano de Altos de Pipe (1.450-1.650 m s.n.m.), localidad sobre la carretera Panamericana, 11 km al suroeste de la Ciudad de Caracas. Así mismo, contribuir al inventario regional de este grupo de insectos en la Cordillera de la Costa, y resaltar la importancia de esta zona boscosa para la conservación de las especies de mariposas endémicas en la región de Caracas.

## METODOLOGÍA

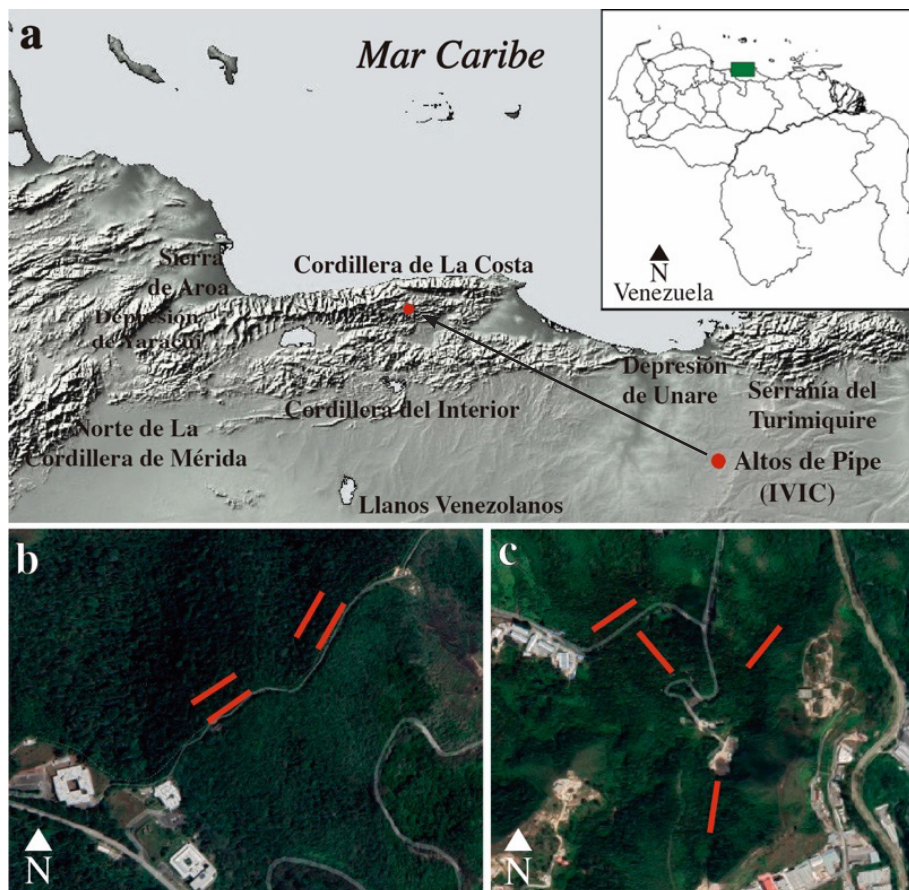
El área de este estudio corresponde al paisaje de bosque nublado de Altos de Pipe, el cual se ubica al suroccidente de la ciudad de Caracas, sobre los kms 10 a 12 en la carre-

tera Panamericana, vía San Antonio de los Altos, Municipio Los Salias, Estado Miranda. Esta área cuenta con un promedio histórico de precipitación anual de aproximadamente 1.100mm y un promedio de temperaturas mensuales de 16,1°C, con una temperatura media máxima de 22°C y mínima de 12°C (Gordon *et al.* 1994). Dentro de ella se seleccionaron dos sitios boscosos, uno ubicado sobre la porción más elevada de los predios del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), en terreno inmediato al norte del Centro de Ecología, a una altitud de 1.650 m s.n.m. Este sector es uno de los puntos más altos en la zona de Altos de Pipe con coordenadas: 10° 24' 03,97" N; 66° 38' 40,40" O (Fig. 1). El segundo sitio se ubicó en la parte baja del instituto en el sector conocido como Guayabal, a una elevación de 1.450 m s.n.m., a los 10° 23' 173" N; 66° 58' 06,80" O (Fig. 1). De acuerdo con su composición florística y condiciones fisiográficas, esta zona está ubicada dentro de la formación vegetal de bosque montano de niebla según las clasificaciones de Huber (1997) y Ataroff & García-Núñez (2013). Algunos estudios realizados en esta región muestran que la vegetación en Altos de Pipe posee una variedad notable de hábitats debido a las distintas fases de sucesión de la vegetación (Marulanda 1997), donde los dos sitios seleccionados sustentan bosques secundarios con una edad superior a los 50 años.

El bosque nublado de Altos de Pipe, está caracterizado por tener un estrato emergente dominado por *Aspidosperma fendleri* Woodson (Apocynaceae) y *Podocarpus pittieri* J. T. Buchholz & N. E. Gray (Podocarpaceae) cuya altura puede alcanzar entre 20 a 25 m (Flores 1992). El dosel en este paisaje está compuesto por *Gaffenridia latifolia* Naud (Melastomataceae) *Protium tovarense* Pittier (Burseraceae), *Richeria grandis* Vahl (Phyllanthaceae), *Byrsonima reticulata* Klotzsch & H.Karst. ex Griseb. (Malpighiaceae), *Tetrorchidium rubrivervium* Poepp & Endl. (Euphorbiaceae) y *Erythroxyllum amazonicum* Peyr. (Erythroxylaceae), mientras que el sotobosque está constituido por *Palicourea fendleri* Standl. (Rubiaceae), *P. angustifolia* Kunth, palmas y helechos arborecentes (Flores 1992).

### Recolección de muestras de mariposas

El trabajo de campo fue realizado durante un periodo de 12 meses (mayo de 2012 a abril de 2013), con ocho días de muestreo mensuales, cuatro por cada sitio de estudio. Se totalizaron así 96 días de muestreo, cubriendo la época lluviosa (mayo-octubre) y seca (noviembre-abril), según lo señalado previamente como resultado de un estudio climático local (Gordon *et al.* 1994). Mediante la metodología de búsqueda activa con red manual (Polard & Yates 1994, Sparrow *et al.* 1994, van Swaay *et al.* 2015, Freitas *et al.* 2020), se recolectaron todos los individuos posibles al vue-



**Figura 1.** a. Ubicación del área de estudio, Altos de Pipe, Venezuela. b. Vista aérea del fragmento de bosque nublado aledaño al Centro de Ecología del IVIC a 1.650m s.n.m. c. Vista aérea del fragmento de bosque nublado en el sector de Guayabal a 1.450 m s.n.m. Las líneas rojas señalan la ubicación de los transectos de 100 × 10m para la recolección de especies de mariposas dentro de las áreas boscosas evaluadas (imágenes satelitales de libre acceso: <https://earth.google.com/>)

lo y perchados en la vegetación, entre las 9:00 y las 17:00 horas, lapso de máxima actividad en la mayoría de las especies de mariposas diurnas, para un total de ocho horas/hombre por cada día de recolección, con un esfuerzo de muestreo de una persona por día y un total de 1.728 horas de muestreo efectivo. En este procedimiento, se ubicaron cuatro transectos de 100 × 10m (Villareal *et al.* 2004, van Swaay *et al.* 2015) abarcando un área total menor a una hectárea en cada punto de muestreo. Los transectos fueron dispuestos dentro y fuera del bosque, aprovechando también los caminos, senderos y las zonas de transición entre bosque y zonas despejadas (carreteras, y claros de bosque), con la finalidad de cubrir diferentes hábitats y el mayor número de especies posibles (Caldas & Robbins 2003).

Cada ejemplar capturado se conservó en sobres de papel encerado con los siguientes datos ecológicos: altura en la que se encontraba posado el individuo sobre la vegetación, hora, fecha, temperatura ambiental, humedad ambiental relativa, metodología de recolección y sitio de recolección.

Adicionalmente y para complementar el inventario de especies, en cada sitio de muestreo se ubicaron 10 trampas tipo Van Someren-Rydon (Rydon 1964, DeVries *et al.* 1997, 1999, 2009, Freitas *et al.* 2014, van Swaay *et al.* 2015, Freitas *et al.* 2020) cebadas con 200 gr de fruta en descomposición (plátano con caña de azúcar y aguardiente) (Freitas *et al.* 2014). Las trampas estuvieron separadas entre sí al menos 50 m (Villareal *et al.* 2004, Freitas *et al.* 2014), y dispuestas en las ramas de los árboles entre 2 y 8 m de altura, dentro y en el borde del bosque, y separadas de los transectos de recolección con red manual para minimizar la interferencia de uno a otro método. Las trampas estuvieron desplegadas y en actividad durante ocho horas por día de muestreo, siendo recibidas y revisadas diariamente al final de la jornada para extraer las mariposas capturadas.

Las recolectas se hicieron con la licencia de caza científica N° I-177, otorgada por la Oficina Nacional de Diversidad Biológica del Ministerio del Poder Popular para el Ambiente (Caracas, Venezuela).

*Identificación taxonómica de las muestras*

El material recolectado se trasladó al laboratorio, donde cada mariposa fue examinada individualmente, montada con alfiler, extendida, etiquetada y depositada en cajas entomológicas tipo Cornell, temporalmente en el laboratorio de Biología de Organismos del Centro de Ecología (IVIC), metodología estándar que puede ser consultada, por ejemplo, en Neild (1996) y en Chacón & Montero (2007). Posteriormente, se procedió a identificar cada individuo consultando descripciones originales, algunas claves ilustradas, trabajos monográficos y revisiones taxonómicas: Brown, Jr. & Fernández-Yépez (1985), DeVries (1987, 1997), Tyler, Brown, Jr. & Wilson (1994), Neild (1996, 2008), Willmott *et al.* (2001, 2019), Willmott (2003), Lamas (1999, 2003), Bollino & Costa (2007), Penz (2008), Orellana (2008), Viloria *et al.* (2010), Prieto (2011), Blandin *et al.* (2014), Neild & Balint (2014), Nakahara *et al.* (2015, 2019), Warren *et al.* (2016), Zacca *et al.* (2018, 2020a, b), Dias *et al.* (2019), Orellana *et al.* (2020) y Benmesbah *et al.* (2021), siguiendo en general la nomenclatura de Lamas (2004). Para la familia HesperIIDae seguimos la nomenclatura de Lamas (2004) modificada según los cambios propuestos por Zhang *et al.* (2019), Li *et al.* (2019) y Toussaint *et al.* (2020). Del mismo modo para la familia Riodinidae, se siguieron propuestas recientes como las de Seraphim *et al.* (2018) y Seraphim (2019). Algunas identificaciones se lograron mediante la consulta de expertos en ciertos grupos de mariposas de la región neotropical.

El material recolectado, montado e identificado durante este estudio se depositó en su totalidad en la colección de referencia del IVIC, en el Centro de Ecología.

*Análisis de datos*

Se obtuvieron los índices de diversidad alfa verdaderos en términos de números equivalentes (números de Hill) calculados a través del software estadístico iNEXT (<http://chao.stat.ntuh.edu.tw/inext/>) y verificados en R-project versión 3.0.2 (Jost 2007, Chao & Jost 2015, Hsieh *et al.* 2016). Estos números se calcularon en tres órdenes de diversidad; la diversidad en orden  $^0D$  (riqueza de especies), la diversidad  $^1D$  (exponencial del índice de Shannon,  $\exp H'$  que representa las especies comunes, y la diversidad  $^2D$  (el inverso del índice de Simpson) que representa a las especies dominantes del ensamblaje (Jost 2006, Chao & Jost, 2015; Hsieh *et al.* 2016). A partir de los valores obtenidos, se construyeron perfiles de diversidad mediante el trazado de los diferentes órdenes de diversidad para identificar los patrones de dominación de las comunidades de las mariposas diurnas en las diferentes escalas espacio-temporales (Jost 2006, Moreno *et al.* 2011, Olarte-Quiñonez

*et al.* 2016, Casas-Pinilla *et al.* 2017). Los órdenes de estas medidas de diversidad tienen diferentes niveles de sensibilidad a la abundancia relativa de cada especie,  $^0D$  considera a todas las especies con igual frecuencia,  $^1D$  pesa moderadamente la abundancia de las especies y puede ser interpretado como un índice que tiene en cuenta las especies típicas y, finalmente,  $^2D$  incluye sólo aquellas especies más abundantes. La relación de cambio entre cada uno de estos índices permite construir un perfil de diversidad donde las comunidades más equitativas presentan un reducido cambio entre cada orden de diversidad (Gotelli & Chao 2013, Marín *et al.* 2014).

Para conocer la complementariedad del muestreo, se realizó el análisis de completitud o cobertura del muestreo a través del paquete de acceso libre iNEXT (Chao & Jost, 2015, Hsieh *et al.* 2016). Para la diversidad de orden ( $^1D$ ) se empleó el estimador de Chao & Shen (2010) basado en el ajuste Horvitz-Thompson que permite la estimación del índice de Shannon cuando el número de especies y las abundancias reales de éstas son desconocidas. Para el orden de diversidad ( $^2D$ ) con el MVUE (Minimum Variance Unbiased Estimator) (Eq. 2.27 de Magurran 1988) un estimador no sesgado invariante al tamaño de la muestra (Gotelli & Chao 2013). Para estimar el número de especies, se empleó el estimador no paramétrico Chao 1 para obtener varianzas aproximadas de los perfiles de diversidad propuestos y para construir los intervalos de confianza asociados (Chao & Jost 2015). De esta manera, se contrastó la riqueza entre las comunidades bajo la misma cobertura de muestreo, lo que equivale a una medida de completitud que indica la proporción de la población (estadístico) perteneciente a las especies incluidas en la muestra (Good 1953).

Para conocer la estructura de la comunidad de mariposas se construyeron curvas de rango-abundancia para toda la comunidad y para cada sitio de estudio, a partir del ordenamiento de una matriz de abundancias absolutas (transformadas a  $\log_{10}$ ), donde se estableció el modelo de distribución que más se ajustó al ensamblaje, por medio de una prueba de  $\chi^2$  con la ayuda del programa PAST 3.02 (Hammer *et al.* 2001, Moreno 2001, Moreno *et al.* 2011).

## RESULTADOS

En nuestro trabajo de campo se registró un total de 4.859 individuos de mariposas adultas, distribuidas en seis familias, 21 subfamilias, 173 géneros y 230 especies (con 120 subespecies). El inventario de las mariposas logrado asciende a 267 especies, 129 subespecies y 194 géneros (Apéndice A), incluyendo dentro del listado taxonómico 37 especies, 8 subespecies y 21 géneros no recolectados



durante este estudio, pero registrados en el área mediante la revisión de material depositado en colecciones locales: Universidad Central de Venezuela (UCV), Colecciones Biológicas del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC) y en la colección personal de Andrés. M. Orellana (AO). Igualmente se referenciaron taxones registrados previamente en Altos de Pipe por Negishi (1972) y Vilorio *et al.* (2010).

La familia más dominante fue Nymphalidae con 2.462 muestras, representando el 50,6% del total de los individuos registrados, seguida por Pieridae ( $n=1127$ , 23,6%) y Hesperidae ( $n=893$ , 18,3%) (Fig. 2). Las familias con menor representación fueron Lycaenidae con  $n=244$  y 5,0%, seguida por Riodinidae con  $n=77$  y 1,5 %, y finalmente la familia Papilionidae con  $n=36$  y 0,7% respectivamente (Fig. 2). Los géneros con mayor número de especies fueron *Eurema* (Pieridae) ( $S=8$ ), *Urbanus* (Hesperidae) ( $S=6$ ), *Pteronymia* (Ithomiini) ( $S=5$ ) *Adelpha* (Limnitiidae) ( $S=5$ ) y *Arawacus* (Lycaenidae) ( $S=4$ ) (Apéndice A).

El grupo más dominante a nivel de subfamilias fue Satyrinae con 1.082 individuos que representaron el 22,2% del total de las especies, seguido por Coliadinae con  $n=722$  y 14,8%, Danainae con  $n=576$  y 11,8%, Hesperinae con  $n=416$  y 8,5%, Nymphalinae ( $n=243$  y 5,0%), Theclinae ( $n=170$  y 3,4%) y Dismorphiinae ( $n=119$  y 2,44%). Las subfamilias con menor porcentaje de representatividad fueron Papilioninae con ( $n=36$  y 0,7%), Cyrestinae ( $n=25$  y 0,5%), Heteropterinae ( $n=3$  y 0,6%), Apaturinae ( $n=1$  y 0,2%) y Nemeobiinae ( $n=1$  y 0,1%, respectivamente) (Fig. 3). Para este estudio el 97% de los individuos recolectados fueron machos, mientras que cerca del 3% de las muestras, estuvieron representadas por hembras.

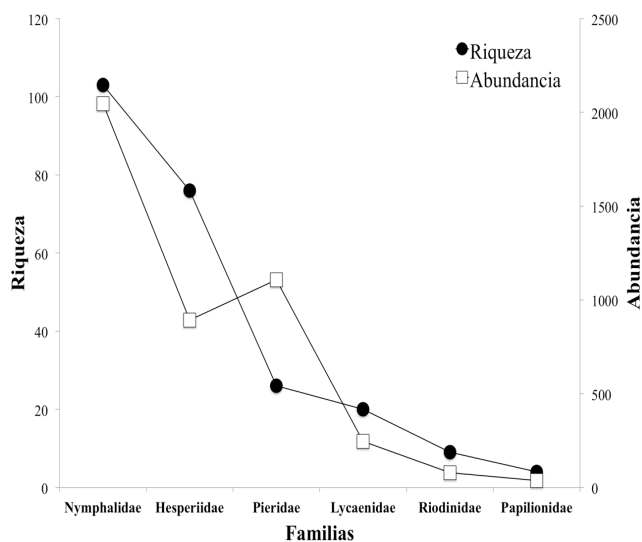


Figura 2. Distribución de la riqueza y abundancia de las familias de mariposas (Papilionoidea) a lo largo todo el periodo de muestreo (2012-2013), en el paisaje de bosque nublado de Altos de Pipe.

#### Cobertura del muestreo y estimación de la riqueza de especies

Se logró una completitud de 99,3%, lo cual significa que tanto el esfuerzo de muestreo relacionado con la riqueza de especies como la abundancia de los individuos recolectados, muestran valores significativos de las especies reales detectadas para la zona durante el periodo de estudio, por lo cual es poco probable encontrar más especies con una o dos muestras (Fig. 4). La asíntota obtenida a través del estimador de completitud Chao 1, indica la tendencia de la

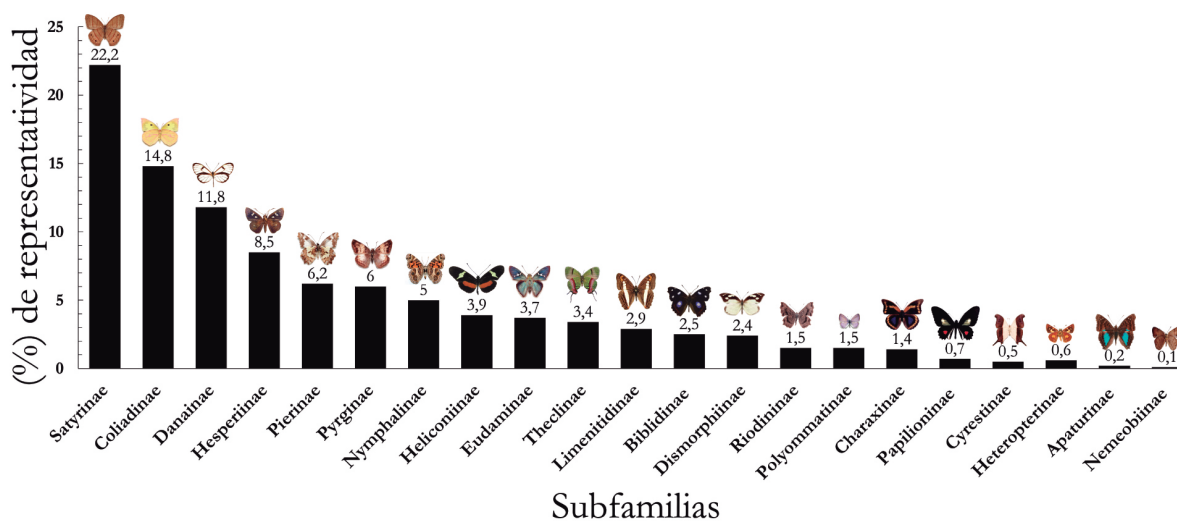


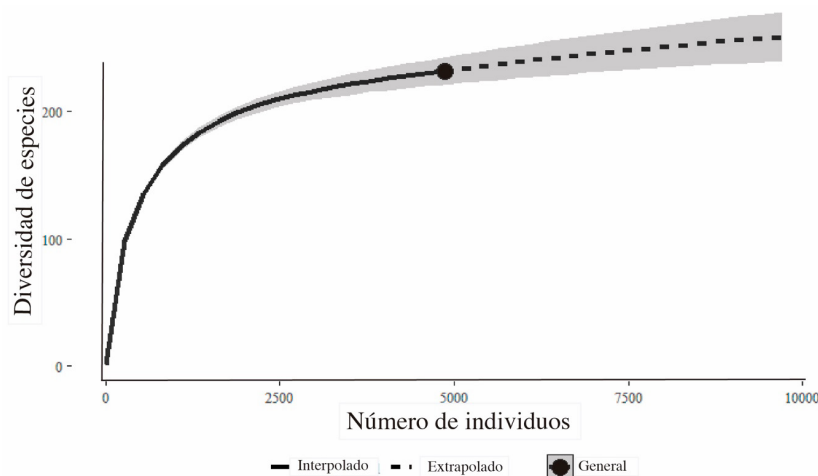
Figura 3. Distribución porcentual de las subfamilias de mariposas (Papilionoidea) a lo largo todo el periodo de muestreo (2012-2013), en el paisaje de bosque nublado de Altos de Pipe.

disminución de las especies con una muestra (singletones) y dos muestras (doubletones) por lo cual puede considerarse un buen indicador de la representatividad del muestreo (Villareal *et al.* 2004), aproximándose significativamente al número de especies de mariposas diurnas reales para esta zona.

Para las diversidades observadas y esperadas de todo el muestreo a partir del estimador no paramétrico Chao 1, el cual emplea la proporción de unidades de muestreo que contiene cada especie tomando todas las especies capturadas, los valores estimados para el orden de diversidad  ${}^0D$  mostraron que se encontró el 76,3% correspondiente a 230 especies observadas de las 304 especies que predice Chao 1 (Tabla 1). Esto significa que se detectó un porcentaje significativo de las especies de mariposas reales para toda el área de muestreo (Tabla 1). Para los órdenes de diversidad  ${}^1D$  y  ${}^2D$  con respecto a todo el ensamblaje de especies, los órde-

nes de diversidad estimada representaron el 96,9% para las especies abundantes y 99,2% de representatividad para las especies dominantes recolectadas (Tabla 1). Los valores de representatividad de  ${}^1D$  y  ${}^2D$  entre los sitios muestreados variaron entre un 86,6% y un 98,9% (Tabla 1), demostrando la buena representatividad del muestreo con respecto a las especies abundantes y dominantes de toda la comunidad.

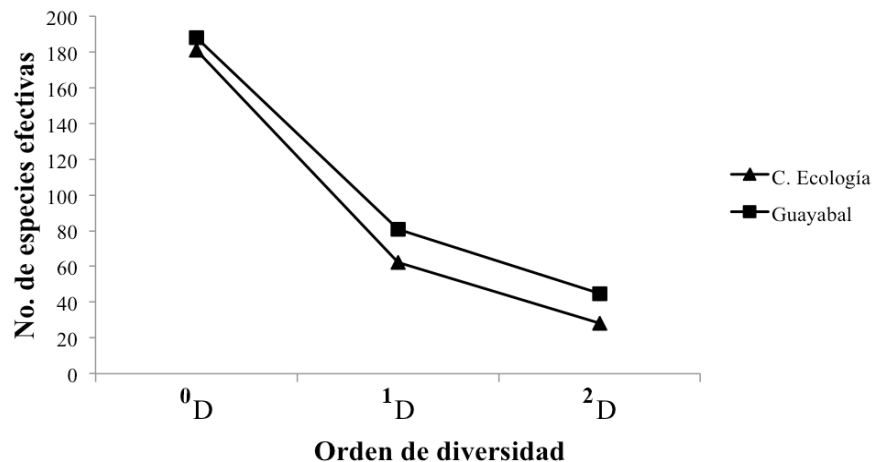
Con base en las diversidades observadas, calculadas en los órdenes de diversidad  ${}^0D$ ,  ${}^1D$  y  ${}^2D$ , se encontró que ambos sitios de estudio tuvieron valores de diversidad alfa muy similares, donde el sitio más diverso fue el sector de Guayabal con  ${}^0D=188$  especies efectivas, mientras que el bosque del Centro de Ecología contó con  ${}^0D=181$ , con apenas una diferencia de siete especies (Fig. 5). Con respecto a las especies comunes representadas por el orden de diversidad  ${}^1D$ , se encontraron valores de  ${}^1D=80,9$  especies



**Figura 4.** Curva de enriquecimiento y extrapolación basada en el tamaño de la muestra, para el ensamblaje de mariposas a lo largo del periodo de muestreo (2012-2013), en el paisaje de bosque nublado de Altos de Pipe, mediante el método de Chao & Jost (2015). La línea sólida de la curva representa la cobertura del muestreo (enriquecimiento), la línea punteada representa la extrapolación o estimación del estimador no paramétrico Chao 1. El área sombreada representa el 95% de los intervalos de confianza.

**Tabla 1.** Diversidad de especies observadas y estimadas (en términos de números efectivos), mostrando los valores obtenidos para todo el muestreo y para los sitios de estudio y el valor de la cobertura de muestreo con el método de Chao & Jost (2015).

	(H') Observada			*(H') estimada (% estimado)			Cobertura del muestreo
	${}^0D$	${}^1D$	${}^2D$	${}^0D$	${}^1D$	${}^2D$	
Todo el ensamblaje	230	85,04	40,11	*304,24 76,3%	*87,76 96,9%	*40,43 99,2%	
C. Ecología (1.650m)	181	62,2	28,2	*211 85,7%	*64,8 95,9%	*28,5 98,9%	99,3%
Guayabal (1.450m)	188	80,9	44,9	*217,3 86,6%	*84,5 94,7%	*45,7 98,2%	



**Figura 5.** Perfiles de diversidad alfa para los sitios de muestreo en el paisaje de bosque nublado de Altos de Pipe, IVIC;  $^0D$ . Riqueza de especies;  $^1D$ . Especies comunes, exp  $H'$ ;  $^2D$ . Especies dominantes.

efectivas para Guayabal, con la mayor diversidad; mientras que en el bosque del Centro de Ecología se detectaron  $^1D=62,2$  especies efectivas, siendo menos diverso. Del mismo modo los valores para el orden de diversidad  $^2D$  mostraron a Guayabal con  $^2D=44,9$  especies efectivas, como el sitio más diverso con respecto a las especies dominantes, mientras que el Centro de Ecología contó con cerca del 62,8% menos de las especies dominantes representadas por  $^2D=28,2$  especies efectivas (Fig. 5).

Aunque la diversidad alfa entre los dos sitios no mostró grandes variaciones en cuanto a los patrones de dominación del ensamblaje de especies de mariposas evidenciados en los perfiles de diversidad, las pequeñas diferencias en la riqueza y abundancia de especies entre sitios pueden estar relacionadas con la variación climática y de la estructura y composición vegetal, influenciadas posiblemente por los 200 metros de diferencia altitudinal entre los dos sitios evaluados, y adicionalmente por la historia y el grado de intervención de cada fragmento de bosque.

Con respecto a la estructura del ensamblaje total de especies muestreadas, la curva de distribución de las abundancias relativas mostró que la especie más abundante para todo el muestreo fue *Oressinoma typhla* Doubleday, [1855] (Nymphalidae: Satyrinae), con  $n=451$  individuos, representando el 9,2% del total de las especies encontradas en Altos de Pipe (Fig. 5). Otras especies consideradas como abundantes fueron *Eurema salome limoneus* (C. Felder & R. Felder, 1861) (Pieridae: Coliadinae) ( $n=287$  y 5,9%), *Hermeuptychia atalanta* (Butler, 1867) ( $n=280$  y 5,7%) y *Hyaliris coeno coeno* (Doubleday, 1847) (Nymphalidae: Ithomiini) con  $n=193$  individuos y un 3,9% del total de especies registradas. Para este estudio, se pueden considerar como especies comunes a *Leodonta dysoni dysoni* (Dou-

bleday, 1847) (Pieridae: Pierinae), con  $n=156$ , *Eurema albula marginella* (C. Felder & R. Felder, 1861) ( $n=135$ ), *Pyrgus oileus orcus* (Stoll, 1780) (Hesperiidae: Pyrginae) ( $n=131$ ) y *Heliconius clysonymus clysonymus* Latreille, [1817] (Nymphalidae: Heliconiinae) ( $n=122$ ), cuya abundancia representó entre el 3,2% y 2,5% del total de mariposas detectadas (Fig. 6). De las 230 especies recolectadas, 62 son consideradas como raras, por estar representadas únicamente por 1 a 5 individuos ( $n \leq 5$ ), según las categorías de DeVries *et al.* (1997, 2009). La incidencia de estas especies raras dentro del ensamblaje de mariposas representó el 26,7% del total de las especies encontradas (Fig. 6).

Dentro de estas mariposas se destaca la presencia de: *Mnestheus ittona* (Butler, 1870), *Diaeus lacaena* (Hewitson, 1869), *Pyrrhopyge thericles raymondi* Orellana, [2010] y *Amenis pionia pionia* Hewitson, 1857 para la familia Hesperiidae, *Opsiphanes cassina cassina* C. Felder & R. Felder, 1862, *Optimandes eugenia eugenia* (C. Felder & R. Felder, 1867), *Prepona laertes* (Hübner, [1811]), *Fountainnea glycerium venezuelana* (F. Johnson & W. Comstock, 1941), *Memphis philumena indigotica* (Salvin, 1869) y *Pteronymia alida alida* (Hewitson, 1855) para la familia Nymphalidae. *Esthemopsis jesse jesse* (Butler, 1870), *Siseme pallas* (Latreille, [1809]), *Euselasia venezolana venezolana* Seitz, 1913, *Rhetus dysonii dysonii* (Saunders, 1850), *Eveenus felix* Neild & Bálint, 2014, *Atlides polybe* (Linnaeus, 1763) y *Brevianta undulata* (Hewitson, 1867) para la familia Lycaenidae y *Enantia citrinella* (C. Felder & R. Felder 1861) en la familia Pieridae (Apéndice B).

Algunas especies raras en este muestreo como *Colobura dirce* (Linnaeus, 1758), *Consul fabius fabius* (Cramer, 1776), *Hypna rufescens* Butler, 1866, *Amiga indianacris-toi* Nakahara & Marín, 2019, *Pareuptychia ocirrhoe* (Fa-



bricius, 1776), *Biblis hyperia* (Cramer, 1779), *Callicore pitheas* (Latreille, [1813]), *Tithorea harmonia furia* Staudinger [1884] y *Taygetis laches* (Fabricius, 1793), fueron exclusivamente detectadas en el sector de Guayabal, siendo el sitio de menor altitud a 1.450 m s.n.m. (Apéndices A y B).

Para la estructura y composición del ensamblaje de mariposas entre los dos sitios, se encontró que ambos puntos de muestreo compartieron 136 especies, que representan una similitud en la composición a nivel espacial de 58,1% (Fig. 6). Siguiendo las categorías de abundancia propuestas por DeVries *et al.* (1997, 2009) donde se consideran especies comunes, aquellas con una abundancia mayor a 5 individuos y menor a 100 ( $n > 5 < 100$ ) el sector de Guayabal contó con 119 especies comunes y el Centro de Ecología con 98 (Fig. 7).

Del mismo modo, el sector de Guayabal contó con 73 especies raras, mientras que el sector del Centro de Ecología contó con 77 (Fig. 8). En total los dos sitios muestreados se compartieron 58 especies, dentro de las cuales se pueden mencionar como las más frecuentes a: *Adelpha alala alala* (Hewitson, 1847), *Adelpha irmina irmina* (Doubleday, [1849]), *Greta andromica andromica* (Hewitson, [1855]), *Memphis perenna austrina* (W. P. Comstock, 1961) y *Eunica carias cabira* C. Felder & R. Felder, 1861, en la familia Nymphalidae. Para la familia Pieridae, *Dismorphia medora medora* (Doubleday, 1844), *Catantix flisa briseis* Eitschberger & Racheli, 1998 y *Catantix hebra potamea* (C. Felder & R. Felder, 1861). En la familia Hesperidae, *Astraptes fulgerator* (Walch, 1775), *Urbanus viterboana* (Ehrmann, 1907), *Cobalopsis miaba* (Schaus, 1902) y para la familia Lycaenidae, *Leptotes cassius* (Cramer, 1775) y

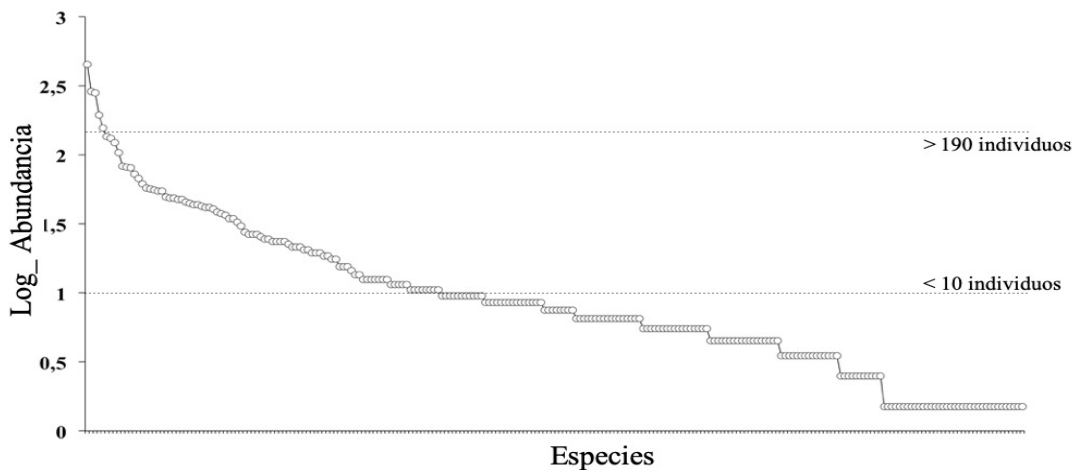


Figura 6. Curva de distribución de abundancias para el ensamblaje de mariposas diurnas a lo largo del periodo de muestreo (2012-2013), en el paisaje de bosque nublado de Altos de Pipe.

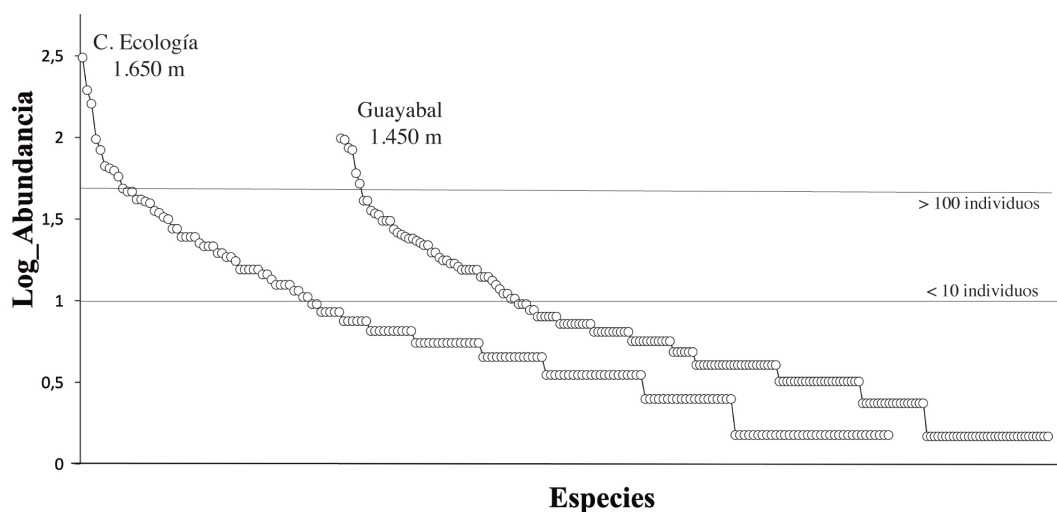


Figura 7. Comparación de la estructura del ensamblaje de mariposas diurnas a través de las curvas de distribución de abundancia para los dos sitios evaluados a lo largo del periodo de muestreo (2012-2013), en el paisaje de bosque nublado de Altos de Pipe.

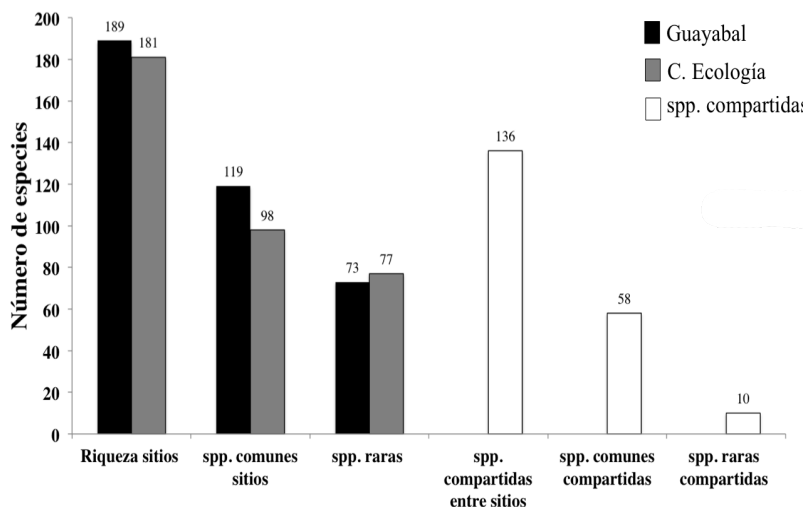


Figura 8. Número de especies de mariposas comunes, raras y compartidas entre los sitios evaluados en el paisaje de bosque nublado de Altos de Pipe.

*Ministrymon una una* (Hewitson, 1873) (Apéndice B). La única especie común entre los dos sitios fue *Emesis cypria* C. Felder & R. Felder, 1861, de la familia Riodinidae. La incidencia de esta familia fue especialmente rara durante todo el periodo de muestreo (Apéndice A).

Las especies compartidas consideradas como raras para este estudio con  $n \leq 3$  individuos fueron: *Adelpha lycorias lara* (Hewitson, 1850), *Opsiphanes cassina cassina* C. Felder & R. Felder, 1862, *Archaeoprepona demophon muson* (Fruhstorfer, 1905) y *Epiphile epicaste epicaste* Hewitson, 1857, en la familia Nymphalidae. Para la familia Hesperidae, *Cycloglypha thrasibulus thrasibulus* (Fabricius, 1793), *Perichares adela* (Hewitson, 1867), *Spathilepia clonius* (Cramer, 1775), *Dalla cypselus cypselus* (C. Felder & R. Felder, 1867) y *Lucida lucia scopas* (Mabille, 1891) mientras que para la familia Riodinidae sólo se compartió la especie *Rhetus dysonii dysonii* (Saunders, 1850) (Apéndice A).

## DISCUSIÓN

### *Patrones de diversidad y riqueza de especies de mariposas en Altos de Pipe*

Las especies detectadas para los bosques nublados de Altos de Pipe, representan el 8,6% de las especies de mariposas estimadas para Venezuela (Viloria, 2000, 2013). En comparación con estudios de diversidad de mariposas en paisajes montañosos de la región neotropical, la diversidad alfa de mariposas diurnas de Altos de Pipe ( $S=236$ ), es similar a la registrada por Tobar-L. *et al.* (2002) con 251 especies para el Río El Roble (Quindío) en la Cordillera Central de Colombia (1.700-2.000m s.n.m). Huertas & Ríos-Málaver (2006) encontraron 240 especies de maripo-

sas en las zonas premontanas de la Serranía de los Yariguíes, Cordillera Oriental colombiana (1.500-2.000 m s.n.m.); y en Bolivia Aguirre-Torres (2004) registró  $S=223$  especies en cuatro familias de mariposas en la cuenca del río Ichilo (1.400-1.900 m s.n.m.). El inventario realizado por Ríos-Málaver (2007) registró una diversidad similar de especies de mariposas ( $S=258$ ) en un fragmento de bosque subandino periurbano de la ciudad de Manizales, Colombia, en un gradiente altitudinal semejante al del presente estudio, a 1.750 m s.n.m. en promedio y con una composición de especies muy afín.

Con respecto a inventarios de mariposas realizados en Venezuela, Altos de Pipe se puede considerar como una localidad muy diversa en la Cordillera de la Costa en comparación al número de especies encontradas por Sandoval *et al.* (2007) en el Parque Nacional Henri Pittier (255 especies y 155 géneros de mariposas diurnas), que es un área protegida de mayor tamaño y mejor conservada. Esto denota el buen estado de conservación de los fragmentos de bosque nublado de Altos de Pipe, y su importancia para la conservación de especies raras y endémicas en la Cordillera de la Costa. Otros inventarios locales de mariposas realizados en Venezuela, muestran un número menor de especies, como en el estudio de Olivares & Tapias (2007), realizado en el Jardín Botánico de San Cristóbal (estado Táchira, localidad andina del extremo oeste de Venezuela) donde se encontraron 82 especies en 48 géneros.

Entre 2001 y 2010, el proyecto NEOMAPAS (Rodríguez *et al.* 2009, Ferrer-Paris *et al.* 2013) desarrolló protocolos para el muestreo de tres grupos animales bioindicadores en el territorio venezolano, incluyendo las seis familias de mariposas diurnas. Este estudio a gran escala,

evaluó 25 localidades en todo el país, con más de 800 horas de esfuerzo de recolección de mariposas por persona, donde se logró registrar un aproximado de 9.000 ejemplares en 364 especies de mariposas (Rodríguez *et al.* 2009). Por esta razón, las 236 especies de mariposas registradas durante este estudio en Altos de Pipe, representan un nivel importante en la riqueza de mariposas a escala regional, dado el reducido tamaño del área muestreada con respecto a otros sitios con características ecológicas similares. Esto permite concluir que la diversidad de mariposas detectada en este estudio, corresponde al promedio general del número de especies presentes en zonas de bosque premontano entre los 1.400 a 1.700 m s.n.m., donde este tipo de paisajes puede contener entre 200 a 350 especies de mariposas. La riqueza de especies de mariposas fue menor en el sector del Centro de Ecología con  $S=181$  especies, aunque no se evidenció una variación significativa dado que entre los dos sitios evaluados hay una diferencia de apenas ocho especies (Guayabal,  $S=189$ ).

La riqueza de mariposas diurnas de Altos de Pipe, en contraste con lo registrado a partir de la revisión de 35 publicaciones de inventarios de diversidad de mariposas en paisajes montañosos de la región neotropical (Ríos-Málaver 2013), está en el noveno lugar junto con localidades especialmente ubicadas en la región andina.

Para este estudio la familia Nymphalidae fue el grupo con mayor riqueza de especies, conteniendo el 50% de todas las especies y el mayor número de subfamilias, seguida por las familias Hesperidae y Pieridae. Este patrón en la amplia diversidad de estos grupos ha sido documentado en estudios de igual naturaleza, donde dichas familias están ampliamente diversificadas en paisajes montañosos y premontanos (Salazar-E. & López-Vaamonde 2002, Tobar *et al.* 2002, Ríos-Málaver 2007, Luna-Reyes & Llorente-Bousquets 2008, Gaviria-Ortiz & Henao-B. 2014, Vélez-Lemos *et al.* 2015).

Estas familias tienen una amplia distribución geográfica por sus hábitos generalistas y su fácil adaptación a ambientes perturbados (DeVries 1987, Casas-Pinilla *et al.* 2017). Adicionalmente, también se ha registrado que este patrón no varía mucho a lo largo de la región neotropical, encontrando una tendencia común en la dominancia y riqueza de grupos como Nymphalidae, Hesperidae y Pieridae en estudios de biodiversidad de mariposas (Ríos-Málaver 2013). Los demás grupos como Lycaenidae, Riodinidae y Papilionidae están representados por porcentajes menores al 6% de todas las especies, donde Papilionidae es el grupo con menos riqueza (0,7%), pues es bien sabido que este grupo es más diversificado en tierras bajas y de transición con el bosque seco y húmedo tropical (Tyler, Brown, Jr. & Wilson 1994, Casas-Pinilla *et al.* 2017). Con respecto a

familia Riodinidae, su baja incidencia en este estudio, puede estar relacionada con que los adultos de estas mariposas tienen actividad restringida, especialmente en el dosel del bosque (DeVries 1997), y sus especies están limitadas espacial y temporalmente a ciertos microhabitats (Checa *et al.* 2014, Arellano-Covarrubias *et al.* 2018).

Los notables valores de riqueza en las familias Nymphalidae y Hesperidae en los estudios citados anteriormente podrían explicarse porque estos grupos de mariposas exploran más ampliamente los microhabitats disponibles, han desarrollado más variedad morfológica y diversificación de hábitos alimenticios, aprovechando recursos como el néctar floral (DeVries *et al.* 1999, Tobar *et al.* 2002), y han desarrollado también habilidades para obtener recursos de frutos, materia orgánica en descomposición y sales minerales disueltas en la humedad de la arena, rocas y charcos de lodo alrededor de las fuentes de agua (Krenn 2008, Martínez-Noble *et al.* 2015).

A nivel de subfamilias, grupos como Hesperinae, Pyrginae, Eudaminae, Danainae y Satyrinae fueron los más diversos, con más de 20 especies cada uno; en contraste con las subfamilias Papilioninae, Cyrestinae, Apaturinae, Polyommatinae y Heteropterae que estuvieron representadas por cinco o menos especies en todo el ensamblaje. Los ambientes montañosos y su diversidad florística, también favorecen la oviposición y con ello los ciclos de vida de las mariposas, debido a la diversificación de familias de plantas huéspedes potenciales para estos grupos de insectos; por ejemplo, ofreciendo alta riqueza de especies de solanáceas que favorecen grupos como Danainae e Ithomiini, y poáceas para los Satyrinae (principalmente bambúes).

#### *Estructura y composición del ensamblaje de mariposas*

La estimación de los diferentes órdenes de diversidad  ${}^0D$ ,  ${}^1D$ , y  ${}^2D$  sugiere un alcance de muestreo del 76,3%, lo cual significa que aún quedan individuos de especies con bajas densidades poblacionales por registrar (Marín *et al.* 2014), por tanto, se requiere esfuerzo de muestreo adicional. Esta situación pudo derivarse de que el esfuerzo de muestreo en este estudio fue realizado por una sola persona (ICR-M). Pese a que los buenos inventarios de diversidad suelen tener porcentajes aceptables con respecto a la estimación del número de especies reales de un área determinada, esto mismo depende de la resolución espacial y temporal del muestreo (Jiménez-Valverde & Hortal 2003). La cobertura del muestreo estuvo representada por el 99,3% y se puede ver representada por tendencia asintótica lograda a través de la curva de enrarecimiento, siendo un factor determinante para una mejor precisión en la estimación de la diversidad local de mariposas (Brose *et al.* 2003, Marín



*et al.* 2014). En los bosques tropicales, muchas especies de mariposas tienen muy poca probabilidad de ser detectadas y por lo tanto, pueden pasarse por alto fácilmente (DeVries *et al.* 1997). Esta situación está relacionada con la variación vertical, y temporal de muchos grupos de mariposas, por lo cual es importante establecer los lapsos adecuados de muestreo para mejorar las probabilidades de registrar las especies de difícil detección (Ribeiro *et al.* 2015).

La distribución de la abundancia relativa de cada especie, indica que este ensamblaje de mariposas presenta algunas especies abundantes y un gran número de especies raras, al igual que en otros muestreos similares en zonas de montaña en la región andina tropical (Moreno 2001, Marín *et al.* 2014, Gaviria-Ortiz & Henao-B. 2014). El ensamblaje de mariposas de Altos de Pipe, se ajusta al modelo de distribución del tipo serie logarítmica, propio de comunidades con algún nivel de perturbación (Hill & Hamer 1998), característico de comunidades que están en crecimiento constante y en equilibrio pese a los diferentes factores que modifican la estructura de la misma (Moreno 2001). Esta comunidad estaría conteniendo una subdivisión jerárquica del nicho y puede estar indicando que una pequeña fracción de especies está usando una gran parte de los recursos disponibles (McGill *et al.* 2007, Marín *et al.* 2014).

La rareza de algunas mariposas en este estudio como: *Colobura dirce* (Linnaeus, 1758), *Consul fabius* (Cramer, 1776), *Hypna rufescens* Butler, 1866, *Amiga indianacristoi* Nakahara & Marín, 2019, *Pareuptychia ocirrhoe* (Fabricius, 1776), *Biblis hyperia* (Cramer, 1779), *Callicore pitheas* (Latreille, [1813]), *Tithorea harmonia furia* Staudinger, [1884] y *Taygetis laches* Fabricius, 1793, todas pertenecientes a la familia Nymphalidae, puede estar relacionada con el posible solapamiento de algunas especies que habitan en zonas más bajas y cálidas (bosque seco tropical) en parches boscosos de la ciudad de Caracas, las cuales se pueden mover entre fragmentos y a lo largo del río denominado Quebrada del Oro, sobre la carretera Panamericana. De este modo, estas mariposas, frecuentes en zonas más cálidas y secas del valle de Caracas, eventualmente pueden habitar simpátricamente con las especies propias del paisaje de bosque nublado de Altos de Pipe. Este patrón, apoyaría la hipótesis del “dominio medio”, que indica que la alta riqueza de especies en elevaciones intermedias, es producto de la convergencia o solapamiento en la distribución altitudinal de las especies que habitan en zonas altas con las especies de zonas adyacentes más bajas (Colwell & Lees 2000). Tal fenómeno ha sido anteriormente identificado en estudios con lepidópteros en paisajes de montaña (Brehm *et al.* 2003, Flieshman *et al.* 2005, Ríos-Málaver 2007, Gaviria-Ortiz & Henao-B. 2014, Casas-Pinilla *et al.* 2017).

El inventario local realizado en Altos de Pipe por Negishi (1972) registró únicamente especies de mariposas frugívoras de la familia Nymphalidae, por lo cual el presente inventario evidencia la presencia de poblaciones constantes de estas mismas especies frecuentes en esta localidad como: *Oressinoma typhla*, *Corades enyo* Hewitson, [1849], *Catonephele numilia esite* (R. Felder, 1869), *Fountainea nessus* (Latreille, [1813]), *F. glycerium venezuelana* (F. Johnson & W. Comstock, 1941), *Memphis perenna australina* (W. Comstock, 1961), *Pycina zamba* Doubleday, [1849] y *Marpesia corinna* (Latreille, [1813]). Sin embargo, entre las especies que cita Negishi en 1972 nosotros no detectamos nuevamente la presencia de *Manataria maculata* (Hopffer, 1874) (Satyrinae), una mariposa frecuente en fragmentos de bosque premontano secundario y agroecosistemas, cuyas plantas huéspedes son *Bambusa* sp. y *Gua-dua angustifolia* Kunth, de la familia Poaceae (Valencia *et al.* 2005). Creemos que su ausencia en 2012-2013 podría estar relacionada con la baja disponibilidad actual de las poáceas mencionadas en este paisaje de bosque nublado, con su eventual microlocalización o con falta de coincidencia de las horas de muestreo con sus hábitos marcadamente crepusculares.

Para este inventario se encontraron 46 especies y subespecies endémicas de Venezuela y la Cordillera de la Costa, destacando la presencia de: *Eurema tupuntenem* Lichy, 1976 (Pieridae), *Pronophila obscura* Butler, 1868, *Malaveria nebulosa* (Butler, 1867), *Amiga indianacristoi*, *Pedaliodes manis ivica* Vilorio & Pyrcz, 2010, *P. pisonia* (Hewitson, 1862), *P. piletha* (Hewitson, 1862), *P. plotina plotina* (Hewitson, 1862), *Optimandes eugenia eugenia* (C. Felder & R. Felder, 1867), *Eryphanis zolvizora isabelae* Neild & De Souza, 2014 (Satyrinae), *Prepona praeneste choroniensis* Lichy, 1975 (Charaxinae), *Euselasia venezolana* Seitz, 1913, *Baeotis kadenii* (C. Felder & R. Felder, 1861) (Riodinidae), *Pyrrhopyge thericles raymondi* Orellana, [2010] (Hesperiidae) como subespecies y especies endémicas de la Cordillera de la Costa (Neild 1996, Vilorio *et al.* 2010, Nakahara *et al.* 2015, Willmott *et al.* 2019). Del mismo modo, como lo señalan Vilorio *et al.* (2010), la fauna de mariposas de la Cordillera de la Costa, en grupos como Satyrinae, tiene algunas afinidades faunísticas interesantes con la fauna de las laderas occidentales de los Andes y su extremo norte donde se comparten varios elementos faunísticos que no se han encontrado a lo largo de las laderas orientales de la Cordillera Oriental colombiana o la Cordillera de Mérida, como *Eretris encycla* (C. Felder & R. Felder, 1867), *Praepronophila perperna* (Hewitson, 1862), *Thiemeia phoronea* (Doubleday, [1849]), *Lymanopoda caucana* Weymer, 1911 y *Oxeoschistus puerta* (Westwood, 1851) (Vilorio *et al.* 2010). También es importante resaltar la presencia de

especies consideradas como raras en la Cordillera de la Costa, como *Pteronymia alida alida* (Hewitson, 1855), del grupo Ithomiini, una mariposa poco frecuente en esta región (Neild 2008). Adicionalmente el registro de mariposas como *Evenus felix* (Neild & Bálint, 2014) (Lycaenidae) y *Prepona praeneste chironiensis* (Charaxinae) en el año 2000 para Altos de Pipe (Viloria, obs. pers.), indica el buen estado de conservación y la importancia de los fragmentos de bosque nublado de la zona como un importante refugio para las especies de mariposas a nivel local.

#### AGRADECIMIENTOS

El primer autor agradece a Gerardo Lamas (Museo de Historia Natural-Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú), Olaf H. Mielke (Universidad Federal de Paraná, Curitiba, Brasil), Gregory Nielsen (Villavicencio, Colombia), Curtis Callaghan (Bogotá, Colombia), Zsolt Bálint (Museo de Historia Natural de Hungría, Budapest) y Andrés Miguel Orellana (Universidad Nacional Experimental del Táchira, San Cristóbal, y Universidad Central de Venezuela, Maracay) por sus valiosas ayudas en la confirmación y determinación de algunas especies de mariposas. Agradecimientos especiales para Andrew Neild (Londres) por las enriquecedoras discusiones sobre las mariposas de Venezuela, por su amistad y sus recomendaciones para este artículo. A Kathryn Rodríguez-Clark, por facilitar en su momento un espacio de trabajo para este proyecto en la Unidad de Ecología Genética (UEG) del IVIC. A Ascanio Rincón, Astolfo Mata, Saúl Flores y Jon Paul Rodríguez y a todo el personal técnico y administrativo del Centro de Ecología por su constante apoyo, motivación y amistad durante la estancia del primer autor en el IVIC. A Diego Carrero (Universidad de Pamplona) y Matthias Röss (CIDIIR, México) por sus valiosos aportes en el análisis de diversidad. Finalmente, un reconocimiento especial a nuestros buenos amigos Adolfo Aguas “Adolfinho”, Jeison Barraza “El Barry”, Humberto Aponte “El Bambi”, Eduardo Carvalho “Yucar”, Arianna Thomas, Maru Losada, Ana María Pérez y Ariel Espinosa “Sharpei”, por su amistad, compañía y apoyo incondicional en las labores de campo y laboratorio. Al personal del Centro de Estudios Avanzados (CEA) por prestar el máximo apoyo administrativo durante la prolongada estancia del primer autor en el IVIC.

#### REFERENCIAS

Arellano-Covarrubias, A., J. Llorente-Bousquets & A. Luis-Martínez. 2018. Distribución y fenología de la familia Riodinidae (Lepidoptera: Papilionoidea) en el bosque tropical

- subcaducifolio de Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical* 66(2): 503–558.
- Ataroff, M. 2001. Venezuela. pp. 397–442. In: Kappelle, M. & A. Brown (eds). *Bosques nublados del neotrópico*. Costa Rica: Editorial INBIO.
- Ataroff, M. & C. García-Núñez. 2013. Selvas y bosques nublados de Venezuela. pp. 125–155. In: Medina, E., O. Huber, J. M. Nassar & P. Navarro (eds.). *Recorriendo el paisaje vegetal de Venezuela. Homenaje a Volkmar Vareschi*. Caracas: Ediciones IVIC.
- Benmesbah, M., Á. L. Viloria & J. Murienne. [2021]. Taxonomic notes on *Euptychia modesta* Butler, 1867, *Neonympha alcinoe* C. Felder & R. Felder, 1867 and *Euptychia pamela* Hayward, 1957 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae), with descriptions of three new genera, five new species and two new subspecies from Central and South America. *Anartia, Publicación del Museo de Biología de La Universidad del Zulia* 31: 7–62.
- Blandin, P., R. Bristow, A. F. E. Neild, J. C. De Sousa, Y. Gareca & B. Huertas 2014. Revisiting the Andean butterfly *Eryphanis zolvizora* group (Lepidoptera, Nymphalidae): one or several species?. *European Journal of Taxonomy* 71: 1–66.
- Bollino, M & M. Costa. 2007. An illustrated annotated checklist of the species of *Catasticta* (s. l.) Butler (Lepidoptera: Pieridae) of Venezuela. *Zootaxa* 1469: 1–42.
- Bonebrake, T. C., L. C. Ponisio, C. Boggs & P. R. Ehrlich. 2010. More than just indicators: A review of tropical butterfly ecology and conservation. *Biological Conservation* 143: 1831–1841.
- Brehm, G., D. Süssenbach & K. Fiedler. 2003 Unique elevational diversity patterns of geometrid moths in an Andean montane rainforest. *Ecography* 26: 456–466.
- Brose, U., N. D. Martínez & R. J. Williams. 2003. Estimating species richness: sensitivity to sample coverage and insensitivity to spatial patterns. *Ecology* 84(9): 2364–2377.
- Brown, K. S., Jr. 1997. Diversity, disturbance, and sustainable use of Neotropical forests: insects as indicators for conservation monitoring. *Journal of Insect Conservation* 1: 25–42.
- Brown, K. S., Jr. & F. Fernández-Yépez. 1985. Los Heliconiini (Lepidoptera, Nymphalidae) de Venezuela. *Boletín de Entomología Venezolana (n. s.)* 3(4): 29–73.
- Caldas, A. & R. K. Robbins. 2003. Modified Pollard transects for assessing tropical butterfly abundance and diversity. *Biological Conservation* 110(2): 211–219.
- Cardoso, P., P. S. Barton, K. Birkhofer, F. Chichorro, C. Deacon, T. Fartmann, C. S. Fukushima, R. Gaigher, J. C. Habel, C. A. Hallmann, M. J. Hill, A. Hochkirch, M. L. Kwak, S. Mammola, J. A. Noriega, A. B. Orfinger, F. Pedraza, J. S. Pryke, F. O. Roque, J. Settele, J. P. Simaika, N. E. Stork, F. Suhlingy, C. Vorsterd & M. J. Samways. 2020. Scientists’ warning to humanity on insect extinctions. *Biological Conservation* 242: 108426.
- Casas-Pinilla, L. C., O. Mahecha, J. C. Dumar & I. C. Ríos-Málaver. 2017. Diversidad de mariposas en un paisaje de bosque seco tropical, en la Mesa de los Santos, Santander, Colombia

- (Lepidoptera: Papilionoidea). *SHILAP Revista de Lepidopterología* 45(177): 83–108.
- Chacón, I. A. & J. Montero. 2007. *Mariposas y polillas de Costa Rica*. Santo Domingo de Heredia, CR: Editorial INBio, 336 pp.
- Chao, A. & L. Jost. 2015. Estimating diversity and entropy profiles via discovery rates of new species. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 873–882.
- Chao, A. & T. J. Shen. 2010. *Program SPADE (Species prediction and diversity estimation)*. <https://chao.shinyapps.io/SpadeR/>; última consulta: 30.III.2015.
- Checa, M. F., J. Rodríguez, K. R. Willmott & B. Liger. 2014. Microclimate variability significantly affects the composition, abundance and phenology of butterfly communities in a highly threatened Neotropical dry forest. *Florida Entomologist* 97 (1):1–13.
- Colwell, R. K. & D. C. Lees. 2000. The middomain effect: Geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 70–76.
- Costa, M., Á. L. Vilorio, O. Huber, S. Attal & A. Orellana. 2014. Lepidoptera del Pantepui. Parte I: Endemismo y caracterización biogeográfica. *Entomotropica* 28(3): 193–217.
- DeVries, P. J. 1987. *The butterflies of Costa Rica and their natural history. Vol 1. Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae*. Princeton, N. J.: Princeton University Press, 327 pp.
- DeVries, P. J. 1997. *The Butterflies of Costa Rica and their Natural History. Vol. 2, Riodinidae*. Princeton, N. J.: Princeton University Press, 288 pp.
- DeVries, P. J., G. T. Austin & N. H. Martin. 2009. Estimating species diversity in a guild of Neotropical skippers (Lepidoptera: Hesperioidea) with artificial lures is a sampling problem. *Insect Conservation and Diversity* 2(2): 125–134.
- DeVries, P. J., D. Murray & R. Lande. 1997. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rain forest. *Biological Journal of the Linnean Society* 62: 343–364.
- DeVries, P. J., T. H. Walla & H. F. Greeneey. 1999. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. *Biological Journal of the Linnean Society* 68(3): 333–353.
- Dias, F. M., R. R. Siewert, A. V. L. Freitas, G. Lamas, L. M. Magaldi, O. H. H. Mielke & M. M. Casagrande. 2019. An integrative approach elucidates the systematics of *Sea* Hayward and *Cybdelis* Boisduval (Lepidoptera: Nymphalidae: Biblidinae). *Systematic Entomology* 44(1): 226–250.
- Ferrer-Paris, J. R., J. P. Rodríguez, T. C. Good, A. Y. Sánchez-Mercado, K. M. Rodríguez-Clark, G. A. Rodríguez & Á. Solís. 2013. Systematic, large-scale national biodiversity surveys: Neo Maps as a model for tropical regions. *Diversity and Distributions* 19(2): 215–231.
- Fleishman, E., J. R. Thomson, R. Mac Nally, D. D. Murphy & J. P. Fay. 2005. Using indicator species to predict species richness of multiple taxonomic groups. *Conservation Biology* 19: 1125–1137.
- Flores, S. 1992. Growth and seasonality of seedlings and juveniles of primary species of a cloud forest in northern Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 8: 299–305.
- Freitas, A. V. L., R. B. Francini & K. S. Brown, Jr. 2003. Insetos como indicadores ambientais. pp. 125–148. *In: Culen, L., R. Rudran & C. Valadares-Pádua (eds.). Manual brasileiro em biologia da conservação*. Curitiba: Editora da UFPR. Fundação O Boticário de Proteção à Natureza.
- Freitas, A. V. L., C. A. Iserhard, J. Pereira-Santos, J. Y. Oliveira-Carreira, D. Bandini-Ribeiro, D. E. Alves-Melo, A. E. Batista-Rosa, O. J. Marini-Filho, G. Mattos-Acacio & M. Uehara-Prado. 2014. Studies with butterfly bait traps: an overview. *Revista Colombiana de Entomología* 40(2): 209–218.
- Freitas, A. V. L., I. R. Leal, M. Uehara-Prado & L. Iannuzzi. 2006. Insetos como indicadores de conservação da paisagem. pp. 201–225. *In: Rocha, C. F. D., H. G. Bergallo, M. van Sluys & M. A. S. Alves (eds.). Biologia da conservação*. Rio de Janeiro: UERJ.
- Freitas, A. V. L., J. P. Santos, A. H. B. Rosa, C. A. Iserhard, A. Richter, R. R. Siewert, P. E. Gueratto, O. J. Y. Carreira & G. M. Lourenço. 2020. Sampling methods for butterflies (Lepidoptera). pp. 101–123. *In: Santos, J. C. & G. W. Fernandes (eds.). Measuring arthropod biodiversity. A handbook of sampling methods*. Cham: Springer.
- Gaviria-Ortiz, F. G. & E. R. Henao-B. 2014. Diversidad de mariposas diurnas (Hesperioidea-Papilionoidea) en tres estados sucesionales de un bosque húmedo premontano bajo, Tuluá, Valle del Cauca. *Revista de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional, Medellín* 3(2): 49–80.
- González-Valdivia, N., S. Ochoa-Gaona, C. Pozo, B. Gordon-Ferguson, L. J. Rangel-Ruiz, L. S. Stefan Arriaga-Weiss, A. Ponce-Mendoza & C. Kampichler. 2011. Indicadores ecológicos de hábitat y biodiversidad en un paisaje neotropical: perspectiva multitaxonómica. *Revista de Biología Tropical* 59 (3): 1433–1451.
- Good, I. J. 1953. The population frequencies of species and the estimation of population parameters. *Biometrika* 40: 237–264.
- Gordon, C. A., R. Herrera & T. C. Hutchinson. 1994. Studies of fog events at two cloud forests near Caracas, Venezuela—II. Chemistry of fog. *Atmospheric Environment* 28(2): 323–337.
- Gotelli, N. J. & A. Chao. 2013. Measuring and estimating species richness, species diversity, and biotic similarity from sampling data. pp. 195–211. *In: Levin S. A. (ed.). Encyclopedia of biodiversity*. Second edition, Waltham, Massachusetts: Academic Press.
- Gradstein, S. R. 2008. Epiphytes of tropical montane forests – impact of deforestation and climate change. pp. 51–65. *In: Gradstein, S. R., J. Homeier & D. Gansert (eds.). Biodiversity and ecology series 2: The tropical mountain forest – Patterns and processes in a biodiversity hotspot*. Göttingen: Universitätsverlag Göttingen.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper & P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data



- analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm); última consulta: 12.III.2016.
- Hill, K. & K. C. Hamer. 1998. Using species abundance models as indicator of hábitat disturbance in tropical forests. *Journal of Applied Ecology* 35:458-460.
- Hausmann, A., A. H. Segerer, T. Greifenstein, J. Knubben, J. Morinierè, V. Bozicevic, D. Docskal, A. Günter, W. Ulrich & J. C. Habel. 2020. Toward a standardized quantitative and qualitative insect monitoring scheme. *Ecology and Evolution* 10: 4009–4020.
- Huber, O. 1997. Coastal Cordillera, Venezuela. pp. 308-311. In: Davis, S. L. D., V. H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villalobos & A. C. Hamilton (eds.). *Centres of plant diversity: a guide and strategy for their conservation. Vol. 3. The Americas*. Cambridge, U.K.: World Wildlife Fund (WWF) & The World Conservation Union IUCN. IUCN Publications Unit.
- Hsieh, T. C., K. H. Ma & A. Chao. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 7: 1451–1456.
- Huertas, B. & J. C. Ríos-Málaver. 2006. Estudio de las mariposas diurnas de la Serranía de los Yariguíes y su conservación (Lepidoptera: Papilionoidea). In: Huertas B. C. & T. M. Donegan (eds.). *Proyecto Yaré: Investigación y evaluación de las especies amenazadas de la Serranía de los Yariguíes, Santander, Colombia. BP Conservation Programme. Colombian EBA Project Report Series* 7: 44–55.
- Janzen, D. H. & W. Hallwachs. 2021. To us insectometers, it is clear that insect decline in our Costa Rican tropics is real, so let's be kind to the survivors. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118(2): e2002546117.
- Jiménez-Valverde, A. & J. Hortal. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* 8: 151–161.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363–375.
- Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427–2439.
- Kawahara, A. Y., L. E. Reeves, J. R. Barber & S. H. Black. 2021. Opinion: Eight simple actions that individuals can take to save insects from global declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118(2): e2002547117.
- Kesler, M. & J. Kluge. 2008. Diversity and endemism in tropical montane forests – from patterns to processes. pp. 35-50. In: Gradstein, S. R., J. Homeier & D. Gansert (eds.). *Biodiversity and ecology series 2: the tropical mountain forest – Patterns and processes in a biodiversity hotspot*. Göttingen: Universitätsverlag Göttingen.
- Kremen, C. 1992. Assessing the indicator properties of species assemblages for natural areas monitoring. Butterflies as indicators. *Ecological Applications* 2: 203-217.
- Krenn, H. W. 2008. Feeding behaviours of Neotropical butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea). *Stapfia* 88: 295–304.
- Lamas, G. 1999. *Nymphalidae II. Ithomiinae*. In: Bauer, E. & T. Frankenbach (eds.). *Schmetterlinge der Erde. Tagfalter*. Kelttern: Goecke & Evers 3: 1-17, 16 pls.
- Lamas, G. 2000. Estado actual del conocimiento de la sistemática de los lepidópteros, con especial referencia a la región neotropical. pp. 253-260. In: Martín-Piera, F., J. J. Morrone & A. Melic (eds.). *Hacia un Proyecto Cytred para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PrIBES-2000*. M3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 1. Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa.
- 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. (ed). 2004. Checklist: Part 4A. Hesperioidea-Papilionoidea. In: Heppner, J. B. (ed.). *Atlas of Neotropical Lepidoptera, Vol. 5A*. Gainesville, FL: Association for Tropical Lepidoptera. Scientific Publishers, 439 pp.
- Li, W., Q. Cong, J. Shen, J. Zhang, W. Hallwachs, D. H. Janzen & N. V. Grishin. 2019. Genomes of skipper butterflies reveal extensive convergence of wing patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 116: 6232–6237.
- Lomov, B., D. A. Keith, D. R. Britton & D. F. Hochuli. 2006. Are butterflies and moths useful indicators for restoration monitoring? A pilot study in Sydney's Cumberland Plain Woodland. *Ecological Management and Restoration* 7(3): 204–210.
- Luna-Reyes, M. & J. E. Llorente-Bousquets. 2008. Papilionoidea (Lepidoptera: Rhopalocera) de la Sierra Nevada de México. *Acta Zoologica Mexicana* 20(2): 79–102.
- McGill, B. J., R. S. Etienne, J. S. Gray, D. Alonso, M. J. Anderson, H. K. Benecha, M. Dornelas, B. J. Enquist, J. L. Green, F. He, A. H. Hurlbert, A. E. Magurran, P. A. Marquet, B. A. Maurer, A. Ostling, C. U. Soykan, K. I. Ugland & E. P. White. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecological Letters* 10: 995-1015.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 179 pp.
- Marín, M. A., C. F. Álvarez, C. E. Giraldo, T. W. Pycrz, S. I. Uribe & R. Vila. 2014. Mariposas en un bosque de niebla periurbano en el valle de Aburrá, Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 200–208.
- Martínez-Noble, J. I., V. Meléndez-Ramírez, H. Delfín-González & C. Pozo. 2015. Mariposas de la selva mediana subcaducifolia de Tzucacab, con nuevos registros para Yucatán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86: 348–357.
- Marulanda, L. O. 1997. *Efectos de los cambios florísticos y estructurales en la dinámica de raíces finas y el flujo de CO<sub>2</sub> del suelo en un mosaico sucesional de la Cordillera de la Costa, Altos de Pipe, Venezuela*. Altos de Pipe: Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Centro de Ecología, 178 pp. (Tesis de MSc)

- Merckx, V. S. F. T., K. P. Hendriks, K. K. Beentjes, C. B. Mennes, L. E. Becking, K. T. C. A. Peijnenburg, A. Afendy, N. Arumugam, H. de Boer, A. Biun, M. M. Buang, P.-P. Chen, A. Y. C. Chung, R. Dow, F. A. A. Feijen, H. Feijen, C. Feijen-van Soest, J. Geml, R. Geurts, B. Gravendeel, P. Hovenkamp, P. Imbun, I. Ipor, S. B. Janssens, M. Jocque, H. Kappes, E. Khoo, P. Koomen, F. Lens, R. J. Majapun, L. N. Morgado, S. Neupane, N. Nieser, J. T. Pereira, H. Rahman, S. Sabran, A. Sawang, R. M. Schwallier, P.-S. Shim, H. Smit, N. Sol, M. Spait, M. Stech, F. Stokvis, J. B. Sugau, M. Suleiman, S. Sumail, D. C. Thomas, J. van Tol, F. Y. Y. Tuh, B. E. Yahya, J. Nais, R. Repin, M. Lakim & M. Schilthuizen. 2015. Evolution of endemism on a young tropical mountain. *Nature*, 524: 347–350.
- Moreno, C. 2001. *Métodos para medir diversidad*. MyT Manuales y Tesis SEA I. Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa, 84 pp.
- Moreno, C. E., F. Barragán, E. Pineda & N. P. Pavón. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82(4): 1249–1261.
- Nakahara, S., G. Lamas, S. Tyler, M. A. Marín, B. Huertas, K. R. Willmott, O. H. H. Mielke & M. Espeland. 2019. A revision of the new genus *Amiga* Nakahara, Willmott & Espeland gen. n., described for *Papilio arnaca* Fabricius, 1776 (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae). *ZooKeys* 821: 85–152.
- Nakahara, S., M. A. Marín & C. Ríos-Málaver. 2015. Taxonomic status and redescription of *Magneuptychia nebulosa* (Butler, 1867) (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae) with a lectotype designation. *ZooKeys* 503: 135–147.
- Negishi, K. 1972. Butterflies collecting tour across Venezuela: III. Various tricks for collection, especially concerning banana bait. *Yadoriga* 69: 18–29.
- Neild, A. F. E. 1996. *The butterflies of Venezuela. Part I: Nymphalidae I (Limenitidinae, Apaturinae, Charaxinae)*. Greenwich, London: Meridian Publications, 144 pp.
- Neild, A. F. E. 2008. *The Butterflies of Venezuela. Part 2: Nymphalidae II (Acraeinae, Libytheinae, Nymphalinae, Ithomiinae, Morphinae)*. London: Meridian publications, 275 pp.
- Neild, A. F. E. & Zs. Bálint. 2014. Notes on the identity of *Eve-nus coronata* (Hewitson, 1865) (Lepidoptera: Lycaenidae: Theclinae: Eumaeini) with the description of a remarkably overlooked sibling species. *Tropical Lepidoptera Research* 24(2): 105–120.
- Nichols E., T. Larsen, S. Spector, A. Davis, F. Escobar, M. Favila, K. Vulinec & The Scarabaeinae Research Network. 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation* 137: 1–19.
- Olarte-Quiñonez, C. A., A. A. Acevedo-Rincón, I. C. Ríos-Málaver & D. A. Carrero-Sarmiento. 2016. Diversidad de mariposas (Lepidoptera, Papilionoidea) y su relación con el paisaje de alta montaña en los Andes nororientales de Colombia. *Arxius de Miscel·lània Zoològica* 14: 233–255.
- Olivares, H. D. & G. O. Tapias. 2007. Estudios preliminares de mariposas diurnas (Lepidoptera: Rhopalocera) en el Jardín Botánico del Táchira, Parque Natural Paramillo, Estado Táchira, Venezuela. *Entomotropica* 22(3): 185–189.
- Oliveira-Miranda M. A., O. Huber, J. P. Rodríguez, F. Rojas-Suárez, R. Oliveira-Miranda & S. Zambrano-Martínez. 2010. Bosques nublados. pp. 124–129. In: Rodríguez, J. P., F. Rojas-Suárez & D. Giraldo Hernández (eds.). *Libro rojo de los ecosistemas terrestres de Venezuela*. Caracas: Provita, Shell Venezuela, Lenovo Venezuela.
- Orellana, A. M. 2008. Pyrrhopyginae de Venezuela (Lepidoptera: Hesperioidea: Hesperidae). *Entomotropica* 23(3): 177–291.
- Orellana, A. M., J. M. González & Á. L. Vilorio. 2020. Adiciones, rectificaciones y actualizaciones a “Mariposas de Venezuela” por Théophile Raymond. VI. Satyrinae (Insecta: Lepidoptera: Nymphalidae). *Anartia, Publicación del Museo de Biología de La Universidad del Zulia* 29: 54–67.
- Penz, C. 2008. Phylogenetic revision of *Eryphanis* Boisduval, with a description of a new species from Ecuador (Lepidoptera, Nymphalidae). *Insecta Mundi* 562(0035): 1–25.
- Pereira-Santos, J., O. J. Marini-Filho, A. V. L. Freitas & M. Uehara-Prado. 2016. Monitoramento de borboletas: O papel de um indicador biológico na gestão de unidades de conservação. *Biodiversidade Brasileira* 6(1): 87–99.
- Pollard, E. & T. J. Yates. 1994. *Monitoring butterflies for ecology and conservation*. London: Chapman & Hall, 288 pp.
- Prieto, C. 2011. The genus *Micandra* Staudinger (Lepidoptera: Lycaenidae: Theclinae) in Colombia, with the description of a new species from the Sierra Nevada de Santa Marta. *Zootaxa* 3040: 55–68.
- Pyrz, T. W. & J. Wojtusiak. 2002. The vertical distribution of pronophiline butterflies (Nymphalidae, Satyrinae) along an elevational transect in Monte Zerpa (Cordillera de Mérida, Venezuela) with remarks on their diversity and parapatric distribution. *Global Ecology and Biogeography* 11(3): 211–221.
- Ribeiro, D. B., M. R. Williams, A. Specht & A. V. L. Freitas. 2015. Vertical and temporal variability in the probability of detection of fruit-feeding butterflies and moths (Lepidoptera) in tropical forest. *Austral Entomology* 55(1): 1–9.
- Ríos-Málaver, [I.] C. 2007. Riqueza de especies de mariposas (Hesperioidea y Papilionoidea) de la quebrada “El Águila” Cordillera Central (Manizales-Colombia). *Boletín Científico Museo de Historia Natural Universidad de Caldas* 11: 272–291.
- Ríos-Málaver, [I.] C. 2013. Patrones de riqueza de mariposas en bosques montanos de la región Neotropical: Un caso de estudio en la Cordillera de la Costa, Venezuela. *Entomotropica* 28(2): 166.
- Rodríguez, J. P., J. R. Ferrer-Paris, A. Y. Sánchez-Mercado, P. A. Colmenares, D. Mora, M. Núñez & H. Martínez. 2009. Iniciativa para el Mapeo de la Diversidad Neotropical (Neo-Mapas). In: Sánchez-Mercado, A. Y. & J. P. Rodríguez (eds.). *Informe Técnico BiodiVen 2007-2009*. Altos de Pipe: Instituto

- Venezolano de Investigaciones Científicas, Centro de Ecología, 26 pp.
- Rodríguez, J. P., F. Rojas-Suárez & D. Giraldo Hernández (eds.). 2010. *Libro rojo de los ecosistemas terrestres de Venezuela*. Caracas: Provita, Shell Venezuela, Lenovo Venezuela, 324 pp.
- Rydon, A.H. B. 1964. Notes on the use of butterfly traps in East Africa. *Journal of the Lepidopterists' Society* 18(1): 51–58.
- Salazar-E., J. A. & C. López-Vaamonde. 2002. Predicting the overall butterfly species richness in a tropical montane rain forest in the Colombian Chocó. *Boletín Científico Centro de Museos Universidad de Caldas* 6: 111–145.
- Sánchez-Bayo, F. & K. A. Wyckhuys. 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation* 232: 8–27.
- Sandoval, M. F., A. Fernández-Badillo & J. M. González. 2007. Mariposas (Insecta: Lepidoptera) del Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela: lista, distribución y algunas notas sobre su historia natural. *Revista Alcance (Maracay)* 70: 1–140.
- Seraphim, N. 2019. *Riodinidae Species Checklist: a preliminary species checklist for the Riodinidae*. [https://www2.ib.unicamp.br/labor/site/?page\\_id=805](https://www2.ib.unicamp.br/labor/site/?page_id=805).
- Seraphim, N., L. A. Kaminski, P. J. DeVries, C. Penz, C. Callaghan, N. Wahlberg, K. L. Silva-Brandão & A. V. L. Freitas. 2018. Molecular phylogeny and higher systematics of the metalmark butterflies (Lepidoptera: Riodinidae). *Systematic Entomology* 43(2): 407–425.
- Sparrow, H. R., T. D. Sisk, P. R. Ehrlich & D. D. Murphy. 1994. Techniques and guidelines for monitoring Neotropical butterflies. *Conservation Biology* 8(3): 800–809.
- Tobar-L, D., J. O. Rangel-Ch. & M. G. Andrade-C. 2002. Diversidad de mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) en la parte alta de la cuenca del río el Roble (Quindío-Colombia). *Caldasia* 24(2): 393–409.
- Toussaint, E. F., E. A. Ellis, R. J. Gott, A. D. Warren, K.M. Dexter, C. Storer, D. J. Lohman & A. Y. Kawahara. 2021. Historical biogeography of Heteropterinae skippers via Beringian and post-Tethyan corridors. *Zoologica Scripta* 50(1): 100–111.
- Tyler, H. A., K. S. Brown, Jr. & K. Wilson. 1994. *Swallowtail butterflies of the Americas/A study in biological dynamics, ecological diversity, biosystematics and conservation*. Gainesville, FL: Scientific Publishers, 376 pp., 100 pls.
- Uehara-Prado, M., J. de Oliveira-Fernandes, A. de Moura Bello, G. Machado, A. J. Santos, F. Z. Vaz-de-Mello & A. V. L. Freitas. 2009. Selecting terrestrial arthropods as indicators of small-scale disturbance: A first approach in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation* 142: 1220–1228.
- Valencia, C. A., Z. N. Gil & L. M. Constantino. 2005. *Mariposas diurnas de la zona central cafetera colombiana. Guía de campo*. Chinchiná (Colombia): Cenicafé, 244 pp.
- van Nieuwerkerken E., L. Kaila, I. Kitching, N. P. Kristensen, D. C. Lees, J. Minet, J. Mitter, M. Mutanen, J. Regier, T. Simonsen, N. Wahlberg, S.-H. Yen, R. Zahiri, D. Adamski, J. Baixeras, D. Bartsch, B. Å. Bengtsson, J. W. Brown, S. R. Bucheli, D. R. Davis, J. De Prins, W. De Prins, M. E. Epstein, P. Gentili-Poole, C. Gielis, P. Hättenschwiler, A. Hausmann, J. D. Holloway, A. Kallies, O. Karsholt, A. Y. Kawahara, S. Koster, M. V. Kozlov, J. D. Lafontaine, G. Lamas, J.-F. Landry, S. Lee, M. Nuss, K.-T. Park, C. M. Penz, J. Rota, A. Schintlmeister, B. C. Schmidt, J.-C. Sohn, M. A. Solís, G. M. Tarmann, A. D. Warren, S. J. Weller, R. V. Yakovlev, V. V. Zolotuhin & A. Zwick. 2011. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758. *Zootaxa* 3148: 212–221.
- van Swaay, C., E. Regan, M. Ling, E. Bozhinovska, M. Fernández, O. J. Marini-Filho, B. Huertas, C.-K. Phon, A. Korösi, J. Meerman, G. Pe'er, M. Uehara-Prado, S. Sáfián, L. Sam, J. Shuey, D. Taron, R. Terblanche & L. Underhill. 2015. *Guidelines for standardised global butterfly monitoring*. GEO BON Technical Series 1. Leipzig: Group on Earth Observations Biodiversity Observation Network, 32 pp.
- Vélez-Lemos, D. M., M. C. Gallego-Ropero & Y. Riascos-Foreiro. 2015. Diversidad de mariposas diurnas (Insecta: Lepidoptera) de un bosque subandino, Cajibío, Cauca. *Boletín Científico Museo de Historia Natural Universidad de Caldas* 19(1): 263–285.
- Vieira, L. R., L. D. Silva, L. A. Oliveira, A. H. B. Rosa & M. M. Souza. 2020. Borboletas (Lepidoptera, Papilionoidea) em floresta estacional semidecidual do sul do estado de Minas Gerais, Brasil. *Nature and Conservation* 13(2): 14–25.
- Villareal, H. M., M. Álvarez, S. Córdoba-Córdoba, F. Escobar, G. Fagua, F. Gast, H. Mendoza, M. Ospina & A. M. Umaña. 2004. *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de inventarios de biodiversidad*. Bogotá: Instituto Alexander von Humboldt, 236 pp.
- Viloria, Á. L. 2000. Estado actual del conocimiento taxonómico de las mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) de Venezuela. pp. 261–274. In: Martín-Piera, F., J. J. Morrone & A. Melic (eds.). *Hacia un Proyecto Cyted para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PrIBES-2000*. m3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 1. Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Viloria, A. L. 2013. Mariposas y regiones naturales: Una aproximación a la biogeografía venezolana. *Entomotropica* 28(2): 108.
- Viloria, Á. L., T. W. Pyrcz & A. Orellana. 2010. A survey of the Neotropical montane butterflies of the subtribe Pronophilina (Lepidoptera, Nymphalidae) in the Venezuelan Cordillera de la Costa. *Zootaxa* 2622: 1–41.
- Warren, A. D., K. J. Davis, E. M. Stageland, J. P. Pelham, K. R. Willmott & N. V. Grishin. 2016. *Illustrated lists of American butterflies*. <http://www.butterfliesofamerica.com/>
- Willmott, K. R. 2003. *The genus Adelpha: Its systematics, biology and biogeography*. Gainesville, FL: Scientific Publishers, viii + 322 pp., 15 pls.
- Willmott K. R., J. P. W. Hall & G. Lamas. 2001. Systematics of *Hypanartia* (Lepidoptera: Nymphalidae: Nymphalinae), with a test for geographical speciation mechanisms in the Andes. *Systematics Entomology* 26(4): 369–399.
- Willmott, K. R., M. A. Marín, S. Nakahara, T. Pomerantz, G. Lamas, B. Huertas, M. Espeland, L. Xiao, Hall, J. P. W., J. I. Robinson & A. V. L. Freitas. 2019. A revision of the



- new Andean butterfly genus *Optimandes* Marín, Nakahara & Willmott, n. gen., with the description of a new species (Nymphalidae: Satyrinae: Euptychiina). *Tropical Lepidoptera Research* 29(1): 29–44.
- Wiemers, M., E. Balletto, V. Dincă, Z. F. Fric, G. Lamas, V. Lukhtanov, M. L. Munguira, C. A. M. van Swaay, R. Vila, A. Vliegthart, N. Wahlberg & R. Verovnik. 2018. An updated checklist of the European Butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea). *ZooKeys* 81: 9–45.
- Zacca, T., E. P. Barbosa & A. V. L. Freitas. 2018. *Euptychiina Species Checklist*. [https://www2.ib.unicamp.br/labor/site/?page\\_id=1020](https://www2.ib.unicamp.br/labor/site/?page_id=1020).
- Zacca, T., M. M. Casagrande, O. H. H. Mielke, B. Huertas, E. P. Barbosa, A. V. L. Freitas, G. Lamas, M. Espeland, C. Brévignon, S. Nakahara, M. F. Checa & K. R. Willmott. 2020. Systematics of the Neotropical butterfly genus *Paryphthimoides* (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae), with descriptions of seven new taxa. *Insect Systematics & Evolution* 2020: 1–55. DOI 10.1163/1876312X-00001027
- Zacca, T., M. M. Casagrande, O. H. H. Mielke, B. Huertas, M. Espeland, A. V. L. Freitas, K. R. Willmott, S. Nakahara & G. Lamas. 2020. Revalidation of *Vareuptychia* Forster, 1964, description of *Vanima* gen. nov., and notes on *Euptychia cleophes* Godman & Salvin, 1889 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Zootaxa* 4858(1): 1–34.
- Zhang, J., Q. Cong, J. Shen, E. Brockmann & N. V. Grishin. 2019. Genomes reveal drastic and recurrent phenotypic divergence in firetip skipper butterflies (Hesperiidae: Pyrrhopyginae). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286(1903)(20190609): 1–6.

## APÉNDICE A

Listado de las especies de mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea) de Altos de Pipe, Municipio Los Salias, estado Miranda, Venezuela. Las especies marcadas con asterisco (\*) representan especies o subespecies endémicas de Venezuela.

## PAPILIONOIDEA

## PAPILIONIDAE

**Papilioninae: Troidini**

*Battus p. polydamas* (Linnaeus, 1758)

*Parides erithalion zeuxis* (Lucas, 1852)\*

*Parides e. eurimedes* (Stoll, 1782)

*Heraclides a. anchisiades* (Esper, 1788)

**Papilioninae: Papilionini**

*Heraclides thoas nealces* (Rothschild & Jordan, 1906)

*Pterourus c. corobus* (C. & R. Felder, 1861)

*Papilio polyxenes costarum* Orellana, 2009\*

**HESPERIIDAE****Eudaminae**

*Epargyreus exadeus* (Cramer, 1779)

*Epargyreus aspina* Evans, 1952

*Urbanus viterboana* (Ehrmann, 1907)

*Cecropterus dorantes* (Stoll, 1790)

*Cecropterus doryssus* (Swainson, 1831)

*Cecropterus longipenis* (Plötz, 1882)

*Spicauda teleus* (Hübner, 1821)

*Spicauda simplicius* (Stoll, 1790)

*Spicauda procne* (Plötz, 1881)

*Telegonus fulgerator* (Walch, 1775)

*Telegonus c. chiriquensis* (Staudinger, 1876)

*Astrartes janeira* (Schaus, 1902)

*Autochton neis* (Geyer, 1832)

*Autochton potrillo reducta* Mabille & Boulet, 1919

*Spathilepia clonius* (Cramer, 1775)

*Cogia calchas* (Herrich-Schäffer, 1869)

*Telemiades nicomedes* (Möschler, 1879)

**Pyrrhopyginae: Passovini**

*Agara perissodora* Dyar, 1914

*Agara pegasus* Mabille, 1903

**Pyrrhopyginae: Pyrrhopygini**

*Pyrrhopyge thericles raymondi* Orellana, [2010]\*

*Mimoniades p. pionia* Hewitson, 1857

**Tagiadinae: Celaenorrhinini**

*Celaenorrhinus eligius* (Stoll, 1781)

**Pyrginae: Carcharodini**

*Polyctor polyctor* (Prittwitz, 1868)

*Nisoniades bessus* (Möschler, 1877)

*Noctuana noctua* (C. & R. Felder, 1869)

*Noctuana haematospila* (C. & R. Felder, 1867)

*Bolla zorilla* (Plötz, 1886)

**Pyrginae: Erynnini**

*Mylon cajus hera* (Evans, 1953)

*Mylon z. zephus* (Butler, 1870)

*Ebrietas badia* (Plötz, 1884)

*Cycloglypha t. thrasibulus* (Fabricius, 1793)

*Theagenes a. albiplaga* (C. & R. Felder, 1867)

*Chiomara asychis* (Stoll, 1780)

**Pyrginae: Achlyodini**

*Aethilla lavochorea* Butler, 1872

*Eantis mithridates* (Fabricius, 1793)

*Eantis pallida* (R. Felder, 1869)

*Zera zera* (Butler, 1870)

*Quadrus l. lugubris* (R. Felder, 1869)

*Quadrus u. u-lucida* (Plötz, 1884)

*Milanion leucaspis* (Mabille, 1878)

**Pyrginae: Pyrgini**

*Trina g. geometrina* (C. & R. Felder, 1867)

*Canesia canescens* (R. Felder, 1869)

*Xenophanes tryxus* (Stoll, 1780)

*Diaeus lacaena* (Hewitson, 1869)

*Burnsius orcus* (Stoll, 1780)

*Heliopetes arsalte* (Linnaeus, 1758)

**Heteropterinae**

*Dalla c. cypselus* (C. & R. Felder, 1867)

**Hesperiinae**

*Perichares adela* (Hewitson, 1867)

**Hesperiinae: Calpodini**

*Carystoides cf. hondura* Evans, 1955

*Panoquina evadnes* (Stoll, 1781)

**Hesperiinae: Anthoptini**

*Falga j. jeconia* (Butler, 1870)\*

*Anthoptus epictetus* (Fabricius, 1793)

**Hesperiinae: Moncini**

*Zariaspes mys* (Hübner, [1808])

*Callimormus radiola* (Mabille, 1878)

*Callimormus saturnus* (Herrich-Schäffer, 1869)

*Remella remus* (Fabricius, 1798)

*Lucida lucia scopas* (Mabille, 1891)

*Mnestheus ittona* (Butler, 1870)

*Methionopsis ina* (Plötz, 1882)

*Phanes abaris* (Mabille, 1891)

*Vehilius stictomenes* (Butler, 1877)

*Mnasinous patage* Godman, 1900

*Parphorus ira* (Butler, 1870)

## APÉNDICE A (CONT.)

**HESPERIIDAE****Hesperiinae: Moncini***Papias subcostulata* (Herrich-Schäffer, 1870)*Cobalopsis miaba* (Schaus, 1902)*Cobalopsis nero* (Herrich-Schäffer, 1869)*Psoralis exclamationis* (Mabille, 1898)*Vettius coryna* (Hewitson, 1866)*Vettius marcus* (Fabricius, 1787)*Thoon canta* Evans, 1955*Dion carmenta* (Hewitson, 1870)*Enosis aphilos* (Herrich-Schäffer, 1869)**Hesperiinae: Hesperini***Hylephila p. phyleus* (Drury, 1773)*Pompeius pompeius* (Latreille, [1824])*Lon inimica* (Butler & Druce, 1872)*Quinta cannae* (Herrich-Schäfer, 1869)*Cynea corisana* (Plötz, 1882)*Decinea decinea derisor* (Mabille, 1891)*Nycterlius n. nyctelius* (Latreille, [1824])*Thespieus o. othna* (Butler, 1870)**PIERIDAE****Dismorphiinae***Lieinix n. nemesis* (Latreille [1813])*Dismorphia crisia foedora* (Lucas, 1852)*Dismorphia m. medora* (Doubleday, 1844)*Enantia c. citrinella* (C. & R. Felder, 1861)**Coliadinae***Eurema elathea vitellina* (C. & R. Felder, 1861)*Eurema albula marginella* (C. & R. Felder, 1861)*Eurema phiale columbia* (C. & R. Felder, 1861)*Eurema x. xantochlora* (Kollar, 1850)*Eurema salome limoneus* (C. & R. Felder, 1861)*Eurema tupuntenem* Lichy, 1976\**Eurema mexicana bogotana* (C. & R. Felder, 1861)*Eurema arbela gratiosa* (Doubleday, 1847)*Pyrisitia v. venusta* (Boisduval, 1836)*Zerene cesonia therapis* (C. & R. Felder, 1861)\**Anteos maerula* (Fabricius, 1775)*Anteos clorinde* (Godart, [1824])*Phoebis sennae marcellina* (Cramer, 1777)*Phoebis neocypris rurina* (C. & R. Felder, 1861)**Pierinae: Anthocharidini***Hesperocharis marchalii* (Guérin-Meneville [1844])*Hesperocharis crocea idiotica* (Butler, 1869)\***Pierinae: Pierini***Leptophobia e. eleusis* (Lucas, 1852)*Archonias brassolis critias* (C. & R. Felder, 1859)*Catasticta flisa briseis* Eitschberger & T. Racheli, 1998\**Catasticta hebra potamea* (C. & R. Felder, 1861)\**Pereute charops venezuelana* (Hopffer, 1878)\**Leodonta d. dysoni* (Doubleday, 1847)**RIODINIDAE****Nemeobiinae: Euselasiini***Euselasia f. fervida* (Butler, 1874)*Euselasia v. venezolana* Seitz, 1913\***Riodininae: Mesosemini***Mesosemia m. methion* Hewitson, 1860**Riodininae: Riodinini***Rhetus d. dysonii* (Saunders, 1850)*Calephelis l. laverna* (Godman & Salvin, 1886)*Baeotis kadenii* (C. & R. Felder, 1861)\**Amphiselenis chama* (Staudinger, [1887])*Pirascia pluto* (Stichel, 1911)**Riodininae: Symmachini***Siseme p. pallas* (Latreille, [1809])*Esthemopsis j. jesse* (Butler, 1870)\**Emesis c. cypria* C. & R. Felder, 1861**LYCAENIDAE****Theclinae: Eumacini***Evenus felix* Neild & Bálint, 2014*Atlides polybe* (Linnaeus, 1763)*Atlides atys* (Cramer, 1779)*Arcas cypria* (Geyer, 1837)*Theritas mavors* (C. & R. Felder, 1865)*Brevianta undulata* (Hewitson, 1867)*Micandra platiptera* (C. & R. Felder, 1865)*Rhamma arria* (Hewitson, 1870)*Arawacus lincoides* (Draudt, 1917)*Arawacus leucogyna* (C. & R. Felder, 1865)*Arawacus dolyas* (Cramer, 1777)*Arawacus dumenilii* (Godart, [1824])*Contrafacia abola* (Hewitson, 1867)*Chlorostrymon s. simaethis* (Drury, 1773)*Cyanophrys pseudolongula* (Clench, 1944)*Laothus viridicans* (C. & R. Felder, 1865)*Arumecla aruma* (Hewitson, 1877)*Electrostrymon hugon* (Godart, [1824])*Calycopis cf. xeneta* (Hewitson, 1877)



## APÉNDICE A (CONT.)

**LYCAENIDAE****Theclinae: Eumaeini**

- Strymon cestri* (Reakirt, [1867])  
*Strymon lucena* (Hewitson, 1868)  
*Strymon serapio* (Godman & Salvin, 1887)  
*Ministrymon u. una* (Hewitson, 1873)  
*Erora badeta* (Hewitson, 1873)

**Polyommatainae**

- Leptotes cassius* (Cramer, 1775)  
*Hemiargus hanno* (Stoll, 1790)

**NYMPHALIDAE****Danainae: Danaini**

- Lycorea halia atergatis* Doubleday, [1847]  
*Danaus plexippus* (Linnaeus, 1758)

**Danainae: Ithomiini**

- Tithorea harmonia furia* Staudinger, [1884]\*  
*Aeria eurimedia agna* Godman & Salvin, 1879  
*Athesis c. clearista* Doubleday, 1847  
*Eutresis b. hypereia* Doubleday, 1847  
*Thyridia psidii aedesia* Doubleday, 1847  
*Mechanitis polymnia veritabilis* Butler, 1873  
*Hyaliris c. coeno* (Doubleday, 1847)\*  
*Hypothyris e. euclea* (Godart, 1819)  
*Pagyris c. cymothoe* (Hewitson, [1855])  
*Ithomia i. iphianassa* Doubleday, 1847  
*Oleria m. makrena* (Hewitson, 1854)  
*Oleria p. phenomoe* (Doubleday, [1847])  
*Dircenna j. jemina* (Geyer, 1837)  
*Dircenna a. adina* (Hewitson, [1855])  
*Pteronymia a. alida* (Hewitson, 1855)  
*Pteronymia artena beebei* R. & J. Fox, 1947\*  
*Pteronymia l. latilla* (Hewitson, [1855])  
*Pteronymia asopo* (C. & R. Felder, 1865)\*  
*Pteronymia v. veia* (Hewitson, [1853])\*  
*Godyris k. kedema* (Hewitson, [1855])  
*Greta a. andromica* (Hewitson, [1855])  
*Greta d. dercetis* (Doubleday, 1847)

**Heliconiinae: Acraeini**

- Abananote hylonome basilias* Lamas, 1995\*  
*Actinote antea byssa* Oberthür, 1917

**Heliconiinae: Heliconiini**

- Agraulis v. vanillae* (Linnaeus, 1758)  
*Dione moneta* Hübner, [1825]  
*Eueides a. aliphera* (Godart, 1819)  
*Heliconius charitonias bassleri* W. Comstock & F. Brown, 1950

**Heliconiinae: Heliconiini**

- Heliconius c. clysonymus* Latreille, [1817]  
*Heliconius erato hydara* (Hewitson, 1867)  
*Heliconius ethilla metalilis* Butler, 1873\*

**Nymphalidae: Limenitidinae**

- Adelpha a. alala* (Hewitson, 1847) \*  
*Adelpha b. boeotia* (C. & R. Felder, 1867)  
*Adelpha lycorias lara* (Hewitson, 1850)  
*Adelpha i. irmina* (Doubleday, [1849])\*  
*Adelpha s. seriphia* (C. & R. Felder, 1867)\*

**Nymphalidae: Apaturinae**

- Doxocopa c. cyane* (Latreille, [1813])

**Biblidinae: Biblidini**

- Biblis hyperia* (Cramer, 1779)  
*Mestra hersilia* (Fabricius, 1776)

**Biblidinae: Catonephelini**

- Catonephele numilia esite* (R. Felder, 1869)  
*Cybdelis m. mnasyllus* Doubleday, [1848]  
*Eunica carias cabira* C. & R. Felder, 1861\*  
*Eunica sydonia caresa* (Hewitson, [1857])

**Biblidinae: Ageroniini**

- Hamadryas februa ferentina* (Godart, [1824])  
*Hamadryas fornax fornacalia* (Fruhstofer, 1907)

**Biblidinae: Epiphilini**

- Epiphile boliviana lamasi* Neild, 1996\*  
*Epiphile i. iblis* C. & R. Felder, 1861

**Biblidinae: Eubagini**

- Dynamine artemisia ackeryi* Neild, 1996\*  
*Dynamine s. setabis* (Doubleday, 1849)

**Biblidinae: Callicorini**

- Callicore pitheas* (Latreille, [1813])  
*Diaethria chymena dodone* (Guenée, 1872)  
*Diaethria euclides metiscus* (Doubleday, 1845)\*

**Cyrestinae: Cyrestini**

- Marpesia corinna* (Latreille, [1813])  
*Marpesia zerynthia dentigera* (Fruhstorfer, 1907)  
*Marpesia chiron marius* (Cramer, 1779)

**Nymphalinae: Coeini**

- Pycina z. zamba* Doubleday, [1849]  
*Historis acheronta* (Fabricius, 1775)  
*Historis odius dious* Lamas, 1995

**Nymphalinae: Nymphalini**

- Colobura d. dirce* (Linnaeus, 1758)  
*Smyrna blomfieldia* (Fabricius, 1781)

## APÉNDICE A (CONT.)

**Nymphalinae: Nymphalini***Hypanartia d. dione* (Latreille, [1813])*Hypanartia lethe* (Fabricius, 1793)*Vanessa myrinna* (Doubleday, 1849)*Vanessa virginiensis* (Drury, 1773)**Nymphalinae: Victorini***Anartia amathea* (Linnaeus, 1763)*Anartia jatrophae* (Linnaeus, 1763)*Siproeta epaphus* (Latreille, [1813])**Nymphalinae: Junoniini***Junonia e. evarete* (Cramer, 1779)**Nymphalinae: Melitacini***Chlosyne n. narva* (Fabricius, 1793)*Anthanassa a. acesas* (Hewitson, 1864)\**Anthanassa drusilla halli* Neild, 2008\**Eresia c. carme* Doubleday [1847]\**Janatella leucodesma* (C. & R. Felder, 1861)*Tegosa a. anieta* (Hewitson, 1874)**Charaxinae: Anacini***Consul f. fabius* (Cramer, 1776)*Hypna rufescens* Butler, 1866*Fountainea glycerium venezuelana*

(F. Johnson &amp; W. Comstock, 1941)\*

*Fountainea nessus* (Latreille, [1813])*Memphis perenna austrina* (W. Comstock, 1961)*Memphis philumena chaeronea* (C. & R. Felder, 1861)*Memphis maria* Pyrcz & Neild, 1996\***Charaxinae: Preponini***Archaeoprepona amphimachus amphiktion* (Fruhstorfer, 1916)*Archaeoprepona demophon muson* (Fruhstorfer, 1905)*Prepona laertes* (Hübner, [1811])*Prepona praeeste choroniensis* Lichy, 1975\***Satyrinae: Morphini***Morpho helenor corydon* Gueneé, 1859\***Satyrinae: Brassolini***Caligo o. oileus* C. & R. Felder, 1861*Caligo eurilochus* (Cramer, 1775)*Caligo t. telamonius* (C. & R. Felder, 1862)*Eryphanis zolvizora isabelae* Neild & De Sousa, 2014\**Eryphanis lycomedon* (C. & R. Felder, 1862)*Opsiphanes c. cassina* C. & R. Felder, 1862**Satyrinae: Melanitini***Manataria maculata* (Hopffer, 1874)**Satyrinae: Satyrini: Pronophilina***Pronophila obscura* Butler, 1868\**Corades e. enyo* Hewitson, [1849]\**Pseudomaniola p. phaselis* (Hewitson, 1862)\**Lymanopoda c. caucana* Weymer, 1911\**Pedaliodes manis ivica* Vilorio & Pyrcz, 2010\**Pedaliodes p. piletha* (Hewitson, 1862)\**Pedaliodes p. pisonia* (Hewitson, 1862)\**Pedaliodes p. plotina* (Hewitson, 1862)\**Manerebia mycalesoides* (C. & R. Felder, 1867)**Satyrinae: Satyrini: Euptychiina***Amiga indianacristoi* Nakahara & Marín, 2019\**Paryphthimoides t. terrestris* (Butler, 1867)*Optimandes e. eugenia* (C. & R. Felder, 1867)\**Graphita griphe* (C. & R. Felder, 1867)*Euptychoides laccine* (C. & R. Felder, 1867)*Forsterinaria inornata* Forster, 1964*Hermeuptychia atalanta* (Butler, 1867)*Malaveria nebulosa* (Butler, 1867)\**Oressinoma t. typhla* Doubleday, [1849]*Pareuptychia ocirrhoe* (Fabricius, 1776)*Pharneuptychia innocentia* (C. & R. Felder, 1867)*Taygetis laches* (Fabricius, 1793)*Yphthimoides peloria* (C. & R. Felder, 1867)

APÉNDICE B

Algunas especies representativas de la fauna de mariposas de Altos de Pipe, Municipio Los Salias, estado Miranda, Venezuela. 1. *Panoquina evadnes*; 2. *Parphorus ira*; 3. *Vettius coryna*; 4. *Decinea decinea derisor* (Hesperiidae); 5. *Eurema salome limoneus*; 6. *Eurema tupuntinem*; 7. *Zerene cesonia therapis*; 8. *Catasticta flisa briseis*; 9. *Catasticta hebra potamea* (Pieridae); 10. *Baeotis kadenii*; 11. *Amphiselenis chama*; 12. *Pirascia pluto* (Riodinidae); 13. *Evenus felix*; 14. *Theriras mavors*; 15. *Laothus viridicans*; 16. *Arawacus dolylas* (Lycaenidae); 17. *Hyaliris coeno coeno*; 18. *Oleria phenome phenome*; 19. *Dircenna jemina jemina*; 20. *Dircenna adina adina*; 21. *Pteronymia alida alida*; 22. *Greta dercetes dercetes* (Ithomiini); 23. *Abananote hylonome basilia* (Acraeini); 24. *Adelpha irmina irmina*; 25. *Adelpha seriphia seriphia* (Limenitidinae); 26. *Eunica carias cabira*; 27. *Catonephele numilia esite*; 28. *Cybdelis mnasylyus mnasylyus* (Biblidinae) (Fotografías: Indiana Cristo <sup>®</sup>).





APÉNDICE B (CONT.)

Algunas especies representativas de la fauna de mariposas de Altos de Pipe, Municipio Los Salias, estado Miranda, Venezuela. 29. *Epiphile iblis iblis*; 30. *Dynamine artemisia ackeryi*; 31. *Callicore pitheas*; 32. *Diaethria clymena dodone* (Biblidinae); 33. *Marpesia corinna*; 34. *Marpesia zerynthia dentigera*; 35. *Marpesia chiron marius* (Cyrestinae); 36. *Pycina zamba zamba*; 37. *Vanessa virginiensis*; 38. *Anthanassa acesas acesas*; 39. *Anthanassa drusilla halli*; 40. *Tegosa anieta anieta* (Nymphalinae); 41. *Consul fabius fabius*; 42. *Hypna rufescens*; 43. *Fountainea glycerium venezuelana*; 44. *Memphis perenna austrina*; 45. *Fountainea nessus*; 46. *Morpho helenor corydon*; 47. *Caligo oileus oileus*; 48. *Pronophila obscura*; 49. *Pedaliodes piletha piletha*; 50. *Pedaliodes pisonia*; 51. *Pedaliodes plotina plotina*; 52. *Amiga indianacristoi*; 53. *Optimandes eugenia eugenia*; 54. *Malaveria nebulosa*; 55. *Pharneuptychia innocentia*; 56. *Ypthimoides peloria* (Fotografías: Indiana Cristo <sup>®</sup>).



# Caracterización de la comunidad de murciélagos del Jardín Botánico de Maracaibo, estado Zulia, Venezuela

Characterization of the bat community of the Maracaibo Botanical Garden, state of Zulia, Venezuela

Yeislyn N. Tapias<sup>1</sup>, Belkis A. Rivas<sup>2</sup> & Tito R. Barros<sup>3</sup>

<sup>1</sup>La Concepción, vía Palito Blanco, sector Los Ángeles, Casa No 33, municipio Jesús Enrique Lossada, estado Zulia, Venezuela.

<sup>2</sup>Grupo de Ecología Animal, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, estado Mérida, Venezuela.

<sup>3</sup>Museo de Biología de La Universidad del Zulia, Facultad Experimental de Ciencias, Universidad del Zulia, Apdo 526, Maracaibo 4011, estado Zulia, Venezuela.

Correspondencia: T.R. Barros: porosaurus@gmail.com

(Recibido: 20-05-2020 / Aceptado: 12-12-2020 / En línea: 26-02-2021)

## RESUMEN

Para proteger los ecosistemas naturales cercanos a los centros urbanos es necesario generar información sobre su diversidad biológica, condición indispensable para sustentar su manejo adecuado. En consecuencia se estudió la estructura comunitaria de los murciélagos presentes en el Jardín Botánico de Maracaibo (JBM). Se realizaron muestreos bimensuales entre marzo-junio y agosto-octubre de 2014, con un total de 162 horas nocturnas. Se emplearon tres redes de neblina, desplegadas y activas entre las 18:00 y 00:00 horas. Fueron obtenidos los índices de diversidad de Shannon-Wiener y Equidad de Pielou. Las especies de murciélagos fueron ubicadas en los gremios tróficos correspondientes y se elaboró la curva de acumulación de especies ajustada a través de un modelo de regresión. Se capturaron 132 individuos pertenecientes a diez especies y cuatro familias. La familia Phyllostomidae fue la más diversa (96,2%) dominada por *Glossophaga longirostris* y *Artibeus planirostris*, seguida por Emballonuridae (2,3%), y finalmente Vespertilionidae y Molossidae con 0,8% cada una. La diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) fue 1,43 y la equidad de Pielou ( $J'$ ) 0,62. La estructura trófica está compuesta por cinco gremios, con nectarívoros-polinívoros (56,8%) y frugívoros (37,12%) como los mejor representados en cuanto al número de especies. Ambos grupos son considerados agentes importantes en la regeneración de bosques antropizados, y dispersan semillas dentro y fuera de estos sitios intervenidos, y son relevantes en los procesos de polinización, sobre todo en el JBM. En este parque aún persiste un relicto de Bosque Seco Tropical (Bs-T), uno de los ecosistemas de mayor riesgo en América.

**Palabras clave:** bosque seco tropical, Chiroptera, diversidad, gremios tróficos y estructura comunitaria.

## ABSTRACT

In order to protect the natural ecosystems near urban centers, it is necessary to generate baseline information on their biological diversity, an indispensable condition to support adequate management of these areas. In relation to the aforementioned, the community structure of the bats present in the Botanical Garden of the city of Maracaibo was studied. Bi-monthly samplings were carried out between March-June and August-October 2014, with a total of 162 night hours. Three mist nets were set between 18:00 and 00:00. 132 individuals belonging to ten (10) species and four (4) families were captured. The family Phyllostomidae was the one that grouped the largest number of species (96.2%) dominated by the species *Glossophaga longirostris* and *Artibeus planirostris*, followed by the family Emballonuridae with 2.3%, Vespertilioni-



dae and Molossidae with 0.8%. The diversity of Shannon-Wiener ( $H'$ ) was 1.43 and the equity of Pielou ( $J'$ ) was 0.62. The trophic structure is made up of five guilds, with nectarivores-polynivores (56.8%) and frugivores (37.12%) as the best represented in relation to the number of species. Both groups are considered important agents in the regeneration of disturbed forests, and help to disperse seeds inside and outside these impacted sites and with the pollination process.

**Key words:** Chiroptera, diversity, dry tropical forest, trophic guild and community structure.

## INTRODUCCIÓN

Los murciélagos es uno de los dos grupos más diversos de mamíferos a nivel mundial. Casi el 26% de las especies de la clase Mammalia pertenecen al orden Chiroptera. Estos particulares mamíferos voladores se agrupan en 1.421 especies (Simmons & Cirranello 2020). Venezuela posee 172 especies de murciélagos (dos endémicas, 17 típicas, 66 géneros y nueve familias), esta cifra corresponde al 14% de la quiropterofauna mundial y al 61% de la suramericana (Romero *et al.* 2013, Delgado-Jaramillo *et al.* 2016).

El estudio de los murciélagos permite además de conocer su diversidad particular, dilucidar las consecuencias de alteraciones en los ecosistemas, producidas por la adición, remoción o manipulación de los factores ambientales. Los murciélagos desempeñan múltiples funciones ecológicas e interacciones bióticas como: dispersores de semillas, polinizadores de plantas, reguladores-controladores de poblaciones de vertebrados e invertebrados (principalmente insectos), y redistribución de nutrientes y energía a través de su guano para sostener ecosistemas terrestres, acuáticos y cavernarios (Medellín & Gaona 1999, Siles *et al.* 2006, Flores 2008, Kunz *et al.* 2011); abarcando todos los niveles tróficos, mostrando así, una amplia visión de la salud de un ecosistema (Fenton *et al.* 1992).

Las ciudades y centros urbanos de importancia siempre han designado áreas geográficas cercanas como zonas naturales de protección, así como parques temáticos. Entre ellos los jardines botánicos y *arboretum* son dos de los más conocidos. Estas zonas albergan relictos de una vegetación primigenia y desarrollan diversos programas de investigación, conservación y recreación. El Jardín Botánico de Maracaibo (JBM) abrió sus puertas al público en el año 1983 y en su extensión geográfica de casi cien hectáreas se daba protección legal y natural a un parche de bosque seco tropical (Bs-T) representativo de esta zona occidental del país, esta área bajo régimen de administración especial (ABRAE) fue reinaugurada recientemente (2013) después de un largo tiempo de clausura. En la actualidad su comunidad vegetal principal (el bosque seco) es uno de los ecosistemas de mayor amenaza mundial debido a la agricultura, ganadería, expansión urbana, deforestación, contaminación, entre otros factores (Portillo *et*

*al.* 2012, Portillo 2014). Algunas especies de murciélagos han demostrado resistir los efectos antropogénicos y son capaces de habitar fragmentos en bosques urbanos. Los murciélagos frugívoros y polinívoros en zonas impactadas han demostrado ser esenciales para la regeneración de sus bosques mediante el continuo proceso de dispersión de semillas y polinización de una gran variedad de especies vegetales (Prone *et al.* 2012, Leal 2018).

La información sobre fauna y flora en parques recreacionales, reservas, jardines botánicos y *arboretum* entre otros, es clave para el manejo adecuado de sus ecosistemas y es por ello, que en tiempos recientes la atención científica ha producido una serie de avances importantes en esta materia, tanto en un contexto internacional como nacional y regional (Delgado *et al.* 2007, Suárez-Villota *et al.* 2009, Arias-Aguilar *et al.* 2015, Vásquez 2018, Leal 2018, Castañeda & Cadena 2019, Dias-Silva *et al.* 2019).

En esta investigación se realizó una caracterización preliminar de la estructura comunitaria de los murciélagos en una zona legalmente protegida y conocida como Jardín Botánico de Maracaibo; que posee un gran parche de bosque seco tropical, autóctono de la planicie adyacente a los municipios Maracaibo y San Francisco del estado Zulia, Venezuela. Este trabajo es pionero en su temática y presenta la primera contribución al conocimiento de los mamíferos voladores de un área de vital importancia para uno de los centros más densamente poblados del occidente del país.

## ÁREA DE ESTUDIO

El Jardín Botánico de Maracaibo (JBM) está ubicado al suroeste de la ciudad, colindando con la Base Aérea Rafael Urdaneta (BARU) y el Aeropuerto Internacional La Chinita, en el municipio San Francisco, parroquia Marcial Hernández (10°35'18,41''N, 71°48,08''O) (Fig. 1). El JBM es una institución sin fines de lucro que fue construida en la primera década de 1970; su diseño y obra pertenecen a Roberto Burle Marx y Leandro Aristeguieta (Morales & Carache 2018). Fue inaugurado el 24 de octubre de 1983 y aunque su área total sobrepasa las 100 hectáreas, este parque fue objeto de abandono por largo tiempo y estuvo a punto de desaparecer hasta su rescate y reapertura

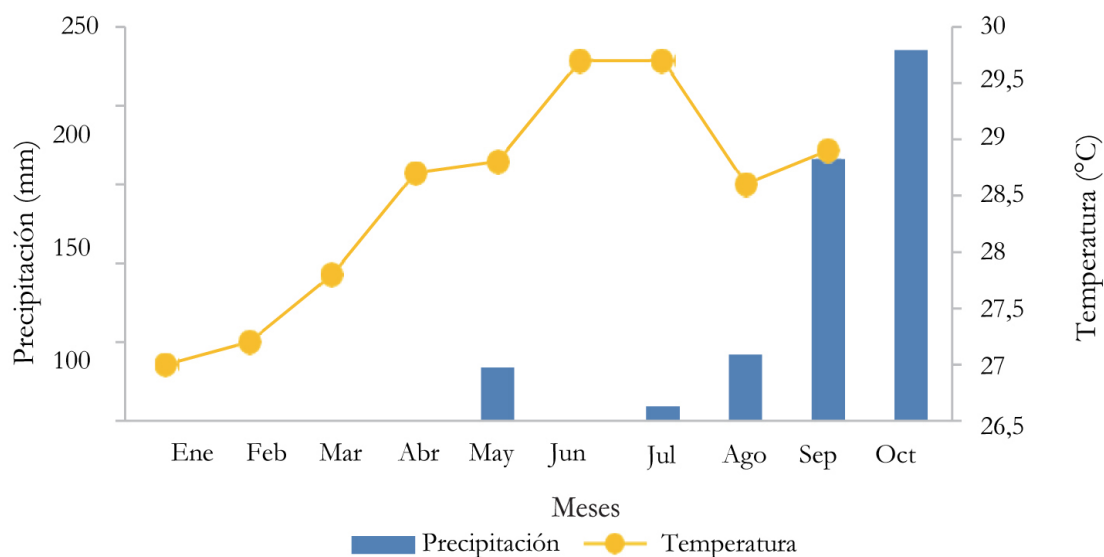


en 2013. El clima es de una zona semiárida, presenta una precipitación media anual de 500 mm, que aumenta de norte a sur y de este a oeste, hasta alcanzar un promedio de 1.500 mm en las estribaciones de la serranía de Perijá y una temperatura de 27,8°C (Fig. 2). El JBM presenta topografía plana, con una altitud de unos 50 m s.n.m. y vegetación con xerofitismo notable y un remanente de Bs-T (Zambrano & Fuenmayor 1977, Portillo 2014). Las plantas leñosas

son abundantes y las suculentas columnares están presentes con relativa abundancia, también son frecuentes las especies espinosas y árboles: veraneros, siempre verdes, con fisionomía semejantes al laurel, así como otros con hojas suculentas y cardones. Todos ellos en conjunto constituyen el estrato arbóreo del bosque, y alcanzan alturas de hasta 12 metros con dominancia de: *Caesalpinia coriaria* (dividive), *Tabebuia chrysea* (penda), *Bulnesia arborea* (vera),



**Figura 1.** Ubicación relativa del Jardín Botánico de Maracaibo en el estado Zulia, y mapa de cobertura vegetal para el año 2014. (Mapa elaborado por el Laboratorio de Protección y Manejo de Zonas Áridas y Semiáridas del IVIC, sede Zulia).



**Figura 2.** Climograma del Jardín Botánico de Maracaibo (Información de la estación meteorológica Base Aérea Rafael Urdaneta “BARU”, 2014).

*Capparis odoratissima* (olivo), *Pereskia guamacho* (suspiro o guamacho), *Stenocereus griseus* (dato) y *Prosopis juliflora* (cují).

En el JBM se han realizado varias evaluaciones ambientales y caracterizaciones florísticas y faunísticas que hemos incluido como un aporte histórico y base bibliográfica para el adecuado manejo integral de esta área protegida (Zambrano & Fuenmayor 1977, Morales 2004, González *et al.* 2012, Larreal *et al.* 2012, Quintero *et al.* 2013, Cardozo *et al.* 2014, Portillo 2014, Morales & Carache 2018, Vásquez 2018, Gómez-Fonseca *et al.* 2019).

### MATERIALES Y MÉTODOS

Los muestreos se condujeron de marzo a junio y de agosto a octubre del año 2014. Las capturas de los murciélagos

fueron realizadas mensualmente con tres redes de neblina (12×2.5, 13×3.5, y 15×2 m) por noche. Estas se ubicaron dentro de tres sectores del JBM: 1. rutas de desplazamientos, 2. cerca de lagunas artificiales, y 3. sotobosque (Fig. 3), cubriendo un total de 23 puntos diferentes (Fig. 4). Las redes siempre fueron abiertas entre las 18:00 y las 00:00 h, y revisadas cada 30 min. Cada murciélagos capturado se colocó en una bolsa de tela rotulada (fecha, hora, sitio de captura y malla); luego fue identificado, sexado, medido, pesado y liberado. Para la identificación de las especies de murciélagos se utilizaron las claves taxonómicas de Linares (1987 y 1998). A cada especie se le asignó una categoría trófica. Cuando la identificación *in situ* era difícil, el animal era trasladado al laboratorio para análisis más minuciosos y para ser comparado con ejemplares depositados en alguno de los museos nacionales. De las especies captura-



Figura 3. Ubicación de las redes de neblina en: rutas de desplazamiento, cerca de las lagunas y sotobosque.

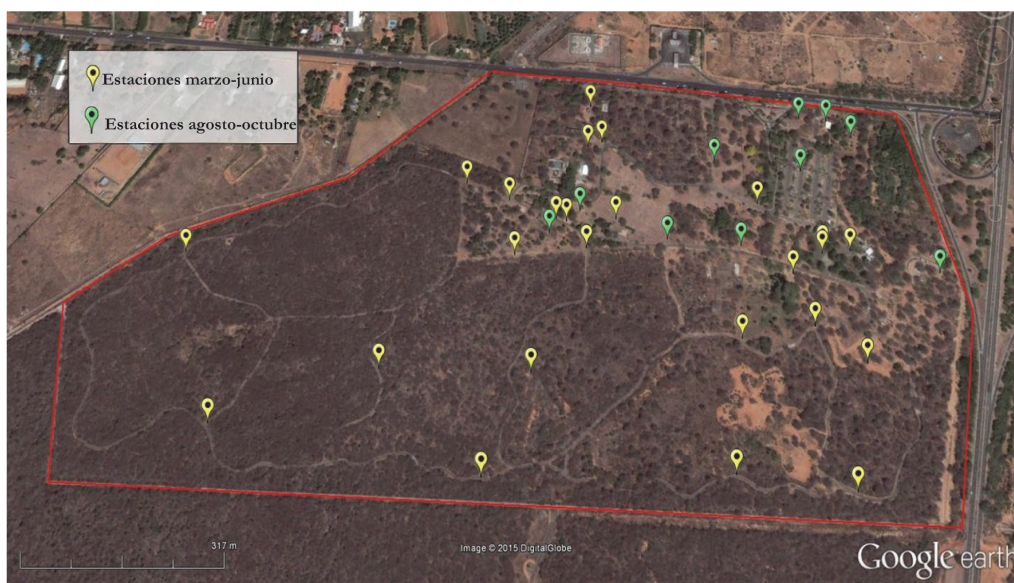


Figura 4. Imagen satelital del Jardín Botánico de Maracaibo, son señaladas las 23 estaciones de muestreo contempladas en esta investigación (elaborado a partir de Google Earth 2015).



das que eran diferentes se preservaron aquellos individuos que no lograron sobrevivir al trapeo.

Los individuos sobrevivientes eran marcados y liberados después de obtener sus datos y transcribirlos en las planillas de campo, evitando así alteraciones en las poblaciones del área de estudio (Bisbal *et al.* 1990). Fueron obtenidas las abundancias relativas por especie. Se calcularon los índices de: Diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) y Equidad de Pielou ( $J$ ). También se elaboró la curva acumulativa de especies durante el tiempo de estudio del inventario de murciélagos en el JBM (Magurran 2004). Esta curva se ajustó con una regresión polinómica utilizando el paquete *Past 3*. El éxito de captura (EXC) se calculó utilizando la relación entre el número de individuos cap-

turados y el esfuerzo de captura. Este último fue definido como el producto del área de redes de neblina ( $105,5\text{m}^2$ ) y el número de horas de muestreo multiplicado por 100 (Bejarano-Bonilla *et al.* 2007).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se capturaron 132 individuos, pertenecientes a 4 familias, 8 géneros y 10 especies distintas (Fig. 5). La familia Phyllostomidae presentó mayor diversidad y abundancia, con 4 subfamilias y 7 especies (96,2%), seguida de la familia Emballonuridae (2,3%), Vespertilionidae y Molossidae (0,8% respectivamente). El esfuerzo fue de 162 horas a lo largo de siete meses durante 2014.



**Figura 5.** Nueve de las diez especies de murciélagos registradas en el Jardín Botánico de Maracaibo. 1. *Artibeus planirostris*; 2. *Artibeus obscurus*; 3. *Glossophaga longirostris*; 4. *Glossophaga soricina*; 5. *Leptonycteris curasoae*; 6. *Phyllostomus discolor*; 7. *Saccopteryx leptura*; 8. *Molossus molossus*; 9. *Desmodus rotundus*. La especie *Rhogeessa minutilla* no se muestra en la imagen. Fotos: Yeyslin Tapias.



MURCIÉLAGOS DEL JARDÍN BOTÁNICO DE MARACAIBO

A continuación se expone una lista de las especies de murciélagos registradas en el JBM. La taxonomía y la nomenclatura siguen a Linares (1987, 1998), Sánchez & Lew (2012) y Wilson & Mittermeier (2019).

Clase Mammalia Linnaeus, 1758

Orden Chiroptera Blumenbach, 1779

Familia Emballonuridae Gervais, 1856

Subfamilia Emballonurinae Gervais, 1856

Género *Saccopteryx* Illiger, 1811

1. *Saccopteryx leptura* (Schreber, 1774)

Familia Phyllostomidae Gray, 1825

Subfamilia Phyllostominae Gray, 1825

Género *Phyllostomus* Lacépède, 1799

2. *Phyllostomus discolor* Wagner, 1843

Subfamilia Glossophaginae Bonaparte, 1845

Género *Glossophaga* E. Geoffroy St. Hilaire, 1818

3. *Glossophaga longirostris* (Miller, 1898)

4. *Glossophaga soricina* (Pallas, 1776)

Género *Leptonycteris* Lydekker, 1891

5. *Leptonycteris curasoae* Miller, 1900

Subfamilia Stenodermatinae Gervais, 1856

Género *Artibeus* Leach, 1821

6. *Artibeus obscurus* (Schinz, 1821)

7. *Artibeus planirostris* (Spix, 1823)

Subfamilia Desmodontinae Wagner, 1840

Género *Desmodus* Wied-Neuwied, 1826

8. *Desmodus rotundus* (E. Geoffroy St. Hilaire, 1810)

Familia Vespertilionidae Gray, 1821

Subfamilia Vespertilioninae Gray, 1821

Género *Rhogeessa* H. Allen, 1866

9. *Rhogeessa minutilla* (Miller, 1897)

Familia Molossidae Gervais, 1856

Género *Molossus* E. Geoffroy, 1805

10. *Molossus molossus* (Pallas, 1766)

El murciélago nectarívoro llanero (*Glossophaga longirostris*) presentó el mayor número de capturas (Tabla 1). Esta especie realiza una función importante en el mantenimiento de la relación planta-animal (Sosa & Soriano 1993) con una dieta variada según la disponibilidad de recursos. Durante la estación seca aprovecha la abundancia de polen y en lluvia los frutos e insectos (Ibáñez 1981). Le siguió en abundancia *Artibeus planirostris* “nombre correcto para las poblaciones venezolanas anteriormente asignadas a *A. jamaicensis*” (Sánchez & Lew 2012). Es la especie de murciélago más ampliamente conocida del país (Linares 1998), se distribuye desde el nivel del mar hasta los 2.135m (Fernández-Badillo & Ulloa 1990), y ocupa una gran variedad de hábitats (Velázquez *et al.* 2009). Su abundancia en esta zona árida quizás se debe a su condición de forrajero nómada que le facilita coexistir en áreas amplias y adaptarse fácilmente a cambios ambientales (Muñoz-Saba *et al.* 1997 y Velázquez *et al.* 2009), esta especie logra obtener alimento en plantas ornamentales y frutas introducidas en el área por los habitantes de la zona. Cruz-Lara *et al.* (2004) señalan a *A. planirostris*, como abundante en los cafetales de Chiapas, en México y podría deberse a la capacidad de estos mamíferos voladores para obtener los requisitos básicos para su alimentación y refugio, en este

**Tabla 1.** Lista de las especies de murciélagos con su abundancia relativa en el Jardín Botánico de Maracaibo.

Especies identificadas	Total de individuos	Abundancia relativa (%)	Gremio trófico
<i>Molossus molossus</i>	1	0,75	Insectívoro
<i>Artibeus planirostris</i>	43	32,57	Frugívoro
<i>Artibeus obscurus</i>	5	3,78	Frugívoro
<i>Glossophaga longirostris</i>	59	44,69	Nectarívoro polinívoro
<i>Leptonycteris curasoae</i>	12	9,09	Nectarívoro polinívoro
<i>Glossophaga soricina</i>	4	3,03	Nectarívoro polinívoro
<i>Phyllostomus discolor</i>	3	2,27	Omnívoro
<i>Rhogeessa minutilla</i>	1	0,75	Insectívoro
<i>Desmodus rotundus</i>	1	0,75	Hematófago
<i>Saccopteryx leptura</i>	3	2,27	Insectívoro
Total de individuos	132	100	-

tipo de plantaciones, aunque también podría indicar una tolerancia relativa a la fragmentación de los bosques.

*Leptonycteris curasoae*, especie glosófagina, es considerada clave en los ecosistemas por su función como polinizadora y dispersora de semillas, principalmente de cactáceas y agaváceas, frecuentes en zonas áridas (Nassar *et al.* 1997). Su dieta consiste en néctar, polen y frutos (Russell & Wilson 2006). Es una de las pocas especies dentro de la familia Phyllostomidae que realiza movimientos migratorios (Fleming *et al.* 1972). Según Ceballos *et al.* (1997), en la biología poblacional de *L. curasoae* se presentan cambios estacionales sustanciales en tamaño y composición de sexos en los refugios diurnos, con comportamiento altamente gregario y realizan además migraciones locales y de largas distancias en corredores de néctar. *Artibeus obscurus*, es un organismo de hábitats boscosos y de zonas bajas y medianamente altas. Se alimenta de frutas y su condición poblacional es estable en las biorregiones donde se encuentra. *Glossophaga soricina*, es una especie oportunista que se alimenta de néctar, polen y partes florales (Linares 1998). Esta especie se mantiene en ambientes degradados debido a su capacidad de adaptación, por lo cual se le ha calificado como indicadora del deterioro de áreas boscosas (Velázquez 2009). El murciélago *Saccopteryx leptura*, no fue capturado en las mallas de neblina, sin embargo fue registrado por el avistamiento de dos adultos y su cría en una construcción abandonada. Esta especie tiende a alimentarse de pequeños insectos voladores en el dosel del bosque. *Phyllostomus discolor*, es una especie omnívora con tendencia estacional, se alimenta de insectos y frutas en la estación lluviosa y en la seca consume polen y néctar (Linares 1998). El murciélago *Rhogeessa minutilla*, se alimenta de pequeños insectos voladores en particular de moscas de frutas (dípteros drosófilidos), esta especie sale en horas tempranas del día cuando aún hay luz solar, pico de actividad vespertino-crepuscular de los insectos (Linares 1998). Quizás la especie de mayor interacción con los humanos por estar presente en sus viviendas e infraestructuras sea *Molossus molossus*, este murciélago utiliza todo tipo de construcciones humanas para establecer sus refugios, se alimenta fundamentalmente de insectos, abundantes en las ciudades. Su presencia en el JBM indica claramente la modificación de hábitats naturales y la presencia de obras de construcción (edificaciones). La función ecológica desempeñada por *M. molossus* como controlador de insectos parece ser de gran importancia, estos murciélagos consumen una cantidad importante de insectos nocturnos, la mayoría de los cuales son propensos a convertirse en molestias y plagas (Gaona & Medellín 2001, Sampedro & Martínez 2009).

Otro registro interesante, aunque de baja frecuencia fue la aparición en el JBM del murciélago hematófago *Desmo-*

*mus rotundus*, generalmente asociado a actividades ganaderas (Velásquez 2009), su presencia puede estar favorecida por la disponibilidad de refugios en el bosque y la oferta de alimento disponible en potreros aledaños (Ballesteros *et al.* 2007). Se diferencia de las demás por su alimentación, ya que ingiere sangre de otros vertebrados (Linares 1998). Por esta razón es considerado una posible amenaza por la particularidad de ser vector de la rabia paralítica (Fernández-Badillo & Ulloa 1990, Linares 1998).

La abundancia relativa de las especies conformó un patrón bien establecido en las comunidades de murciélagos tropicales, donde pocas especies son muy abundantes y el resto son escasas (Fleming *et al.* 1972, Kalko *et al.* 1996, Medellín *et al.* 2000). La dominancia de los filostómidos y en particular de especies de los géneros *Glossophaga*, *Carollia* y *Artibeus*, así como la presencia de *Desmodus* son indicadores, en algunas circunstancias, de perturbaciones antrópicas y en bosque seco tropical (B&T) en procesos de regeneración (Fenton *et al.* 1992, Medellín *et al.* 2000, Cabrera-Ojeda *et al.* 2016), es posible que su dominancia sea un reflejo de una combinación de factores naturales y antropogénicos (Velázquez *et al.* 2009).

La familia Phyllostomidae es considerada la más abundante del Neotrópico y puede estar asociada con la alta diversidad de plantas, vertebrados e insectos que constituyen su dieta (Fleming 1986, Ospina-Ante & Gómez 1999). Esta radiación adaptativa extensa ha permitido que los miembros de esta familia se localicen en nichos inexplorados, convirtiéndose en la base de la alta diversidad de las comunidades de murciélagos neotropicales (Freeman 2000). Ellos son considerados agentes importantes en la regeneración de bosques perturbados y dispersan semillas dentro y fuera de estos, ayudando a mantener la diversidad vegetal (Cruz-Lara *et al.* 2004, Velázquez *et al.* 2009).

La comunidad de quirópteros del JBM está constituida por cinco gremios tróficos; con los nectarívoros-polinívoros con el mayor porcentaje (56,8%), seguido de los frugívoros (37,12%), insectívoros (3,78%), hematófagos y omnívoros (0,75% cada uno). Caraballo, *et al.* (2005) obtuvieron resultados similares en zonas xerofíticas de la península de Araya (Venezuela), donde los nectarívoros-polinívoros fueron los más abundantes (37,43%), seguidos por los frugívoros (29,19%), insectívoros (19,86%) y hematófagos (5,59%). El predominio de nectarívoros y frugívoros en el JBM puede deberse a su alimentación, varias especies obtienen sus recursos de cactáceas columnares (Sosa & Soriano 1993, Nassar *et al.* 1997, Sahley 1995, Muñoz-Saba *et al.* 1997, Petit 1998, Peres-Coelho *et al.* 2013) que son especies vegetales comunes en la zona. Estos murciélagos poseen rasgos adaptativos que les permiten consumir néctar, polen y frutos de estas plantas; a su vez,

las cactáceas han desarrollado características que favorecen la quiropterofilia (Ruiz *et al.* 1997). Será necesario que en investigaciones más detalladas sobre este grupo de mamíferos voladores en el jardín botánico se evalúe la influencia de la fenología reproductiva de las plantas y su asociación con las especies de murciélagos (quiropterofilia y quiropterochoria) registrados en el presente estudio.

El éxito de captura mensual fue obtenido para las tres especies más abundantes en el JBM (Tabla 2).

Las capturas de los murciélagos fue mayor hacia el final del trabajo de campo de agosto a octubre y esto coincide con la época de lluvias para el JBM. El éxito de captura global (0,77 ind/m<sup>2</sup>xh) se encuentra dentro del intervalo aportado por Bejarano-Bonilla *et al.* (2007) para algunas zonas de Tolima, Colombia (0,008-1,06 ind/m<sup>2</sup>xh). No obstante nuestro éxito de captura resulta bajo cuando es comparado con los resultados de Delgado *et al.* (2007) para el Parque “Negra Hipólita” en Valencia, Venezuela. Estos autores no suministran el valor de este índice pero al calcularlo de sus resultados fue de 4,25 ind/m<sup>2</sup>xh. Existen además ciertas similitudes en cuanto al número de especies registradas (11) y su ensamble de especies es también dominado por un murciélago en particular (*Artibeus lituratus*). Los *Artibeus* también fueron las especies dominantes en los trabajos de Cabrera-Ojeda *et al.* (2016) para un BsT en Nariño, Colombia; Gárceles-Restrepo *et al.* (2016) en el Campus Meléndez de la Universidad del Valle, Cali, Colombia y de Leal (2018) para un *arboretum* del estado Miranda, Venezuela. Este último estudio registró 4 especies de murciélagos, aunque con un esfuerzo mayor en horas de muestreo (258 horas red). Estudios futuros con murciélagos en el JBM debieran examinar la influencia lunar (Selenofobia) en las tasas de captura de las distintas especies acá registradas (Santos-Moreno *et al.* 2010 y Coria 2014).

Según Sánchez-Palomino *et al.* (1996), la diversidad y equidad son componentes que se manifiestan en altos valores, cuando la dominancia es baja. De acuerdo con esto, la diversidad de la comunidad de murciélagos presente en el JBM fue baja ( $H' = 1,43$ ), debido a la dominancia de *G. longirostris* y *A. planirostris*, produciendo a su vez una baja equidad ( $J' = 0,62$ ). Chocrón (2005) obtuvo resultados

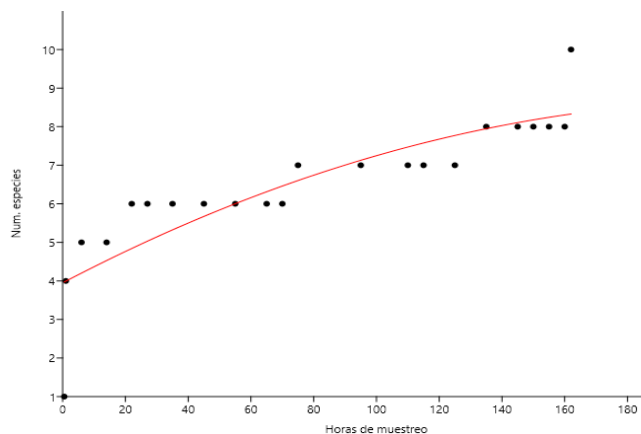
similares en una zona árida adyacente al Ancón de Iturre, municipio Miranda, estado Zulia, con una diversidad de 1,38 y una equidad de 0,46. También Chávez & Ceballos (2001) en selvas secas al oeste de México ( $H' = 1,99$  y  $J' = 1,40$ ). Estos índices de diversidad en el JBM son menores al ser comparados con otras zonas áridas del país, como la península de Araya en dos localidades xerofíticas: Guayacán ( $H' = 2,50$ ) y Guarapo-Oturo ( $H' = 2,59$ ) con equidades respectivas de 0,72 y 0,78 (Carballo *et al.* 2005). Igualmente con las de Velázquez *et al.* (2009) en los alrededores de San Antonio del Golfo ( $H' = 2,27$  y  $J' = 0,76$ ) y Guayacán ( $H' = 2,75$  y  $J' = 0,83$ ).

La diferencia en el número de especies registradas y su abundancia relativa en el JBM con respecto a otros trabajos en bioregiones relativamente similares podría deberse a varios factores: ausencia de técnicas alternativas de captura y registro (bioacústica); falta de muestreo en el sub-dosel del bosque; duración del estudio y finalmente a la estructura de los distintos hábitats del área de estudio (Bobrowiec & Gribel 2010). No obstante consideramos el presente inventario como satisfactorio. Delgado *et al.* (2016) refieren 70 especies de murciélagos para la cuenca del Lago de Maracaibo y en áreas de protección estricta para el occidente del país, la riqueza de especies fue de 15 y podría considerarse como de nivel medio-bajo, tomando como alta riqueza, cantidades entre 50-80 y por lo general, verificadas en sistemas de mayor extensión geográfica y con restricción administrativa como los sistemas de Reservas de Fauna y Parques Nacionales de Venezuela. Para algunos grupos de murciélagos, un hábitat complejo ofrece mayor disponibilidad de alimento y refugio, y posibilita la coexistencia de un mayor número de especies (Sánchez-Palomino *et al.* 1996). Las perturbaciones naturales como la caída ocasional de árboles son fuentes importantes de variabilidad espacial y temporal en la composición de comunidades de murciélagos y han sido reconocidas ampliamente como elementos claves para mantener la diversidad (Cruz-Lara *et al.* 2004). En la curva acumulativa de especies (Fig. 6), se observa que 60% de ellas fueron registradas en las primeras 30 horas de muestreo; sin embargo se evidenció que incluso hacia el final de

**Tabla 2.** Éxito de captura (Exc) por mes de muestreo en tres especies de murciélagos en el JBM, 2014.

Especie	Exc (ind/m <sup>2</sup> xh)							Total
	marzo	abril	mayo	junio	agosto	septiembre	octubre	
<i>Glossophaga longirostris</i>	0,28	0,18	0,34	0,53	0,76	0,76	0,56	0,35
<i>Artibeus planirostris</i>	0,03	0,03	0,25	0,63	0,75	0,94	0,56	0,25
<i>Leptonycteris curusoae</i>	0,12	0,06	0,09	0,06	0	0	0,18	0,07





**Figura 6.** Curva de acumulación de especies en función de horas nocturnas de muestreo para tres redes de neblina (105,5 m<sup>2</sup>) en el JBM.

los muestreos (160 horas) aún existe una ligera tendencia al incremento, este comportamiento de la curva se debe a que las especies más comunes son muestreadas al inicio, en tanto que las especies raras o visitantes esporádicas sólo se registran con mayor esfuerzo de campo (Moreno & Halffter 2000). En este sentido, la forma de crecimiento de la curva sin tendencia a la asíntota al término del estudio, permite aseverar que aún no se han evaluado todas las especies de murciélagos presentes en el JBM, y requeriría de un mayor esfuerzo de muestreo así como métodos alternativos de registro.

## CONCLUSIÓN

Fueron registradas diez especies de murciélagos pertenecientes a cuatro familias. Las especies más abundantes fueron *Glossophaga longirostris*, *Artibeus planirostris* y *Leptonycteris curasoae*. La familia Phyllostomidae fue la mejor representada con 96,2% del total de individuos. La diversidad de murciélagos fue baja debido a la dominancia de *G. longirostris* y *A. planirostris*. La comunidad de quirópteros está constituida por cinco gremios tróficos; los nectarívoros-polinívoros, frugívoros, insectívoros, hematófagos y omnívoros. La diversidad de murciélagos obtenida para el JBM se considera como promedio para áreas periurbanas de resguardo o zonas protectoras de centros urbanos de importancia en el neotrópico. La popularización sobre las especies involucradas y su conservación son la herramienta fundamental que puede garantizar la permanencia de ellas en el tiempo y su impacto en el control de artrópodos y la conservación del bosque seco y otras comunidades vegetales en las cercanías de la ciudad de Maracaibo y San Francisco.

## MATERIAL EXAMINADO

- *Artibeus planirostris* (Spix, 1823). MBLUZ-M0223 ♂; Recolectados durante el estudio y preservados (RDEP) para MBLUZ: 43 ejemplares: 39 ♂ y 4 ♀. JBM. 2014.
- *Artibeus obscurus* (Schinz, 1821). RDEP para MBLUZ: 5 ejemplares adultos: 5 ♂. JBM. 2014.
- *Glossophaga longirostris* (Miller, 1898). Material examinado: MBLUZ-M0220 ♀. RDEP para MBLUZ: 60 ejemplares 17 ♀ y 43 ♂. JBM. 2014.
- *Glossophaga soricina* (Pallas, 1766). MBLUZ-M0217 ♂. RDEP para MBLUZ: 3 ejemplares ♂. Adultos. JBM. 2014.
- *Leptonycteris curasoae* (Miller, 1900). Material examinado: MBLUZ-M0225 ♂. RDEP para MBLUZ 1 ♀ 11 ♂. JBM. 2014.
- *Phyllostomus discolor* (Wagner, 1843). MBLUZ-M0222 ♀. RDEP para MBLUZ 2 ♀ 1 ♂. JBM. 2014.
- *Rhogeessa minutilla* (Miller, 1897). RDEP para MBLUZ: 1 ejemplar ♂. JBM. 2014.
- *Molossus molossus* (Pallas, 1766). RDEP para MBLUZ: 1 ejemplar ♀. JBM. 2014.
- *Desmodus rotundus* (Geoffroy St. Hilaire, 1810). Material examinado: MBLUZ-M0231 ♀. RDEP para MBLUZ 1 ♀. JBM. 2014.
- *Saccopteryx leptura* (Schreber, 1774). 3 ejemplares. Solo se observaron dos adultos con su cría y en una construcción abandonada. JBM. 31/X/2014.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores quieren extender su agradecimiento a todo el personal de compañía y trabajo en los muestreos nocturnos, muchos de ellos amigos, otros compañeros de clase y vida. Al personal del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC) por facilitar la entrada y permanencia en el JBM y su ayuda con el mapa e ilustración. Nuestro agradecimiento al personal de vigilancia, a los obreros de cuidado y siembra en el Jardín Botánico de Maracaibo y a Rosanna Calchi (Universidad del Zulia) por su ayuda con las redes de neblina. Finalmente extendemos un merecido agradecimiento a José Martínez-Fonseca, Álvaro Carrasquel y a un tercer árbitro anónimo, por sus valiosos comentarios, los cuales mejoraron una versión previa de este trabajo.

## REFERENCIAS

- Arias-Aguilar, A., E. Chacón-Madriral, & B. Rodríguez-Herrera. 2015. El uso de parques urbanos con vegetación por mur-

- ciélagos insectívoros en San José, Costa Rica. *Mastozoología Neotropical* 22(2): 229–237.
- Ballesteros C., J., J. Racero C. & M. Núñez D. 2007. Diversidad de murciélagos en cuatro localidades de la zona costanera del Departamento de Córdoba-Colombia. *Revista MVZ (Córdoba)* 12(2): 1013–1019.
- Bejarano-Bonilla, D., A. Yate & M. Bernal. 2007. Bat diversity and distribution along an altitudinal transect in the Tolima region of Colombia. *Caldasia* 29(2): 297–308.
- Bisbal, F., A. Invernón, D. Lew & N. Sangines. 1990. *Guía básica de técnicas de captura y preparación de pequeños y medianos mamíferos*. ASOVEM, 52 pp.
- Bobrowiec, P. & R. Gribel. 2010. Effects of different secondary vegetation types on bat community composition in Central Amazonia, Brazil. *Animal Conservation* 13: 204–216.
- Cabrera-Ojeda, C., E. A. Noguera-Urbano, J. J. Calderón-Leyton & C. Florez-Paí. 2016. Ecología de murciélagos en el bosque seco tropical de Nariño (Colombia) y algunos comentarios sobre su conservación. *Revista Peruana de Biología* 23(1): 27–34.
- Caraballo, V., A. Prieto, M. Aguilera & L. González. 2005. Inventario de quirópteros en dos localidades xerofíticas de la península de Araya, Venezuela. *Saber* 17(1): 3–10.
- Cardozo-Urdaneta, A., J. Larreal, A. Sánchez-Mercado & G. Rivas. 2014. Vocalización y composición de especies de anuros en un remanente de un bosque muy seco tropical al noroeste del municipio San Francisco, estado Zulia. *V Congreso Venezolano de Diversidad Biológica*. Maracaibo, Universidad Bolivariana de Venezuela, pp. 67 (resumen).
- Castañeda-Morales, K. I. & M. G. Cadena-Viña. 2019. Conservación de los murciélagos del Jardín Botánico “San Jorge”, basada en un modelo de educación ambiental. *Boletín Divulgativo de la Red de Estudios Rurales* 8(1): 17–25.
- Ceballos, G., T. H. Fleming, C. Chávez & J. Nassar. 1997. Population dynamics of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Jalisco, México. *Journal of Mammalogy* 78(4): 1220–1230.
- Chávez, C. & G. Ceballos. 2001. Diversidad y abundancia de murciélagos en selvas secas de estacionalidad contrastante en el oeste de México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 5(1): 27–44.
- Chocrón, M. 2005. *Diversidad de murciélagos (Mammalia: quiróptera) en un monte espinoso tropical adyacente al poblado de Ancón de Iturre, municipio Miranda, estado Zulia*. Maracaibo: La Universidad del Zulia, Facultad Experimental de Ciencias, 63 pp. (Trabajo Especial de Grado).
- Coria-Villegas, P. D. 2014. *Fobia lunar en murciélagos en el municipio de Tuxpan, Veracruz*. Tuxpan, México: Universidad Veracruzana, Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, 38 pp. (Trabajo Especial de Grado).
- Cruz-Lara, L. E., C. Lorenzo, L. Soto, E. Naranjo & N. Ramírez-Marcial. 2004. Diversidad de mamíferos en cafetales y selva mediana de las cañadas de la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 20(1):63–81.
- Delgado J. M., G. M. Flórez, F. J. García & M. C. Machado. 2007. Diagnóstico rápido de la comunidad de murciélagos del parque “Negra Hipólita”: fauna sinantrópica de la ciudad de Valencia, Venezuela. *FARAUTE Ciencia y Tecnología* 2: 26–34.
- Delgado J., M., M. Machado, F. J. García & J. Ochoa. 2011. Murciélagos (Chiroptera: Mammalia) del Parque Nacional Yurubí, Venezuela: listado taxonómico y estudio comunitario. *Revista de Biología Tropical* 59(4): 1757–1776.
- Delgado-Jaramillo, M., F. J. García & M. Machado. 2016. Diversidad de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) en las áreas de protección estricta de Venezuela. *Ecotrópicos* 29(1-2): 28–42.
- Dias-Silva, L. E., A. S. Amaral & S. A. Talamoni. 2019. Comparison of the bat assemblages of a botanical garden and the surrounding native forest in southeastern Brazil. *Mastozoología Neotropical* 26(2): 475–481.
- Fenton, M. B., L. Acharya, D. Audet, M. B. Hickey, C. Merriam, M. K. Obrist, D. M. Syme & B. Adkins. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica* 24(3): 440–446.
- Fernández-Badillo, A. & G. Ulloa. 1990. Fauna del Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela: composición y diversidad de la mastofauna. *Acta Científica Venezolana* 41(1): 50–63.
- Fleming, T. H. 1986. The structure of Neotropical bat communities: a preliminary analysis. *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 135–150.
- Fleming, T. H., E. T. Hooper & D. E. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles and movement patterns. *Ecology* 53: 653–670.
- Flores, S. M. 2008. Estructura de las comunidades de murciélagos en un gradiente ambiental en la reserva de la biosfera y tierra comunitaria de origen Pilón Lajas, Bolivia. *Mastozoología Neotropical* 15(2): 309–322.
- Freeman, P. 2000. Macroevolution in Microchiroptera: recoupling morphology and ecology with phylogeny. *Evolutionary Ecology Research* 2: 317–335.
- Gaona, O. & R. Medellín. 2001. Los murciélagos, nuestros amigos. *Correo del Maestro* 65: 1–6.
- Garcés-Restrepo, M. F., A. Giraldo, C. López & N. F. Ospina-Reina. 2016. Diversidad de murciélagos del Campus Meléndez de la Universidad del Valle, Santiago de Cali, Colombia. *Boletín Científico, Museo de Historia Natural Universidad de Caldas* 20(1): 116–125.
- Gómez-Fonseca, E. D., M. Voelger, L. Merlo, L. Rodríguez & G. De Castro. 2019. *Anfibios y reptiles presentes en el Jardín Botánico de Maracaibo, Zulia, Venezuela*. fieldguides.fieldmuseum.org. 1098 versión 1. 3 p.
- González, M., A. Vásquez, J. Larreal & R. Calchi. 2012. Inventario preliminar de Aves en el Jardín Botánico de Maracaibo, estado Zulia, Venezuela. *II Congreso Venezolano de Ornitología. Libro de resúmenes*. Maracaibo, del 21 al 23 noviembre de 2012, pp. 63.
- Hill, J. E. & S. E. Smith. 1981. *Craseonycteris thonglongyai*. *Mammalian Species* 160: 1–4.

- Ibáñez, C. 1981. Biología y ecología de los murciélagos del hatu "El Frío", Apure, Venezuela. *Doñana Acta Vertebrata* 8(4): 271.
- Kalko, E., C. Handley & D. Handley. 1996. Organization, diversity and long-term dynamics of a Neotropical bat community. pp. 503–553. In: Cody, M. & J. Smallwood (eds). *Long-term studies in vertebrate communities*. Los Angeles: Academic Press.
- Kunz, T., H. Braun de Torrez, E. Bauer, D. Loboiva & T. H. Fleming. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223: 1–38.
- Larreal, J., G. Rivas, C. P. Quintero & T. R. Barros. 2012. Squamata reptiles of a fragment of tropical dry forest in northwestern Venezuela (Lake Maracaibo region). *Check List* 8(6): 1220–1224.
- Leal, L. 2018. *Caracterización del ensamble de murciélagos en la estación experimental Arboretum del Instituto de Biología Experimental, Colinas de Bello Monte, Municipio Baruta, estado Miranda, Venezuela*. Caracas: Universidad Central de Venezuela, 101 pp. (Trabajo Especial de Grado).
- Linares, O. 1987. *Murciélagos de Venezuela*. Caracas: Cuadernos Lagoven, 122 pp.
- Linares, O. 1998. *Mamíferos de Venezuela*. Caracas: Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela, 691 pp.
- Nassar, J., N. Ramírez & O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84(7): 918–927.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Malden, USA: Blackwell Science Ltd., 264 pp.
- Medellín, R. A., M. Equihua & M. A. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. *Conservation Biology* 14: 1666–1675.
- Medellín, R. A. & O. Gaona. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, México. *Biotropica* 31: 478–485.
- Morales, H. 2004. *Rehabilitación del Jardín Botánico para el área metropolitana de Maracaibo (Orquideario, Edificio Administrativo y Edificio Rental)*. Maracaibo: Universidad Rafael Urdaneta, Facultad de Ingeniería. (Trabajo Especial de Grado).
- Morales, C. & W. Carache. 2018. Evaluación de la sustentabilidad del Jardín Botánico de Maracaibo, Venezuela: orientaciones para su gestión. *Gestión y Ambiente* 21(1): 31–40.
- Moreno, C. E. & G. Halffter. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* 37: 149–158.
- Muñoz-Saba, Y., A. Cadena & J. O. Rangel. 1997. Ecología de los murciélagos antófilos del sector La Curia, Serranía La Macarena (Colombia). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 21(81): 473–486.
- Ospina-Ante, O. & L. Gómez. 1999. Riqueza, abundancia relativa y patrones de actividad temporal de la comunidad de los murciélagos quirópteros de la Reserva Natural La Planada, Nariño, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23 (Suplemento especial): 659–669.
- Peres-Coelho, C., P. E. Oliveira & J. Ruiz-Martín. 2013. Los murciélagos como vector de polinización del Pequi (*Caryocar brasiliense* Camb. Caryocaraceae), un recurso clave en las comunidades tradicionales brasileñas. *Chronica Natura*, 3: 38–48.
- Petit, S. 1998. The effectiveness of two bat species as pollinators of two species of columnar cacti on Curaçao. *Haseltonia* 6: 22–31.
- Portillo, M. 2014. *Evaluación de la estructura, extensión y distribución espacial de los estadios sucesionales en un remanente de bosque seco tropical ubicado en el "Jardín Botánico de Maracaibo" mediante la teledetección*. Maracaibo: La Universidad del Zulia, Facultad Experimental de Ciencias, 65 pp. (Trabajo Especial de Grado).
- Prone, B., C. M. V. Zanon & E. Benedito. 2012. Bats (Chiroptera, Phyllostomidae) in the urbanized area in South of Brazil. *Acta Scientiarum Biological Sciences* 34: 155–162.
- Quintero, J., E. Quintero, M. Portillo, A. Jiménez & J. Hernández. 2013. Abundancia, uso de hábitat y actividad fisiológica del lagarto *Ameiva bifrontata* (Squamata: Teiidae) en el Jardín Botánico de Maracaibo. *Redieluz* 3: 165–172.
- Romero, V. P., D. Lew, J. Sánchez & M. Aguilera 2013. La quiróptero-fauna de Venezuela en el contexto suramericano. *II Congreso Ecuatoriano de Mastozoología. Libro de resúmenes*, p. 65.
- Ruiz, A., P. Soriano, J. Cavellier & A. Cadena. 1997. Relaciones mutualísticas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en la zona árida de La Tatacoa, Colombia. *Biotropica* 29(4): 469–479.
- Russell, C. & D. Wilson. 2006. *Leptonycteris curasoae*. *Mammalian Species* 796: 1–3.
- Sahley, C. 1995. Peru's bat-cactus connection. *Bats*. 13(3): 6–11. <http://www.batcon.org/batsmag/v13n3-2.html> (Consulta el 10/08/2015).
- Sampedro M., A. C. & C. M. Martínez B. 2009. Recomendaciones para disminuir la convivencia del murciélago casero (*Molossus molossus* Pallas, 1776) con la población humana en la ciudad de Sincelejo, Departamento de Sucre, Colombia. *Revista Colombiana de Ciencia Animal* 1: 65–70.
- Sánchez, J. & D. Lew. 2012. Lista actualizada y comentada de los mamíferos de Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 70: 173–238.
- Sánchez-Palomino, P., M. Rivas & A. Cadena. 1996. Diversidad biológica de una comunidad de quirópteros y su relación con la estructura del hábitat de bosque de galería, Serranía de la Macarena, Colombia. *Caldasia* 18(3): 343–353.
- Santos-Moreno, A., E. Ruiz & A. Sánchez. 2010. Efecto de la intensidad de la luz lunar y de la velocidad del viento en la actividad de murciélagos filostómidos de Mena Nizanda, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 839–845.
- Siles, L., N. Rocha, A. Selaya & L. Acosta. 2006. Estructura de la comunidad, monitoreo y conservación de los murciélagos del PN-ANMI Kaa Iya del Gran Chaco (Bolivia). *Memorias: manejo de fauna silvestre en Amazonia y Latinoamérica*, pp. 101–110.



- Simmons, N. B. & A. L. Cirranello. 2020. *Bat species of the World: A taxonomic and geographic database*. <https://bat-names.org/> (Consultado el 06/24/2020).
- Sosa, M. & P. J. Soriano. 1993. Solapamiento de dieta entre *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera). *Revista de Biología Tropical* 41(3): 529–532.
- Suárez-Villota, E. Y., J. Racero-Casarrubia, G. Guevara & J. Ballesteros. 2009. Evaluación ecológica rápida de los quirópteros del parque ecológico de Montelíbano, Córdoba, Colombia. *Tropical Conservation Science* 2(4): 437–449.
- Tsang, S. M., S. Wiantoro, M. J. Veluz, N. Sugita, Y-L. Nguyen, N. B. Simmons, D. J. Lohman. 2020. Dispersal out of Wallacea spurs diversification of *Pteropus* flying foxes, the world's largest bats (Mammalia: Chiroptera). *Journal of Biogeography* 47: 527–537.
- Vásquez, A. 2018. *Caracterización de la nidificación de aves en un remanente de Bosque Seco Tropical localizado en el Jardín Botánico de Maracaibo, Estado Zulia, Venezuela*. Maracaibo: La Universidad del Zulia, Facultad Experimental de Ciencias, 50 pp. (Trabajo Especial de Grado).
- Velásquez, J., L. González, & A. Prieto. 2009. Composición, diversidad y categorías tróficas de dos comunidades de murciélagos en zonas xerofíticas del estado Sucre, Venezuela. *Saber* 21(1): 3–11.
- Wilson, D. E. & R. A. Mittermeier. 2019. *Handbook of the mammals of the World – Vol. 9. Bats*. Barcelona: Lynx Edicions, 1088 pp.
- Zambrano, J. & E. Fuenmayor. 1977. El bosque muy seco tropical del Jardín Botánico de Maracaibo. *Revista de la Facultad de Agronomía (Universidad del Zulia)* 3(4): 79–87.

# Elementos botánicos de la dieta del Oso Andino *Tremarctos ornatus* (Carnivora: Ursidae) en el Parque Nacional El Tamá, estado Táchira, Venezuela

Botanic elements in the diet of the Andean Bear, *Tremarctos ornatus*  
(Carnivora: Ursidae) in El Tamá National Park, Táchira State, Venezuela

Francisco Delascio-Chitty<sup>1</sup> & Edgard Yerena<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Museo de Historia Natural La Salle, Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Apartado Postal 1930, Caracas 1010-A, Venezuela.

<sup>2</sup>Departamento de Estudios Ambientales, Universidad Simón Bolívar, Caracas, Venezuela.

Correspondencia: Francisco Delascio-Chitty: kikoch@hotmail.es

(Recibido: 15-10-2020 / Aceptado: 20-12-2020 / En línea: 26-02-2021)

## RESUMEN

Reportamos 34 especies de plantas, pteridofitas y espermatofitas, que son consumidas por el oso andino (*Tremarctos ornatus*) en las selvas nubladas y áreas de sub-páramo del sector Betania, Parque Nacional El Tamá, Venezuela, y presentamos algunas consideraciones relevantes para el conocimiento de su ecología y conservación.

**Palabras clave:** Andes, bosque nublado, conservación, sub-páramo.

## ABSTRACT

We report 34 species of plants, pteridophytes and spermatophytes, that are consumed by the Andean Bear in the cloud forest and sub-páramo surroundings of Betania, El Tamá National Park, Venezuela, providing some important considerations to the knowledge of the ecology and conservation of this species.

**Keywords:** Andes, conservation, cloud forest, sub-paramo vegetation.

## INTRODUCCIÓN

El oso andino o frontino (*Tremarctos ornatus* Cuvier, 1825) es la única especie de la familia Ursidae que habita en Sudamérica y el único representante vivo existente de la subfamilia Tremarctinae, en todo el planeta (García-Rangel 2012). Su distribución geográfica comprobada abarca la Cordillera de Los Andes, tropical y subtropical, desde Colombia y Venezuela hasta Bolivia, y posiblemente se extiende al Darién panameño y alguna porción de las yungas del norte de Argentina (García-Rangel 2012). En Venezuela su distribución geográfica abarca la Cordillera de Los Andes, la cual comprende la Cordillera de Mérida, la Sierra de Perijá y el macizo de Tamá (Yerena *et al.* 2007). Sus hábitats

en Venezuela son esencialmente bosques o selvas siempreverdes (incluyendo los bosques nublados), matorrales transicionales entre bosque y páramo, y el páramo propiamente dicho, a lo largo del gradiente altitudinal desde 400 hasta los 4.300 metros de altitud (Yerena *et al.* 2007).

Es una especie omnívora y oportunista, que basa su alimentación mayormente en vegetales, incorporando también, como complemento de su nutrición a lombrices, insectos, miel y vertebrados, tanto como predador como carroñero (Figuroa 2013). Para su dieta vegetal se han reportado 305 especies de 83 familias en toda su distribución (Figuroa 2013).

Cáceres-Martínez *et al.* (2020) realizaron un estudio sobre la dieta de esta especie en el lado colombiano del

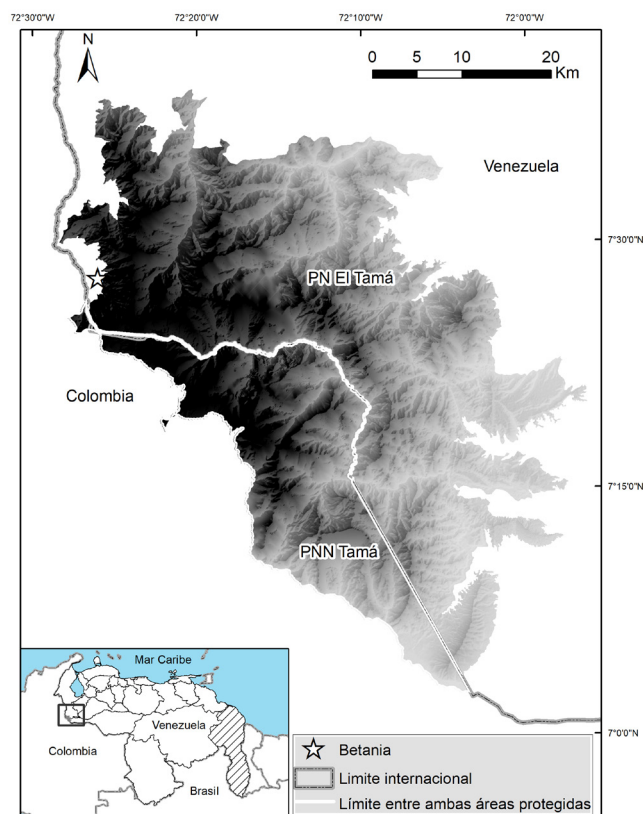
macizo de Tamá, que pretende abarcar todo su gradiente altitudinal y tipos de hábitat en el que reportan 27 ítems vegetales, la mayoría de los cuales no fueron identificadas al nivel de especie. El objetivo de nuestro trabajo es dar a conocer algunas especies vegetales que constituyen parte de la dieta del oso andino, determinadas en los alrededores del sector Betania del Parque Nacional El Tamá, estado Táchira, Venezuela, adyacente al límite internacional con Colombia (Fig. 1), y contribuir especialmente al mejor conocimiento de su dieta.

El prolongado tiempo transcurrido entre el trabajo de campo y esta publicación se debió a los problemas de agenda de quien sería coautor original del estudio, el profesor Edgardo Mondolfi. Luego de su fallecimiento en el año 1999 el estudio quedó archivado, hasta ahora.

### ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se efectuó en los alrededores de Betania, municipio Junín del estado Táchira, fronterizo con Colombia, dentro del Parque Nacional El Tamá (creado en 1978, 139.000 ha: Yerena *et al.* 2007). Este parque nacional limita con la frontera internacional de Colombia, y del otro lado de la frontera es también un área protegida con el nombre de Parque Nacional Natural Tamá (creado en 1977, 43.000 ha de extensión con su zona de amortiguación: Cáceres-Martínez *et al.* 2020). Betania es la aldea que tomamos como referencia por ser el centro de operaciones del estudio, ubicada en  $07^{\circ}27'05,69''\text{N}-72^{\circ}26'25,57''\text{O}$  (Fig. 1) pero que contiene una serie de localidades a su alrededor, cuyos topónimos se reportan en el Anexo (localidades) donde fueron realizadas las recolecciones. De acuerdo con Bono (1996) toda el área forma parte del enclave del Páramo del Tamá, el cual es la porción extrema del ramal oriental de Los Andes colombianos que entra en territorio de Venezuela.

Los sitios de las colecciones botánicas se corresponden con franjas anchas de bosques nublados que bordean en parte a los Páramos del Tamá y El Cristo. Ocupan relieves desde quebrados a abruptos, entre los 2.250 m s.n.m. hasta el contacto con las formaciones vegetales parameras a 2.800-3.000 m s.n.m. Estas selvas o bosques nublados conocidos también como selvas siempreverdes mesotérmicas (Steyermark & Delascio 1985) se caracterizan, entre otros factores, por tener alta humedad relativa, alta precipitación, baja radiación y una nubosidad casi constante que los envuelve. La estructura de ellos es compleja, son relativamente altos y densos; el dosel superior puede alcanzar 20-30 m de altura con los siguientes elementos conspicuos: *Podocarpus pendulifolius*, *Styrax pavoni*, *Ocotea calophylla*, *Laplaca pubescens* var. *camellioefolia*. Dentro del perfil ver-



**Figura 1.** Parques Nacionales El Tamá (Venezuela) y Tamá (Colombia) mostrando el relieve y la ubicación de Betania, en cuyas inmediaciones se efectuaron las colectas.

tical se aprecia otro estrato con árboles de 5-20 m, donde son evidentes *Posoqueria coriacea* subsp. *formosa*, *Myrcia fallax*, *Miconia dolichopoda*, *Palicourea apicata*, *Diplostegium rosmarinifolium* y *Daphnopsis caracasana*. En general son conspicuas las especies de *Arecaceae*, con elementos emergentes hasta de 20-40 m de alto: *Ceroxylon ceriferon* y *Euterpe preclatoria* var. *longevaginata*. De las pteridófitas arborescentes (3-4 m alto) podemos mencionar a *Cyathea frigida* y *Cyathea caracasana*. Las epifitas y trepadoras son frecuentes; la flora briofítica, así como la de hongos liquenzados, es rica y variada llegando a formar mullidas colchas tanto en el suelo como sobre las formas leñosas. Por encima del límite superior del bosque se desarrolla una zona subparamera/paramera con un mosaico de arbustal abierto y fragmentado que alterna con pequeños pajonales, rosetales, turberas, corrientes de agua y afloramientos rocosos. Allí tenemos como ejemplos de elementos vegetales a *Sphagnum* spp., *Blechnum loxesense*, *Culcita conifolia*, *Miconia tamana*, *Vaccinium floribundum*, *Hypericum brathys*, *Weinmania microphylla*, *Coespeletia thyrsoformis*, *Jarava ichu*, *Acaena cylindrostachya*, *Calamagrostis effusa* y *Espeletia schultzii*.



## MATERIALES Y MÉTODOS

La determinación de cuáles elementos son dieta del oso se basó en la experiencia de los guías locales, habitantes residentes del sector, y excelentes conocedores de estas montañas, Florencio Carpio y Edmigio Chacón. Ellos guiaron en el rastreo de huellas, recolección de excretas y ubicación de porciones vegetales parcialmente consumidas. Igualmente reportaron elementos que según su experiencia forman parte de la dieta del oso andino. Se emplearon las técnicas tradicionales de herborización para la selección de muestras de referencia. No se reportan coordenadas geoespaciales de los sitios de recolección debido a la inexistencia para entonces de la tecnología GPS que hoy en día es común y de fácil disponibilidad. Todo el trabajo de campo se efectuó en agosto del año 1980, con una inversión de 17 días de recorridos de campo. Este mes coincide con un corto período seco en la estacionalidad pluviométrica reportada para el Tamá, entre julio y agosto (Cáceres-Martínez *et al.* 2020). Se revisó la bibliografía pertinente disponible. El material botánico recolectado fue depositado en la sección de mastozoología del Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV), en el Herbario Nacional de Venezuela (VEN) y en el Herbario del Museo de Historia Natural La Salle (CAR), todos en Caracas.

## RESULTADOS

Se determinaron 34 especies como parte de la dieta de *Tremarctos ornatus*, entre Pteridophytas (1 especie) y Spermatophytas (33 especies) agrupadas éstas en 26 géneros y 18 familias, de la siguiente forma: Gymnospermae (1 especie), Dicotyledon (12 familias, 19 géneros y 21 especies) y Monocotyledon (5 familias, 6 géneros y 11 especies). La determinación taxonómica de cada especie, nombre local, punto de recolección y parte consumida por el oso andino se señalan en el Anexo.

Las familias con mayor número de especies consumidas son Ericaceae (4 géneros y 4 especies), Rosaceae (3 géneros y 4 especies), Bromeliaceae (2 géneros y 4 especies) y Myrtaceae (2 géneros y 3 especies)

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Este no es un estudio sistemático de la dieta de *Tremarctos ornatus*, pero sí aporta elementos para documentar su dieta y el posible rol ecológico de la especie.

Al cotejar las listas de plantas reportadas por Mondolfi (1971), Torres *et al.* (1995), Figueroa (2013) y Cáceres-Martínez *et al.* (2020) pudimos constatar que

de las 34 especies señaladas en éste trabajo, 25 constituyen nuevas adiciones a la dieta del oso tanto a nivel de Venezuela como de los países de su distribución (Anexo, marcados \*), con lo cual se puede contabilizar el total de especies vegetales de la dieta de *T. ornatus* en 330 especies, hasta la fecha.

El estudio de Cáceres-Martínez *et al.* (2020) busca describir la dieta y explorar sus variaciones según las diferentes coberturas vegetales, elevaciones y estacionalidades, en Tamá, pero en la porción colombiana. Sin embargo, sus resultados sólo son parcialmente comparables por cuanto el nuestro sólo se restringió a un estrecho intervalo altitudinal, con pocas variantes de cobertura vegetal y en un solo momento del año. Por otra parte, de los 27 ítems reportados por Cáceres-Martínez *et al.* (2020) apenas 2 están identificados a nivel de especie, y los restantes a nivel de género, familia o superior. Coincidimos en especies de los géneros *Disterigma*, *Elleanthus*, *Macleania*, *Tillandsia*, *Vaccinium*, que bien podrían ser las mismas especies o distintas. Si consolidamos ambos estudios, podemos concluir que se conocen para el Tamá al menos 43 especies vegetales que componen la dieta de *T. ornatus*.

Es importante señalar que nuestros resultados deben ser igualmente válidos como dieta del oso andino para el territorio colombiano, en el Parque Nacional Natural Tamá, por ser todo parte de la misma unidad fisiográfica y ecológica. Conociendo la distribución geográfica de las especies botánicas aquí reportadas, probablemente se pueda extrapolar la dieta de *T. ornatus* en otras regiones de su distribución sudamericana. Al precisar la distribución geográfica andina conocida de algunas de estas especies de la dieta del oso (Tabla 1) sería posible inferir la dieta del oso andino en otras áreas de su distribución dentro de Venezuela.

La variedad de ítems vegetales que son parte de su dieta refuerza la idea de su omnivoría, y hace pensar que puede tener aún un mayor número de especies vegetales, tanto dentro del área de estudio como en otras comunidades vegetales, y que puede estar utilizando en distintas formaciones vegetales por donde transite o habite.

Catorce especies (41%) de las 34 reportadas proveen recursos vegetativos no estacionales (base foliar, tallos, raíz, rizomas) los cuales son recursos disponibles todo el año. Esto podría indicar que la especie tiene el potencial de explotar estas comunidades vegetales a lo largo de todo el año, con independencia de la fenología de flores y frutos. Las especies de las familias más consumidas (Ericaceae, Rosaceae y Myrtaceae), excluyendo a Bromeliaceae (que son consumidas exclusivamente por sus partes vegetativas), son ingeridas por sus frutos. Esta preferencia apoya la idea del oso andino como dispersor de muchas especies que consume (García-Rangel 2012).

**Tabla 1.** Distribución geográfica en Los Andes venezolanos (indicado por estados) de algunas de las especies consumidas por *Tremarctos ornatus* en el área de estudio.

Especies/estado	Apure	Barinas	Táchira	Mérida	Trujillo	Zulia	Lara	Portuguesa
<i>Bomarea multiflora</i>			X	X	X	X	X	
<i>Disterigma empetrifolium</i>	X		X	X				
<i>Drymeria granadensis</i>			X	X		X	X	
<i>Faramea flavicans</i>			X	X	X		X	
<i>Hedyosnum parvifolium</i>			X					
<i>Hypericum brathys</i>			X	X	X			
<i>Lachemellia fulvescens</i>			X	X				
<i>Myrcia fallax</i>	X		X	X		X	X	
<i>Rubus coriaceus</i>			X	X	X			
<i>Solanum oblongifolium</i>			X	X	X			
<i>Vasconcellea pubescens</i>			X	X				
<i>Juncus effusus</i>			X	X	X	X	X	
<i>Juncus microcephallus</i>			X	X	X	X	X	X

Obviamente nuestros resultados no pretenden señalar que las comunidades vegetales, ni las formaciones vegetales a las que pertenecen las especies reportadas sean los únicos hábitats de *T. ornatus*, ni que sean los más importantes. Es sabido que los osos viven en todos los ambientes poco intervenidos de El Tamá y que incluso viven a altitudes muy bajas en sectores del piedemonte del macizo en el estado Apure (Yerena *et al.* 2007). Por lo tanto, en toda la amplitud altitudinal y ecológica de El Tamá cabe esperarse que *T. ornatus* encuentre variedad de recursos vegetales consumibles y que los aquí determinados sean apenas una fracción del total de su dieta.

Debido a su importancia cultural el oso andino es objeto de atención e interés por parte de aquellos pobladores locales que realizan con frecuencia diversas actividades en el interior del bosque, en el páramo y en general en parajes silvestres o naturales: cosechadores de frutos silvestres o de fibras vegetales, cazadores, pastores de ganado, porteadores de mercancías, etc. Estos pobladores, devenidos en baqueanos, rastreadores e informantes, pueden llegar a ser fuente confiable para ayudar a determinar la dieta, y ciertamente pueden ayudar con eficiencia a comprender aspectos ecológicos básicos del oso andino. El punto clave está en el nivel de confianza que el investigador logre establecer con el informante y en la verdadera experiencia que éste posea. En el peor de los casos, las determinaciones que se puedan derivar de tales informaciones pueden tomarse como hipótesis de trabajo que luego pueden ser corroboradas o no por el propio investigador, al adquirir éste más experiencia en el rastreo de la especie. Por otra parte, com-

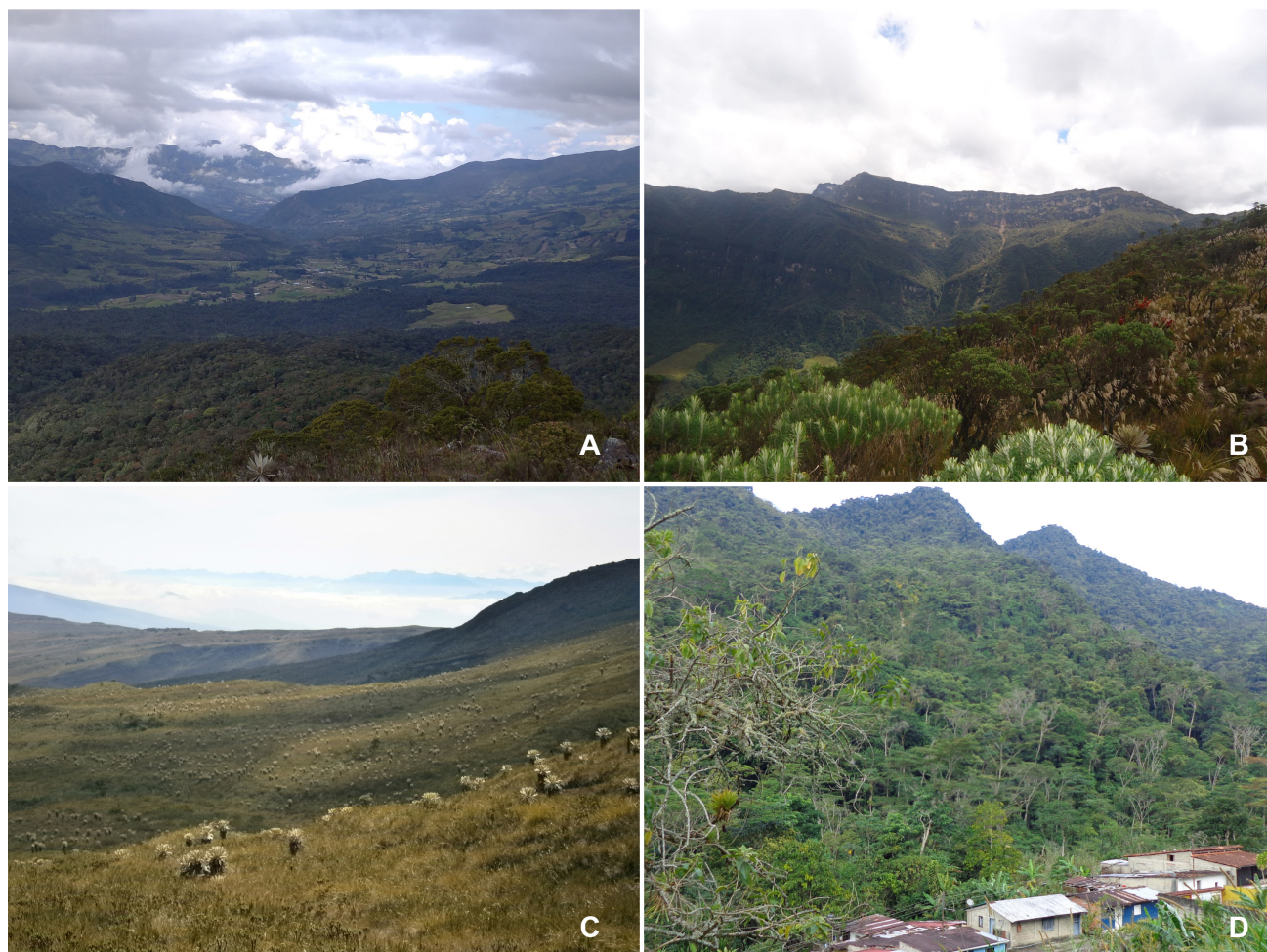
probamos la conveniencia de realizar este tipo de estudios con participación de botánicos, en campo.

Nuestro estudio se restringió a la franja altitudinal 2.000-3.000 m. La extensión de esta franja en la totalidad del macizo de Tamá, medida con ayuda del modelo digital de elevación, es de 43.940 ha, de las cuales 28.352 ha (64,5%) se encuentran en la porción venezolana del macizo y 15.588 ha (35,5 %) en la porción colombiana. Con esta consideración es oportuno señalar la importancia de tiene el Parque Nacional El Tamá para la conservación de *T. ornatus*. Con casi total seguridad esta población de osos de El Tamá sólo tenga conexión o continuidad con otras dentro de territorio colombiano (Fig. 2). Estos individuos se mueven libremente entre ambos parques nacionales, y el refugio que encuentran en Venezuela apoya la conservación de la especie en Colombia, y viceversa. Por tanto, es fundamental continuar con los estudios de esta especie en todo el macizo y coordinar esfuerzos entre los colegas de ambos países.

#### AGRADECIMIENTOS

En memoria, homenaje y agradecimiento a nuestro amigo y maestro Edgardo Mondolfi (1918-1999), quien nos motivó a seguir trabajando por el respeto y el conocimiento a la fauna y flora venezolanas, a sus parques nacionales y monumentos naturales. A Florencio Carpio y Edmigio Chacón, cuyos conocimientos vivenciales permitieron realizar un pequeño y significativo aporte científico. A Vilisa Morón por la elaboración del mapa y a Marcos Hidalgo,





**Figura 2.** A. Vista de Betania, desde los 3.100 m de altitud, valle del río Táchira, límite internacional entre Venezuela (derecha) y Colombia (izquierda). Se observan las formaciones vegetales naturales muestreadas en nuestro estudio; B. Cerro El Cobre. Formaciones de arbustal subparamero, en primer plano, a 2.900 m de altitud, y bosque nublado, cuenca del río Quinimarí, similares a las muestreadas en nuestro estudio; C. Páramo del Tamá, límite entre Táchira y Apure, cuenca del río Oirá, a 3.300 m de altitud. Formación no muestreada en nuestro estudio, pero que es también hábitat de oso andino; D. Aspecto de la vegetación alrededor del poblado de Río Chiquito, cuenca del río Quinimarí, Táchira, Parque Nacional El Tamá, a 1.400 m de altitud, mosaico de cafetal y bosques naturales, no incluido en nuestro estudio, pero donde se encuentran con frecuencia rastros de oso andino. Fotos: Fernando Porras.

excelente ejemplo de la generación de relevo en quien confiamos expandirá el conocimiento y la conservación del oso andino en Venezuela. Una versión preliminar de este trabajo se benefició de los comentarios de tres árbitros, a quienes estamos muy agradecidos. Finalmente, pero no menos importante, un especial agradecimiento a Fernando Porras por las magníficas fotografías que ilustran este trabajo.

#### REFERENCIAS

- Bono, G. 1996. *Flora y vegetación del estado Táchira, Venezuela*. Monografía XX. Torino: Museo Regionale di Scienze Naturali, 951 pp.
- Cáceres-Martínez, C., L. Sánchez Montano, A. Acevedo & J. González-Maya. 2020. Diet of Andean bears in Tamá National Natural Park, Colombia. *Ursus* (31e10): 1–11. <https://doi.org/10.2192/URSUS-D-18-00006.1>
- Figueroa, J. 2013. Revisión de la dieta del oso andino *Tremarctos ornatus* (Carnivora: Ursidae) en América del Sur y nuevos registros para el Perú. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* (n. s.) 15(1):1–27.
- García-Rangel, S. 2012. Andean bear *Tremarctos ornatus* natural history and conservation. *Mammal Review* 42: 85–119.
- Mondolfi, E. 1971. El oso frontino (*Tremarctos ornatus*). *Defensa de la Naturaleza* 1(2):1–35.
- Steyermark, J. A. & F. Delascio Chitty. 1985. Contribuciones a la flora de la Cordillera de Perijá, estado Zulia, Venezuela. *Boletín de Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 143: 153–294.
- Torres, D. A., A. Lobo, R. Ascanio & G. A. Lobo. 1995. Monitoring the spectacled bear (*Tremarctos ornatus*) populations in the



DIETA DEL OSO ANDINO EN EL PARQUE NACIONAL EL TAMÁ

watershed of the Capaz river, Mérida state, Venezuela. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 143: 25–40.  
 Yerena, E., D. Monsalve Dam, D. A. Torres, A. Sánchez, S. García-Rangel, A. E. Bracho, Z. Martínez & I. Gómez (eds.). 2007. *Plan de acción para la conservación del Oso*

*Andino (Tremarctos ornatus) en Venezuela (2006-2016)*. Venezuela: Fundación Andígena, Fudena, Universidad Simón Bolívar. Venezuela, 60 pp. <https://clubamigosdeloso.blogspot.com/2018/04/archivo-oso-andino-plan-para-la.html?pref=fb&cm=1>

ANEXO

Especies de plantas registradas por este estudio como consumidas por oso andino.

Taxa	Nombre común	Localidad	Elevación	Parte consumida	Colección
Blechnaceae					
<i>Blechnum loxense*</i>	Costal	Pico de Vela	2.700-3.000	Rizomas	F.D. 9157
Podocarpaceae					
<i>Podocarpus pendulifolius</i>	Hoyuelo -Pico Carbón	Pico de Vela	2.700-3.000	Fruto	F.D. 91772
Begoniaceae					
<i>Begonia toledana*</i>	Begonia	El Paramito	2.500-2.800	Toda la planta	FD. y E.M. 9122
Caricaceae					
<i>Vasconcellea pubescens*</i>	Papayita - Lechocillo	El Paramito	2.500-2.800	Fruto	F.D. y E.M. 9170
Chlorantaceae					
<i>Hedyosnum parvifolium*</i>	Espejuelo	El Paramito	2.500-2.800	Fruto	F.D. 9190
Clusiaceae					
<i>Hypericum brathys*</i>	Huesito	El Paramito	2.500-2.800	Fruto	F.D. 9187
Ericaceae					
<i>Cavendishia callista*</i>	Queremá - Caguaita	El Paramito	2.500-2.800	Fruto	F.D. 9145
<i>Disterigma empetrifolium</i>	Queremá	El Paramito	2.500-2.800	Fruto	F.D. 9167
<i>Macleania rupestris</i>	Uva - Cacaguito	Betania	2.250	Fruto	F.D. 9041
<i>Vaccinium floribundum</i>	Chivacú	El Paramito	2.500-2.800	Fruto	F.D. 9178
Melastomataceae					
<i>Miconia tamana*</i>		El Paramito	2.500-2.800	Fruto	F.D. 9194
Myrtaceae					
<i>Eugenia tamaensis*</i>	Guayabo paramero	Pico de Vela	2.700-3.000	Fruto	F.D. 9186
<i>Myrcia fallax*</i>	Arrayán - Cimarito	Betania	2.250	Fruto	F.D. 9066
<i>Myrcia tomentosa*</i>	Chipaqué - Guayabito	Betania	2.250	Fruto	F.D. 9007
Oxiladiceae					
<i>Oxalis fendleri*</i>	Churcho	Explanada del Peligro	2.500	Toda la planta	F.D. y E.M. 9123
Rosaceae					
<i>Lachemilla fulvescens*</i>	Guardarocío	Betania	2.250	Toda la planta	FD. 9016
<i>Prunus moritziana</i>	Mujín	Explanada del Peligro	2.500	Fruto	F.D. y E.M. 9125
<i>Rubus bogotensis*</i>	Mora - Zarzamora	Betania	2.250	Fruto	F.D. 9869
<i>Rubus coriaceus*</i>	Mora - Zarzamora	El Paramito	2.500-2.800	Fruto	F.D. 9193
Rubiaceae					
<i>Fareamea flavicans*</i>	Cafecito - Espejuelo	Explanada del Peligro	2.500	Fruto	F.D. y E.M. 9137
<i>Notopleura uberta*</i>	Ojito	Explanada del Peligro	2.500	Tallo-Fruto	F.D. y E.M. 9124

## ANEXO (CONTINUACIÓN)

Taxa	Nombre común	Localidad	Elevación	Parte consumida	Colección
Solanaceae					
<i>Solanum oblongifolium</i> *		Pico de Vela	2.700-3.000	Fruto	F.D. 9061
Winteraceae					
<i>Drymis granadensis</i> var. <i>grandiflora</i> *	Canelo	Explanada del Peligro	2.500	Fruto	F.D. y E.M. 9135
Alstroemeriaceae					
<i>Bomarea multiflora</i> *	Granate	Pico de Vela	2.700-3.000	Rizoma - Raíz	F.D. 9084
Araceae					
<i>Anthurium bredemeyeri</i> *		Explanada del Peligro	2.500	Inflorescencia Infrutescencia	F.D. y E.M. 9120
Bromeliaceae					
<i>Guzmania coriostachya</i> *	Guicho	Explanada del Peligro	2.500	Base foliar	F.D. y E.M. 9136
<i>Guzmania mitis</i>	Guicho	Betania	2.430	Base foliar	F.D. 9025
<i>Tillandsia biflora</i>	Guicho	Betania	2.250	Base foliar	F.D. 9162
<i>Tillandsia complanata</i>	Guicho	Betania	2.250	Base foliar	F.D. 9000
<i>Vriesea heterandra</i>	Guicho	Betania	2.250	Base foliar	F.D. 9023
<i>Juncus echinocephalus</i> *	Junco	El Paramito	2.500-2.800	Rizoma	F.D. 9175
<i>Juncus effusus</i> *	Junco	El Paramito	2.500-2.800	Rizoma	F.D. 8967
<i>Juncus microcephallus</i> *	Junco - Funcia	Betania	2.500-2.800	Rizoma	F.D. 9019
Orchidaceae					
<i>Elleanthus wagneri</i> *		El Paramito	2.500-2.800	Rizoma - Raíz	F.D. y E.M. 9189

\*Indica nuevas adiciones a la dieta conocida para Venezuela y en el resto de su distribución.  
En colección, las iniciales son F.D.: Francisco Delascio; E.M.: Edgardo Mondolfi.

## Baldur Terzenbach (1933-2015), naturalista y taxidermista del Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande

Baldur Terzenbach (1933-2015), naturalist and taxidermist of the Rancho Grande Biological Station and Museum

Gilson A. Rivas<sup>1</sup>, Jorge M. González<sup>2</sup> & Rafael Hoogsteijn<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Museo de Biología de la Universidad del Zulia, Facultad Experimental de Ciencias, Universidad del Zulia, Apdo. 526, Maracaibo 4011, Zulia, Venezuela.

<sup>2</sup>Austin Achieve Public Schools, Austin, Texas (Research Associate, McGuire Center for Lepidoptera & Biodiversity), U.S.A.

<sup>3</sup>Panthera, 8 West 40<sup>th</sup> Street, 18<sup>th</sup> Floor, New York, NY 10018 USA

Correspondencia: Gilson Rivas: [anolis30@hotmail.com](mailto:anolis30@hotmail.com)

Recibido: 20-10-2019 / Aceptado: 10-11-2020 / En línea: 26-02-2021

Localizado en el tramo central de la Cordillera de la Costa está el Parque Nacional Henri Pittier. Decretado bajo protección gubernamental en 1937 y conocido en ese entonces como *Parque Nacional de Aragua*, encontramos en él al Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande. En sus comienzos, este museo estuvo alojado en un edificio construido en el sector conocido como Rancho Grande y abandonado desde 1935, luego de la muerte de Juan Vicente Gómez. Muy posteriormente, el museo y sus colecciones serían trasladadas a las antiguas instalaciones del Ministerio de Agricultura y Cría (MAC), ubicadas a menor altitud en una de las entradas al Parque Nacional, donde podrían ser mejor mantenidas, evitando la extrema humedad reinante en el bosque nublado.

El antiguo edificio, originalmente pensado como un hotel que de alguna manera serviría para ayudar a unir las costas de Aragua con la ciudad de Maracay, ha sido base logística para numerosos estudios sobre la biodiversidad del Parque; es también un lugar que muchos investigadores han soñado siempre con visitar. Los investigadores norteamericanos Jocelyn Crane y el reconocido naturalista William Beebe, escogieron y remodelaron una sección, y convirtieron al abandonado edificio en estación biológica de campo durante los meses de invierno de 1945, 1946 y 1948, para el Departamento de Investigaciones Tropicales de la Sociedad Zoológica de Nueva York (Crane 1945, Beebe 1949, González 2010, 2011). Gracias a la constante

intervención del botánico y naturalista suizo Henri Pittier, dicha estación de campo, abandonada desde 1948, sería convertida formalmente en Estación Biológica a partir de 1950 (Lasser 1951). Su primer director, el investigador alemán Ernst Schäfer, reconocido explorador, ornitólogo, mastozoólogo y científico quien había realizado tres expediciones al Tíbet, las dos primeras (1930-1932, 1934-1936) auspiciadas por la Academia de Ciencias Naturales de Filadelfia (hoy Academia de Ciencias Naturales de la Universidad Drexel) y la tercera (1938-1939) mayormente por él mismo, su familia y amigos del mundo científico tanto en Alemania, como Inglaterra y los Estados Unidos.

La actividad realizada por Schäfer y su equipo estimuló a investigadores locales y extranjeros a colaborar e involucrarse con la estación y el museo creado como parte de ésta. Este gran auge los lleva a pensar que tener sólo un taxidermista, Willy Tille y un ayudante, José Pérez Bora, asignado a las labores museísticas propiamente, era insuficiente.

En 1954 el gobierno venezolano encarga a Schäfer la organización del pabellón venezolano en la Exposición de Caza y Pesca de Dusseldorf, Alemania. A fines de 1954, Schäfer conocería a un entusiasmado joven alemán, quien debe haberlo impresionado. Inmediatamente, envía notificación de ello a los directivos en el Ministerio de Agricultura y Cría, a quienes estaba asignada la Estación Biológica y a Walter Arp (1927-2006), director encargado en su ausencia, quien había hecho los contactos iniciales



con aquel joven (H. Terzenbach, com. pers.). El Ministerio acepta entonces contratar al joven alemán graduado como taxidermista en la Freie Universitat de Berlin. Éste, de nombre Baldur Willy Terzenbach Graz, nació el 22 de septiembre de 1933 en Berlín. A principios de 1955, se le ofrece el cargo de taxidermista de la Estación Biológica de Rancho Grande, que ya tenía cinco años en funcionamiento y se había convertido en un centro de atracción para la comunidad científica tanto nacional como internacional. Luego de un interesante periplo europeo, Baldur llegó a Venezuela a finales de 1955 a través de la aerolínea *Pan American World Airways*. Cumpliría 22 años de edad durante el vuelo a este país suramericano, haciéndolo sentirse como si hubiera nacido aquí. Una vez en Venezuela, se incorpora a la ya reconocida estación, para apoyar al reducido grupo de empleados en labores de taxidermia, recolección e investigación.

Ese mismo año, Schäfer decide quedarse en Europa y acepta la invitación de *Su Majestad* el Rey Leopoldo III (quien había abdicado a favor de su hijo Baudoin, pero conservaba el título nobiliario) para realizar un documental sobre el cincuentenario de la colonización del Congo Belga (González 2010, 2011). Es así como Walter Arp continúa como director encargado de la estación, hasta 1957, cuando

es sustituido por un nuevo director, Gonzalo Medina (1930-2009), quien sería uno de los promotores de la primera Ley Sobre la Protección de la Fauna Silvestre. Medina y Terzenbach establecen una excelente relación de trabajo como jefe y subalterno, convirtiéndose en cuñados un tiempo después al casarse Baldur con una hermana de Medina.

Durante los próximos 10 años, Baldur Terzenbach se encargaría de preparar muestras que regularmente llegaban al museo producto de los inventarios de fauna, además de colaborar, como lo demuestran los agradecimientos de numerosos artículos sobre la fauna del Parque Nacional Henri Pittier, con varios investigadores nacionales y extranjeros que visitaron la estación entre los años 50 y 60, entre ellos Owen Sexton, Harold Heatwole y Frederick Test (Sexton 1958, Heatwole 1963, Test *et al.* 1966). Como anécdota interesante, podemos comentar que fueron Baldur y Gonzalo Medina quienes recolectaron el holotipo de la rata acuática *Ichthyomys pittieri* (Handley & Mondolfi 1963). En homenaje póstumo a Baldur, García *et al.* (2018) le dedican la subespecie *Heteromys catopterus terzenbachi*, hoy comúnmente conocida como ratón mochilero de Terzenbach.

Durante esos años, era frecuente también, que además de sus labores de taxidermia y colaboración con los inves-



**Figura 1.** Al poco tiempo de llegar a Venezuela, el joven Baldur Terzenbach contempla el entorno de la Estación Biológica de Rancho Grande. Foto: Cortesía de Helga G. Terzenbach Medina.



Figura 2. Baldur Terzenbach en un recorrido por la Selva Nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier. Cortesía de Helga G. Terzenbach Medina.

tigadores visitantes, también participara en las salidas de campo para recolectar ejemplares de fauna, acompañando a otros miembros de la Estación. De una de estas salidas de campo, se recuerda una anécdota cómica que le contaba a su familia y allegados. Baldur, junto a Gonzalo Medina y Walter Arp, realizaron un viaje de recolección al Sur del Orinoco. Cada uno de los integrantes en su especialidad, intentarían recolectar ejemplares de referencia para la Estación. Baldur salió temprano y fue sorprendido a los lejos por un gallito de las rocas (*Rupicola rupicola*), sabiendo lo

relevante del hallazgo, no perdió mucho tiempo y le disparó. Pensando en lo contentos que se pondrían sus compañeros de recolecta, caminó hacia el ejemplar alegremente. Cuál no sería su sorpresa, al acercarse apenas a unos metros, el supuesto gallito de las rocas no era sino una espectacular rosa de montaña (*Brownea macrophylla*) (A. Terzenbach, com. pers.).

Trabajando en la Estación, conocería a la distinguida Graciela Medina, hermana de su jefe, Gonzalo. Entablaría con ella una amistad que los llevaría al matrimonio. Lue-





**Figura 3.** Barraquete Aliazul (*Spatula discors*) preparado por Baldur Terzenbach. Foto: Helga G. Terzenbach Medina.

go de meses trabajando, Baldur había logrado comprar un vehículo, un Volkswagen, aun sin saber conducir. Graciela le daría clases de manejo, nada menos que en el circuito de múltiples curvas de la estrecha carretera que lleva de Maracay a Ocumare de la costa, y pasa justo enfrente de la Estación. Igualmente, su hijo mayor recuerda que a edad temprana, antes de sus seis años, frecuentemente Baldur lo llevaba en hombros por las caminerías de la estación, mientras su padre estaba en actividades de observación y estudio de las especies de aves que anidaban en los alrededores, así como de otros animales que por allí estuvieran (A. Terzenbach, com. pers.).

Transcurrida una década, Baldur ya naturalizado venezolano, como consta en la Gaceta Oficial de la República de Venezuela No. 656 del 15 de diciembre de 1960, casado con Graciela Medina, decide emprender nuevos rumbos y se retira del Museo de la Estación Biológica de Rancho, incursionando en iniciativas privadas entre las que se encontraba una empresa dedicada al montaje de animales, principalmente para grupos de cazadores federados, actividad de mucho auge en esa época. Igualmente, se involucra

en proyectos más ambiciosos y conservacionistas de promoción de la naturaleza, tales como el Museo de la Fauna Silvestre de la Gran Sabana, anunciado en 1984. Este proyecto no pudo ser desarrollado a pesar de contar con el apoyo de la empresa Hoturvensa y los hermanos Jiménez, familia de empresarios turísticos de la zona y grandes conocedores y conservacionistas de la región. También fue promotor del Museo de la Fauna Silvestre para Valencia. Fue uno de los promotores de la construcción y desarrollo y uno de los cinco fundadores del acuario José Vicente Seijas, mejor conocido como Acuario de Valencia, ícono de esta ciudad. El alcalde de esta entidad, Dr. Omar Sanoja Breña, le confirió el Botón de Oro de la ciudad de Valencia en un acto llevado a cabo el 21 de diciembre de 1990.

En Yaritagua, estado Yaracuy propuso hacer un museo de peces en la Estación de Piscicultura de la Universidad Centro-occidental “Lisandro Alvarado”. Sin embargo, tal proyecto no logró realizarse, aunque diversos ejemplares de peces y aves acuáticas de la región preparados artísticamente por Baldur han sido mantenidos en las instalaciones de la estación piscícola donde hoy día todavía pueden ser observados.

Baldur Terzenbach fue también miembro fundador del Instituto de Conservación del Lago de Valencia, así como director del museo de Fauna del Estado Carabobo. Se destacó como asesor técnico y director en asuntos de Parques y Museos, ente 1975 y 1979, en el Instituto de Desarrollo Turístico del Estado Carabobo (INTUCA).

Willy Tille y Baldur Terzenbach, eran de los pocos taxidermistas profesionales que laboraban en Venezuela durante las décadas de los Sesenta, Setenta y Ochenta. Los ejemplares taxidermizados profesionalmente por Baldur, demuestran su habilidad técnica y artística y perduran hoy en día en excelentes condiciones en varias colecciones institucionales y privadas.

A pesar de haber contribuido al desarrollo de las etapas iniciales del museo de la EBRG, Baldur Terzenbach ha sido ignorado o vagamente mencionado entre los documentos que reseñan la historia de la Estación Biológica de Rancho Grande, como se puede notar en algunas publicaciones (Michelangeli *et al.* 1998, Sánchez & Bisbal 2004, Texera 2003).

El 17 de abril de 1984 se unió en segundas nupcias con la Señora Elvia Bret, quién lo acompañó hasta sus últimos días. No tuvieron descendencia. Baldur Terzenbach falleció el 30 de octubre de 2015 a los 84 años en la ciudad de Valencia, dejando tres hijos producto del matrimonio con Graciela Medina; Alfredo, Mónica y Helga Terzenbach Medina, quienes viven actualmente en la ciudad de Valencia, así como cuatro nietos Erika Rosales Terzenbach, Arturo Marcano Terzenbach y Willy y Juan Terzenbach Hernández. Sus hijos recuerdan a Baldur comentando el





Figura 4. En su laboratorio para la preparación de animales, ubicado en Agua Blanca, municipio San José, estado Carabobo, 1993. Cortesía de Helga G. Terzenbach Medina.

sentirse orgulloso de ser venezolano, como si hubiera nacido en el país, especialmente por haber emigrado desde Europa siendo joven, pero habiendo pisado esta tierra por vez primera apenas pasando su mayoría de edad.

#### REFERENCIAS

- Beebe, W. 1949. *High Jungle*. New York: Duell, Sloan & Pearce, 379 pp.
- Crane, J. 1945. Shopping for a jungle. *Animal Kingdom* 47: 3–13.
- García, F. J., E. Sánchez-González, D. Araujo-Reyes, M. Machado & G. Flórez. 2018. Descripción de una nueva subespecie de ratón mochilero del género *Heteromys* (Mammalia, Rodentia, Heteromyidae) en Venezuela. *Revista Biodiversidad Neotropical* 8: 29–42.
- 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 Sciences of Philadelphia* 159: 83–96.
- González, J. M. 2010. Del Tibet a Rancho Grande. A 100 años del nacimiento del investigador Ernst Schäfer. *Museos.Ve* 1(3): 20–22.
- Handley, C. H. & E. Mondolfi. 1963. A new species of fish-eating rat, *Ichthyomys*, from Venezuela (Rodentia, Cricetidae). *Acta Biológica Venezuelica* 3: 417–419.
- Heatwole, H. 1963. Contribución a la historia natural de *Eleutherodactylus terraebolivaris* (Anura). *Acta Biológica Venezuelica* 3: 301–313.
- Lasser, T. 1951. La estación biológica del Rancho Grande. *Acta Científica Venezolana* 2(1): 7–8.
- Michelangeli, F. 1998. *La selva nublada. Rancho Grande*. Caracas: Armitano Editores, 195 pp.
- Sánchez H., J. & F. J. Bisbal E. 2004. Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 158: 5–28.
- Sexton, O. 1958. Observations on the life history of a Venezuelan frog, *Atelopus cruciger*. *Acta Biológica Venezuelica* 2: 235–242.
- Test, F. H., O. J. Sexton & H. Heatwole. 1966. Reptiles of Rancho Grande and vicinity, Estado Aragua, Venezuela. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 128: 1–63.
- Texera A., Y. 2003. *La Zoología en Venezuela 1936-1970. Una historia social*. Universidad Central de Venezuela, Vicerrectorado Académico, Centro de Estudios del Desarrollo (CENDES) y Fundación Polar. Caracas: 208 pp.

# Apuntes sobre los geocos relacionados a *Gonatodes concinnatus* (O'Shaughnessy, 1881) en Colombia

## Notes on geckos related to *Gonatodes concinnatus* (O'Shaughnessy, 1881) in Colombia

José Rancés Caicedo-Portilla<sup>1</sup> & Henry Alberto Suárez-Badillo<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi, Avenida Vásquez Cobo entre calles 15 y 16, Leticia, Amazonas, Colombia.  
jcaicedo@sinchi.org.co

<sup>2</sup>Investigador independiente. hsuarez1103@gmail.com

Recibido: 10-03-2020 / Aceptado: 10-12-2020 / En línea: 26-02-2021

### RESUMEN

Por varias décadas, se consideró a *Gonatodes concinnatus* (O'Shaughnessy 1881) como una especie de amplia distribución a lo largo del piedemonte de la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes, desde Ecuador hasta Venezuela. Sin embargo, estudios posteriores revelaron que se trataba de un complejo de especies crípticas. En este trabajo se tuvo como objetivo evaluar la distribución geográfica de las especies del complejo *G. concinnatus* en Colombia. Sabemos ahora que al menos tres especies del grupo están presentes en el país, *Gonatodes riveroi* en la mayor parte del flanco oriental de la Cordillera Oriental, *Gonatodes concinnatus* del departamento del Putumayo y *Gonatodes ligiae* Donoso-Barros, 1967 del departamento de Arauca. Con estos registros, se aumenta la diversidad del género *Gonatodes* a ocho especies en Colombia. Se detectaron individuos con patrón de coloración intermedio entre *G. riveroi* Sturaro & Avila-Pires, 2011 y *G. concinnatus*, que podrían representar ejemplares híbridos. Debido a la dificultad en la identificación del grupo, así como a la falta de estudios exhaustivos sobre sus límites de distribución, se recomienda realizar estudios de morfología externa y molecular, sobre todo en zonas de distribución simpátrica. Se comenta sobre la presencia de *G. hasemani* Griffin 1917 en Colombia.

**Palabras clave:** Cordillera Oriental, distribución, *Gonatodes ligiae*, *Gonatodes riveroi*, Sphaerodactylidae.

### ABSTRACT

For several decades, the O'Shaughnessy's gecko *Gonatodes concinnatus* (O'Shaughnessy 1881), was considered a species with a wide geographic distribution throughout the lower and middle elevations of the eastern slopes of the Andean Cordillera, from Ecuador to Venezuela. However, subsequent studies revealed that it is a group of cryptic species. The goal of this work was to evaluate the geographic distribution of the species belonging to the *Gonatodes concinnatus* complex in Colombia. At least three species of this group occur in Colombia. *Gonatodes riveroi* Sturaro & Avila-Pires, 2011 in most part of the Eastern slopes of the Cordillera Oriental, *Gonatodes concinnatus* from the Department of Putumayo and *Gonatodes ligiae* Donoso-Barros, 1967 from the Department of Arauca. With these new records, the diversity of the genus *Gonatodes* increases to seven species in the country. We detected individuals with intermediate color patterns between *Gonatodes riveroi* and *G. concinnatus*, which could represent hybrid specimens. Finally, due to the difficulty in the identification of this species group, as well as the scarcity of exhaustive studies on the boundaries of their distributions, we recommend to carry out morphological and molecular studies, mainly in zones with apparently overlapping geographic distributions. We comment on the presence of *G. hasemani* Griffin 1917 in Colombia.

**Key words:** Distribution, Eastern Cordillera, *Gonatodes ligiae*, *Gonatodes riveroi*, Sphaerodactylidae.

## INTRODUCCIÓN

A medida que aumentan los inventarios sistemáticos en Colombia, especialmente en zonas cercanas a las fronteras, es mayor la probabilidad de encontrar nuevos registros de taxones en las adyacencias a estas regiones. Esto ha permitido el aumento del número de especies de reptiles registrados en los últimos años en el país (Sánchez-Pacheco *et al.* 2016, Montes-Correa *et al.* 2017, Medina-Rangel *et al.* 2018, Pinto-Eraza *et al.* 2018).

El género *Gonatodes* Fitzinger 1843 es un grupo monofilético de geos diurnos de tamaño pequeño cuyas especies se distribuyen en Centro América (sur de México), las islas del Caribe, norte de Sur América, incluyendo Bolivia, y sur de Brasil, además de ser introducido en el sur de la Florida en Estados Unidos (Vanzolini 1968, Avila-Pires 1995, Krysko 2005). Incluyendo a la especie recientemente descrita, *G. castanae* Carvajal-Cogollo, Eguis-Avenidaño & Meza-Joya 2020, el género consta de 34 especies (Uetz *et al.* 2020, Meneses-Pelayo & Ramírez 2020, Rivero-Blanco & Schargel 2020, Carvajal-Cogollo *et al.* 2020).

En Venezuela la taxonomía del grupo ha sido dinámica, con la descripción reciente de nuevas especies (p. ej., Rivas & Schargel 2008, Schargel *et al.* 2010, 2017, Rivero-Blanco & Schargel 2012, 2020, Rivas *et al.* 2013); también, se han realizado análisis moleculares para explorar las relaciones filogenéticas del género (Gamble *et al.* 2008, Schargel *et al.* 2010) y estudios enfocados en la posición filogenética de alguna especie en particular (Rivas *et al.* 2013, Schargel *et al.* 2017; en Colombia, recientemente se iniciaron trabajos con este género, con las descripciones de dos especies transandinas (Meneses-Pelayo & Ramírez 2020, Carvajal-Cogollo *et al.* 2020); este retraso se ha debido principalmente a la escasa revisión de los ejemplares depositados en las colecciones colombianas (Lynch 2012), a la falta de muestreos en áreas no exploradas y ecosistemas estratégicos (Meneses-Pelayo & Ramírez 2020, Carvajal-Cogollo *et al.* 2020) y a la dificultad que había hace algunos años de poder obtener permisos de investigación y acceso a recursos genéticos para la captura de muestras, los cuales son fundamentales para los estudios con herramientas moleculares.

Hace algunos años, Sturaro & Avila-Pires (2011) revisaron el complejo *Gonatodes concinnatus* (O'Shaughnessy, 1881) y lo que estaba registrado como *G. concinnatus* del flanco oriental de la Cordillera Oriental de Colombia en los departamentos de Boyacá, Cundinamarca y Meta fue descrito como *Gonatodes riveroi* (Sturaro & Avila-Pires 2011), quedando sin identidad taxonómica precisa las poblaciones que se encuentran en los departamentos de Arauca, Casanare, piedemonte de los departamentos de Caquetá, Cauca y Putumayo.

Aunque en trabajos recientes (p. ej., Meneses-Pelayo & Ramírez 2020, Carvajal-Cogollo *et al.* 2020) se cita para Colombia la presencia de *Gonatodes ligiae* Donoso-Barros, 1967 y *G. concinnatus*, estos registros no están respaldados por ejemplares voucher depositados en colecciones herpetológicas, o, están basados en identificaciones erróneas. Por lo tanto, se tiene conocimiento de seis especies que se encuentran en Colombia: *Gonatodes albogularis* (Duméril & Bibron 1836), *G. castanae* Carvajal-Cogollo, Eguis-Avenidaño & Meza-Joya 2020, *G. chucuri* Meneses-Pelayo, E. & J. P. Ramírez. 2020, *G. humeralis* (Guichenot 1855), *G. riveroi* y *G. vittatus* (Lichtenstein & Martens 1856) (Ayala 1986, Sturaro & Avila Pires 2011, 2013, Meneses-Pelayo & Ramírez 2020, Carvajal-Cogollo *et al.* 2020).

En este trabajo se presentan los primeros registros para Colombia de *Gonatodes ligiae* y *G. concinnatus* basados en ejemplares depositados en colecciones biológicas, así como nuevas localidades para *G. riveroi* en el país. Adicionalmente se discute la presencia de *G. hasemani* Griffin 1917 en Colombia.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizaron exploraciones de campo en el departamento de Arauca durante los meses de enero, abril y mayo de 2013, donde se recolectaron ejemplares que pertenecen al complejo *Gonatodes concinnatus* (*sensu* Sturaro & Avila-Pires 2011); así mismo, se examinaron ejemplares depositados en las colecciones de reptiles del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (ICN), el Museo de La Salle (MLS) en Bogotá; la colección herpetológica de la Universidad Industrial de Santander (UIS-R) en Bucaramanga y la colección de reptiles del Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi (SINCHI-R) en la ciudad de Leticia. También se estudiaron algunos ejemplares que no han sido catalogados en colecciones de museos (RC=Rancés Caicedo; JDL=John Douglas Lynch).

Los ejemplares fueron sexados por medio de la observación del patrón de coloración vívido del dorso en el caso de los machos, y coloración críptica en tonos de marrones y grises de las hembras; también, se examinó la base de la cola a la cual se le nota un abultamiento debido a la presencia de hemipenes en los machos (Rivero-Blanco & Schargel 2012).

Así mismo, se consideraron los patrones de coloración propuestos por Sturaro & Avila-Pires (2011) para el complejo *Gonatodes concinnatus*, esto con el fin de poder diferenciar las especies que se puedan encontrar en Colombia.



Adicionalmente, se hicieron conteos de escamas y se tomaron medidas corporales con énfasis en caracteres relevantes según Sturaro & Avila Pires (2011), como el número de escamas alrededor del cuerpo, escamas ventrales en una línea longitudinal y el número de lamelas en el cuarto dedo de la mano y de la pata; así como, la longitud rostro-cloaca, la cual se tomó por medio de un calibrador pie de rey a 0.02 mm de precisión. Estos conteos y medidas se utilizaron para la identificación de algunos ejemplares en los que era difícil discernir su identificación por medio del patrón de coloración.

Se generó un mapa mostrando los registros de los ejemplares revisados y aquellos cuyas localidades de origen aparecen en la literatura, con fondo de relieve SRTM provisto por Jarvis *et al.* (2008), para lo cual se utilizó Quantum GIS versión 2.18 (QGIS Development Team, 2009).

## RESULTADOS

En la revisión morfológica y morfométrica que se realizó a los ejemplares estudiados, se encontraron machos del complejo *concinatus* según Sturaro y Ávila Pires (2011), las cuales pertenecen a tres especies (Apéndice).

### Relación de especies

*Gonatodes concinnatus* (O'Shaughnessy, 1881) (Fig. 1A)

Aunque la especie no ha tenido muchos cambios de nomenclatura desde su descripción a nivel específico, a nivel genérico tuvo un cambio, ya que fue descrita bajo el género *Goniodactylus* (O'Shaughnessy, 1881), posteriormente Boulenger (1885) la transferiría a *Gonatodes*; el taxón recientemente fue objeto de estudio, bajo el nombre de complejo *Gonatodes concinnatus* (Sturaro & Avila-Pires 2011),



**Figura 1.** *Gonatodes concinnatus* de Colombia, departamento del Putumayo, municipio de Puerto Asís (SINCHI-R 861). (A). *Gonatodes ligiae* en vida. Colombia, departamento de Arauca, municipio de Arauquita (RC-1833, no catalogado) (B). *Gonatodes riveroi* en vida. Colombia, departamento del Meta, Villavicencio (JDL-29373, no catalogado) (C). Patrón de vermiculación en el dorso del cuerpo de geos del complejo *Gonatodes concinnatus* de Colombia. Izquierda *G. riveroi* (ICN 3175), con patrón de vermiculación “fino”, del departamento del Meta, el Porvenir. En el centro, *Gonatodes* sp. (ICN-7257), del departamento del Meta, Cubaral con patrón de vermiculación “intermedio”. A la derecha, *G. concinnatus* (ICN-3203), con patrón de vermiculación “grosso”, del departamento de Putumayo, Puerto Asís (D). Fotos: Jhonattan Vanegas (A), Rances Caicedo (B-D).

donde la especie quedó restringida a la zona occidental de la Amazonía, en Ecuador y norte del Perú.

Algunas determinaciones erróneas previas de *G. concinnatus* para Colombia después del trabajo de Sturaro & Avila Pires (2011), son la de Angarita-Sierra *et al.* (2013), donde muestran en su guía de campo una fotografía de un *G. riveroi* (p. 66) como *G. concinnatus*, Pedroza-Banda *et al.* (2014) registran a *G. concinnatus* en el departamento del Casanare. Algunos de los ejemplares que citaron, pertenecen claramente a *G. riveroi* por su patrón de coloración.

**Historia natural:** en el departamento de Putumayo, la especie ha sido encontrada dentro de parches de bosque bien conservados, se encontraron sobre los troncos de los árboles más grandes y en sus oquedades, perchados a una altura de 1-1.5 metros, o en las raíces que abrazan a los grandes árboles (matapalo), también fueron observados en troncos caídos. Cuando se sentían amenazados, los lagartos se metían en las oquedades de los árboles y entre las plantas que crecen sobre los troncos (Jhonattan Vanegas, obs. pers.).

**Distribución:** *Gonatodes concinnatus* se encuentra distribuido en Colombia en el piedemonte amazónico, en el departamento del Putumayo, en cercanías de los municipios de Orito y Puerto Asís (Fig. 2). Los registros hasta ahora conocidos en Colombia se encuentran entre los 250-300 m de altitud. La localidad más cercana a los registros de Colombia, son los ejemplares recolectados en Lago Agrio, provincia de Sucumbíos en Ecuador (Sturaro & Avila-Pires 2011).

#### *Gonatodes ligiae* Donoso-Barros, 1967 (Fig. 1B)

La especie fue descrita someramente por Donoso-Barros (1967), en dos localidades cercanas al poblado de Barinitas, Venezuela, sobre el flanco suroriental de la Cordillera de Mérida; luego, Rivero-Blanco (1968), revisando material adicional de la localidad tipo, pero sin estudiar el material tipo que se encuentra depositado en el Museo de Zoología de la Universidad de Concepción, Chile, consideró que era un sinónimo de *Gonatodes concinnatus*. Posteriormente, Rivero-Blanco & Barrio-Amorós (2002), en una nota sobre distribución geográfica de la especie, la elevan al rango de subespecie sin ningún comentario taxonómico al respecto, arreglo nomenclatural influenciado por los resultados de la tesis doctoral de Rivero-Blanco (1979). Por último, Sturaro & Avila-Pires (2011) le restituyeron su estatus de especie y registraron ejemplares recolectados en la Cordillera de Mérida en la zona noroccidental de Venezuela, cerca de la frontera con Colombia.

El primer reporte de *G. ligiae* para Colombia fue la fotografía que publicó Castro (1994) en su guía de campo de los anfibios y reptiles de los Llanos de Colombia, don-

de se puede apreciar un *Gonatodes ligiae* macho (p. 78), el cual aparece erróneamente identificado como *G. concinnatus*. El ejemplar de la foto no fue referido a una localidad específica ni fue preservado en ningún museo, aunque se cree que fue fotografiado en los alrededores del campo petrolero de Caño Limón, Arauca. Posteriormente, Trujillo-P. *et al.* (2014) registraron a *G. ligiae* en una localidad en Casanare (Paz de Ariporo); en la sección de fotografías del catálogo, se ilustra el ejemplar referido, sin embargo, es posible observar el patrón de reticulación fino sobre el dorso del ejemplar, característica diagnóstica de *G. riveroi*. Los autores referidos citan como *G. humeralis* ejemplares catalogados con los números ICN-6810-6814, procedentes del departamento de Arauca. Hemos verificado que estos ejemplares pertenecen a *G. ligiae*. Recientemente, Barrio-Amorós & Ortiz (2016) afirmaron que la especie se encuentra en la zona de piedemonte andino-llanero de Colombia y Venezuela, sin dar referencia a ejemplares voucher de Colombia.

**Historia natural:** los ejemplares fueron encontrados dentro de edificaciones de madera abandonadas, a alturas de hasta 2,5 m; así como en la base y porción baja de troncos de árboles y palmas de vino (hasta 60 cm de altura) en bosque secundario en recuperación. Los animales al ser perturbados pueden subir por el tronco de los árboles a alturas entre los 6 y 8 m, también pueden bajar a la base de los árboles y esconderse dentro de la hojarasca.

**Distribución:** *Gonatodes ligiae* se encuentra distribuido en Colombia en altitudes bajas en el sector norte del flanco oriental de la Cordillera Oriental y en los bosques húmedos, en el departamento de Arauca; entre los 140 y 250 m de altitud (Fig. 2). La localidad más cercana a los registros de Colombia, es la del holotipo, recolectado en el bosque de La Calavera, cerca de Barinitas, estado de Barinas, Venezuela (Sturaro & Avila-Pires 2011).

#### *Gonatodes riveroi* Sturaro & Avila-Pires, 2011 (Fig. 1C)

Especie descrita recientemente, se consideraba que el taxón pertenecía a *Gonatodes concinnatus sensu lato*. Así mismo, la especie fue confundida con *G. caudiscutatus* (Günther 1859), pero los ejemplares pertenecen a *G. riveroi* (Sturaro & Avila-Pires 2013).

**Historia natural:** ejemplares recolectados en los alrededores de la ciudad de Villavicencio, Meta, fueron encontrados entre cúmulos de troncos podridos y láminas de zinc, al lado de las casas de las fincas (John D. Lynch, obs. pers.).

**Distribución:** *Gonatodes riveroi* es hasta el momento conocido del flanco oriental de la Cordillera Oriental, en los departamentos de Boyacá, Cauca (bota caucana), Caquetá, Casanare, Cundinamarca y Meta; entre los 140 y 1000 m de altitud aproximadamente (Fig. 2).



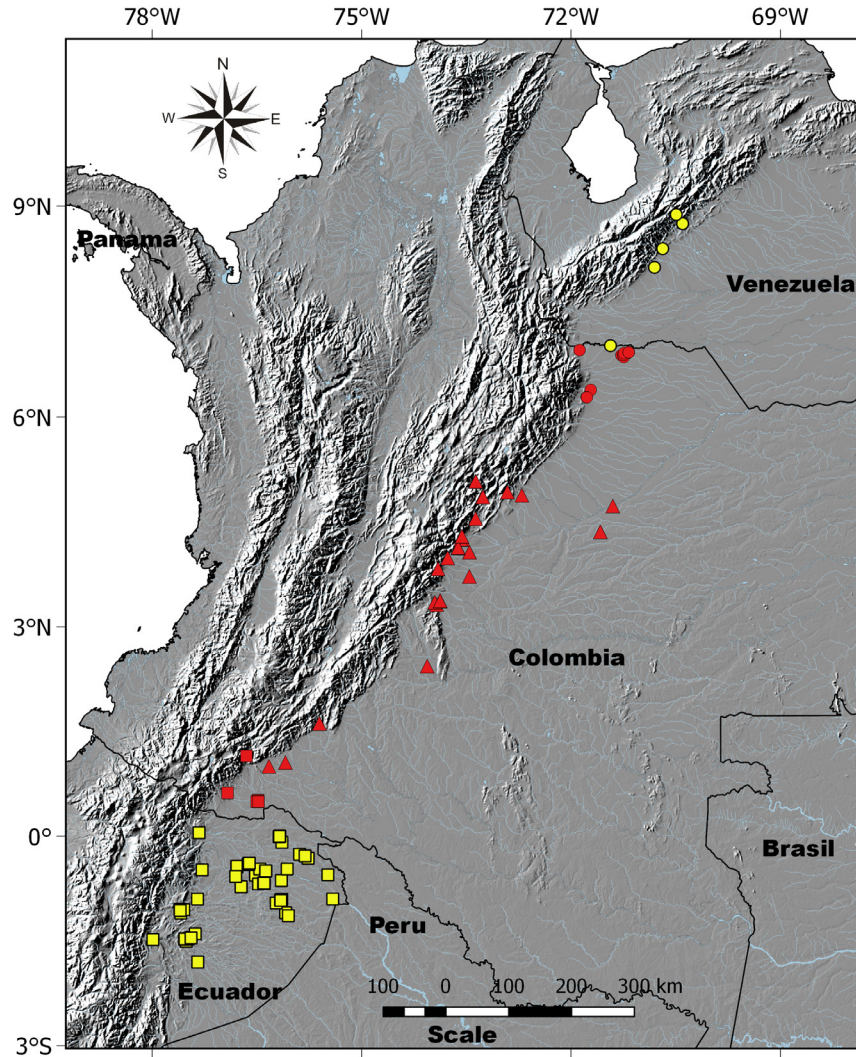


Figura 2. Mapa con la distribución de las especies relacionadas a *Gonatodes concinnatus* en Colombia. *Gonatodes concinnatus* s.s. (cuadrados), *Gonatodes ligiae* (círculos), *Gontaodes riveroi* (triángulos). Los símbolos de color rojo corresponden al material estudiado, mientras que los de color amarillos a registros de literatura. No se incluyen los registros de *G. riveroi* de Sturaro & Avila Pires (2011).

**Comentarios:** algunos ejemplares estudiados no concuerdan con los patrones de coloración reportados por Sturaro & Avila-Pires (2011), por ejemplo, el ejemplar ICN-7257, proveniente de Cumaral, Meta; presenta un punto intermedio entre el patrón de coloración del dorso de “vermiculaciones finas” de *Gonatodes riveroi* (patrón E de Sturaro & Avila-Pires 2011) y el patrón de coloración de “vermiculaciones grandes” de *G. concinnatus* (Patrón A de Sturaro & Avila-Pires 2011) (Fig. 1D). Los conteos de las escamas alrededor del medio cuerpo del ejemplar es de 114, se solapa con los conteos de las dos especies y no se puede determinar a cual pertenece; pero el número de escamas ventrales en fila longitudinal es de 44, cifra que cae en el rango señalado para *G. riveroi* por Sturaro & Avila-Pires (2011). Debido a ese patrón de vermiculación

“intermedio”, nos abstenemos de dar una determinación a este ejemplar hasta tanto no se puedan recolectar ejemplares adicionales en esta localidad.

Otro ejemplar (ICN-9746), hembra recolectada el 25 de enero de 1995 en el barrio Fontibón, localidad contigua al aeropuerto El Dorado, de la ciudad de Bogotá, por el bajo conteo del cuarto dedo de las manos (17/17) y cuarto dedo de las patas (18/19), pareciera tratarse de *G. riveroi*. Lastimosamente no se pudieron contar sus escamas alrededor del vientre, ya que este se encontraba dañado. Consideramos que este ejemplar fue introducido accidentalmente a Bogotá; proveniente posiblemente de la ciudad de Villavicencio o algún pueblo cercano, Villavicencio es cercana a Bogotá y es la localidad tipo de *G. riveroi* (Sturaro & Avila-Pires 2011).



Los ejemplares ICN-10446 e ICN-10447 (Fig. 3), provenientes de la localidad de Santa María en Boyacá, recolectados entre 1.650-1.720 m de altitud, presentan un patrón de coloración tipo A, es decir de vermiculaciones grandes como en *G. concinnatus*, pero lastimosamente por el estado de su preservación (deshidratados) no se pudieron realizar los conteos de escamas alrededor del cuerpo; por lo tanto, nos abstenemos de darle una determinación definitiva, a la espera de poder recolectar otros ejemplares de la zona de donde provienen, el resto de los conteos concuerdan más con los de *G. riveroi* (tabla 1).

### DISCUSIÓN

Con este trabajo se elevan a ocho las especies del género *Gonatodes* conocidas en Colombia, aunque podría encontrarse en mayor número, ya que el género no ha sido localmente bien estudiado, así mismo, muchas zonas del país aún son permanecen inexploradas; y algunas especies de países vecinos como Venezuela, pueden eventualmente encontrarse también en territorio colombiano (Meneses-Pelayo & Ramírez 2020); otra de las dificultades es que algunos ejemplares que se encuentran en los museos y que son de zonas poco estudiadas, son hembras, cuyos fenotipos poco distintivos dificultan determinar a qué entidad taxonómica pertenecen, o si son especies no descritas.

Aunque hasta el momento *Gonatodes concinnatus*, *G. ligiae* y *G. riveroi*, no han sido encontrados coexistiendo en simpatria, se recomienda realizar recolecciones en los límites geográficos de las tres especies, con el fin de evaluar si hay zonas de contacto entre ellas. Otro tópico interesante

de evaluar, sería la detección de ejemplares híbridos entre las especies, si los diferentes fenotipos corresponden a una variación clinal en color de una única especie o simplemente una variación cromática no documentada de una de las dos especies, ya que como se mencionó antes, hay ejemplares con patrón de reticulación intermedio entre lo que se puede denominar como *G. riveroi* y *G. concinnatus* (p. ej., ICN-7257). Estas preguntas y otras de tipo biogeográfico se pueden responder por medio de registros adicionales de estas especies, particularmente de las zonas donde se registran individuos con patrones intermedios de coloración, de las localidades tipo de las tres especies y de la llanura amazónica; así como, la realización de una aproximación empleando métodos moleculares y morfológicos; por lo tanto y de acuerdo a Meneses-Pelayo & Ramírez (2020), se recomienda iniciar un estudio de este tipo, para poder así responder estos interrogantes y contribuir a la sistemática y biogeografía de este grupo de lagartos.

#### *Comentario sobre la presencia de Gonatodes hasemani Griffin 1917 en Colombia*

Carvajal-Cogollo *et al.* (2020) basándose en información de la plataforma The Reptile Database (Uetz *et al.* 2020) incluyeron a *Gonatodes hasemani* dentro de las especies que se encuentran en Colombia. El registro al parecer es del departamento del Vaupés, cerca de la frontera con Brasil (Uetz *et al.* 2020), pero no se tiene ninguna referencia con base a ejemplares preservados en colecciones. La distribución conocida de *G. hasemani* está delimitada al norte por los ríos Amazonas y Ucayali y al oriente por el río Xingú; se encuentra en Bolivia, Perú y Brasil (Ribeiro-Junior 2015). Hasta tanto no se pueda corroborar dicha

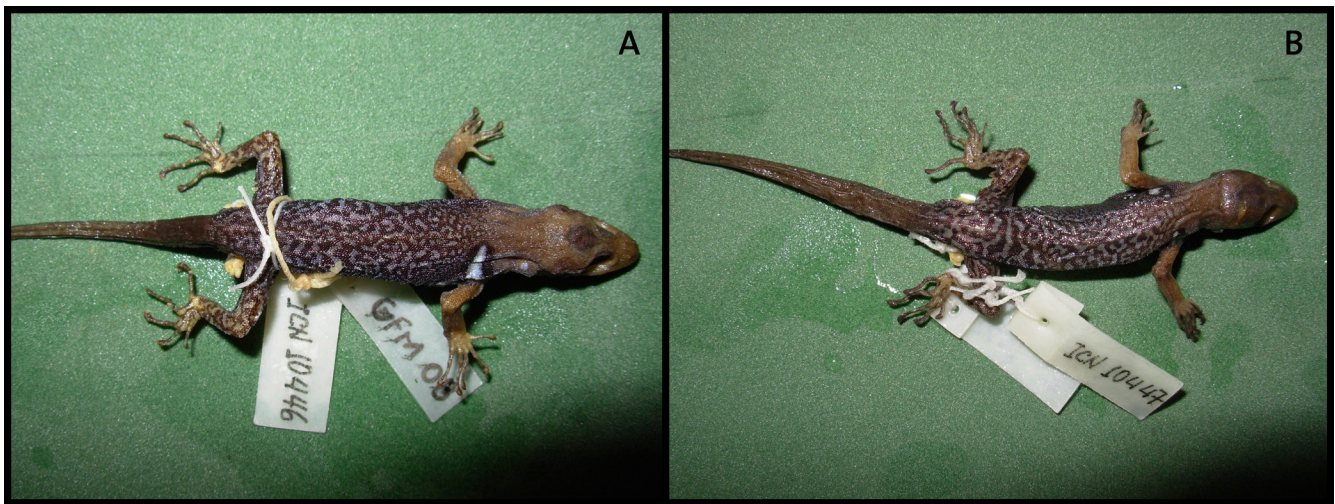


Figura 3. Ejemplares del complejo *Gonatodes concinnatus* provenientes de la localidad de Santa María, Boyacá: ICN-0446 (A) e ICN-10447 (B).

información, nos abstenemos de incluir a esta especie en el inventario de especies de *Gonatodes* de Colombia.

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Martha Calderón (ICN), Cristián Cruz (MLS) y Martha Patricia Ramírez (UIS-R) por permitir la revisión de los ejemplares que están bajo su cuidado. A Jhonattan Vanegas, por la información compartida y a dos árbitros anónimos por sus oportunos comentarios.

#### REFERENCIAS

- Angarita-Sierra, T., J. Ospina-Sarria, M. Anganoy-Criollo, R. Pedroza-Banda & J. D. Lynch. 2013. *Guía de campo de los anfibios y reptiles del departamento de Casanare (Colombia)*. Serie Biodiversidad para la Sociedad No. 2. Bogotá-Arauca, Colombia. Versión digital libre.
- Avila-Pires, T. C. S. 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zoologische Verhandelingen* 299: 1–706.
- Ayala, S. C. 1986. Saurios de Colombia: lista actualizada, y distribución de ejemplares colombianos en los museos. *Caldasia* 15(71-75): 555–575.
- Barrio-Amorós, C. L. & J. C. Ortiz. 2016. Venezuelan geckos (Gekkonidae, Phyllodactylidae, Sphaerodactylidae) in the collection of the Universidad de Concepción in Chile, with description of the type series of *Gonatodes ligiae* and *Gonatodes petersi* (Sphaerodactylidae). *Zootaxa* 4136(3): 537–552.
- Boulenger, G. A. 1885. *Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History) Vol. I. Geckonidae, Eublepharidae, Uroplatae, Pygopodidae, Agamidae*. London: Trustees of the British Museum, 436 pp.
- Carvajal-Cogollo, J. E., J. A. Eguis-Avenidaño & F. L. Meza-Joya. 2020. A new diurnal gecko in the genus *Gonatodes* (Squamata: Sphaerodactylidae) from the foothills of the Serranía de San Lucas, Norosis-Colombia. *Zootaxa* 4877: 345–360.
- Castro, F. 1994. *Anfibios y reptiles del Llano: Naturaleza de la Orinoquia*. 1<sup>ra</sup> ed. Bogotá: Cristina Uribe Editores Ltda., 96 pp.
- Donoso-Barros, R. 1967. Diagnósis de dos nuevas especies del género *Gonatodes* de Venezuela. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural, Santiago* (Chile) 11 (129): 4.
- Gamble, T., A. M. Simons, G. R. Colli & L. J. Vitt. 2008. Tertiary climate change and the diversification of the Amazonian gecko genus *Gonatodes* (Sphaerodactylidae, Squamata). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 269–277.
- Jarvis, A., H. I. Reuter, A. Nelson & E. Guevara. 2008. Hole-filled seamless SRTM data V4, International Centre for Tropical Agriculture (CIAT). <http://srtm.csi.cgiar.org>, consultada el 12 de enero de 2018.
- Krysko, K. L. 2005. Ecological status of the introduced yellow headed gecko, *Gonatodes albogularis* (Sauria: Gekkonidae), in Florida. *Florida Scientist Biological Sciences* 68: 272–280.
- Lynch, J. D. 2012. El contexto de las serpientes de Colombia con un análisis de las amenazas en contra de su conservación. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 140: 435–449.
- Medina-Rangel G. F., G. Cárdenas-Arévalo & L. E. Rentería-M. 2018. Rediscovery and first record of the Phantasma Tree Snake, *Imantodes phantasma* Myers, 1982 (Serpentes, Colubridae), in Colombia. *Check List* 14: 237–242.
- Meneses-Pelayo, E. & J. P. Ramírez. 2020. A new species of the genus *Gonatodes* (Squamata: Sauria: Sphaerodactylidae) from the western flank of the Cordillera Oriental in Colombia, with description of its hemipenial morphology. *Zootaxa* 4729: 207–227.
- Montes-Correa, A. C., M. Arevalo-Páez, E. Rada-Vargas, A. Del Portillo-Mozo, H. D. Granda-Rodríguez & C. Rivero-Blanco. 2017. First record of *Atractus turikensis* (Squamata-Colubridae-Dipsadinae) from the Colombian Perijá highlands. *Herpetological Bulletin* 141: 35–39.
- O’Shaughnessy, A. W. E. 1881. An account of the collection of lizards made by Mr. Buckley in Ecuador, and now in the British Museum, with descriptions of the new species. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1881: 227–245.
- Pedroza-Banda, R., J. J. Ospina-Sarria, T. Angarita-Sierra, M. Anganoy-Criollo & J. D. Lynch. 2014. Estado del conocimiento de la fauna de anfibios y reptiles del departamento de Casanare, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 146: 17–34.
- Pinto-Eraza M. A. & G. F. Medina-Rangel. 2018. First record of *Corallus blombergi* (Rendahl & Vestergren, 1941) (Serpentes, Boidae) from Colombia. *Check List* 14: 183–188.
- QGIS DEVELOPMENT TEAM. 2009. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation. URL <http://qgis.osgeo.org>. Consultada en diciembre de 2017.
- Ribeiro-Júnior, M. A. 2015. Catalogue of distribution of lizards (Reptilia: Squamata) from the Brazilian Amazonia. II. Gekkonidae, Phyllodactylidae, Sphaerodactylidae. *Zootaxa* 3981 (1): 1–55.
- Rivas, G. A. & W. E. Schargel. 2008. Gecko on the rocks: an enigmatic new species of *Gonatodes* (Sphaerodactylidae) from Inselbergs of the Venezuelan Guayana. *Zootaxa* 1925: 39–50.
- Rivas, G. A., G. N. Ugueto, W. E. Schargel, T. R. Barros, P. Velozo & L. E. Sánchez. 2013. A distinctive new species of *Gonatodes* (Squamata: Sphaerodactylidae) from Isla La Blanquilla, Venezuela, with remarks on the distribution of some other Caribbean sphaerodactylid lizards. *South American Journal of Herpetology* 8: 5–18.
- Rivero-Blanco, C. 1968. Un género y dos especies de Tuqueques (Sauria: Sphaerodactylinae) citados por primera vez para

- Venezuela, con notas sobre la distribución de otras especies poco conocidas. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 27: 103–119.
- Rivero-Blanco, C. 1979. *The Neotropical lizard genus Gonatodes Fitzinger* (Sauria: Sphaerodactylinae). College Station: Texas A&M University, 233 pp. [PhD Thesis]
- Rivero-Blanco, C. & C. L. Barrio-Amorós. 2002. Geographic Distribution. *Gonatodes concinnatus ligiae*. *Herpetological Review* 33: 67.
- Rivero-Blanco, C. & W. E. Schargel. 2012. A strikingly polychromatic new species of *Gonatodes* (Squamata: Sphaerodactylidae) from northern Venezuela. *Zootaxa* 3518: 66–78.
- Rivero-Blanco, C. & W. E. Schargel. 2020. A new diurnal gecko in the genus *Gonatodes* (Squamata: Sphaerodactylidae) from Margarita Island, Venezuela. *Zootaxa* 4729: 429–439.
- Sánchez-Pacheco, S. J., J. V. Rueda-Almonacid, J. R., Caicedo-Portilla & J. M. Souza. 2016. First record of *Leposoma caparensis* from Colombia, with confirmation for the presence of *Ptychoglossus myersi* and *P. plicatus* (Squamata: Gymnophthalmidae). *Salamandra* 52: 53–57.
- Schargel, W. E., G. A., Rivas, R. Makowsky, J. C. Señaris, M. A. Natera, T. R. Barros, C. R. Molina, & C. L. Barrio-Amorós. 2010. Phylogenetic systematics of the genus *Gonatodes* (Squamata: Sphaerodactylidae) in the Guayana region, with description of a new species from Venezuela. *Systematics and Biodiversity* 8: 321–339.
- Schargel, W. E., G. A., Rivas, J. A. García-Pérez, C. Rivero-Blanco, P. T. Chippindale & M. K. Fujita. 2017. A new species of *Gonatodes* (Squamata: Sphaerodactylidae) from the western versant of the Cordillera de Merida, Venezuela. *Zootaxa* 4291: 549–562.
- Sturaro, M. J. & T. C. S. Avila-Pires. 2011. Taxonomic revision of the geckos of the *Gonatodes concinnatus* complex (Squamata: Sphaerodactylidae), with description of two new species. *Zootaxa* 2869: 1–36.
- Sturaro, M. J. & T. C. S. Avila-Pires. 2013. Redescription of the gecko *Gonatodes caudiscutatus* (Günther, 1859) (Squamata: Sphaerodactylidae). *South American Journal of Herpetology* 8: 132–145.
- Trujillo-P., A., J. E. Carvajal-Cogollo & J. O. Rangel-Ch. 2014. Reptiles de la Orinoquia colombiana. Pp. 661–686. En: J. O. Rangel-Ch. (ed.). *Colombia Diversidad Biótica XIV: La región de la Orinoquia de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C.
- Uetz, P., P. Freed & J. Hošek. 2020. The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org> (página consultada el 30 de octubre de 2020).
- Vanzolini, P. E. 1968. Lagartos brasileiros da família Gekkonidae (Sauria). *Arquivos de Zoologia* 17: 1–84.

## APÉNDICE MATERIAL EXAMINADO

*Gonatodes concinnatus*. **Putumayo:** Orito, Resguardo Simorna (SINCHI-R 848, 852, 853, 861), Vereda La Esmeralda (SINCHI-R 582); Puerto Asís (ICN 3199), Cocayá, cinco kilómetros al noreste de Puerto Asís (ICN 3203, 3204), cinco kilómetros al noreste de Puerto Asís (ICN 3202, 3205, 3206).

*Gonatodes ligiae*. **Arauca:** Arauquita, caño Limón (ICN 6810-6814), vereda Mata Oscura (ICN 12592, 12594, 12595), al lado del Estero El Lipa (ICN 12593), vereda El Sinai, escuela El Sinai (ICN 12596); Saravena (UIS-R 2353, 2354); Tame, carretera vía nueva a Bogotá (ICN 12109).

*Gonatodes riveroi*. **Boyacá:** Santa María (JJM 135, 165), río Garagoa (MLS 136); Garagoa (MLS 762, 763). **Casanare:** Monterrey, 7 kilómetros al noroccidente de la cabecera municipal (ICN 3196, 3197). **Caquetá:** Florencia (MLS 321, 322, 806). **Cauca:** Piamonte, Puerto Bello (ICN 8252). **Cundina-**

**marca:** Bogotá D. C., barrio Fontibón (ICN 9746); Medina, vereda Choopal, 9 kilómetros al noroccidente de la cabecera municipal (ICN 6350). **Meta:** Acacias (ICN 3187); Cubarral, vereda Aguas Claras, Puerto Angosturas (ICN 7261, 7262); La Macarena, PNN La Macarena, Estación Las Dantas (ICN 6533); Puerto Gaitán, Inspección de Policía El Porvenir, Camatarigua (ICN 3175, 3178, 3179); Restrepo (ICN 6839), Salinas de Upía (ICN 6569); San Juan de Arama (ICN 3182-3185), Estación La Curia (ICN 6541), La Curia, a orillas del río Guejar (ICN 6520, 6523); San Juan de Ariari (ICN 3190, 3191); San Martín, hacienda Los Guaduales (ICN 2313); Villavicencio (ICN 2382, 2383, 2385, 2389, 2403, 2407, 2409, 2410, 2424, 2426, 2428, 2430, 2442, 2445, 2457, 2459, 2461, 2462, 2467, 2469, 2474-2476 2483, 3193), La reforma, finca Orquídeas (ICN 8361, 8362, 8366)

*Gonatodes gr. concinnatus*. **Boyacá:** Santa María, vereda Caño Negro (ICN 10425, 10447), finca Santa Rosita (ICN 10446). **Meta:** Cumaral, vereda Juan Pablo II (ICN 7257).



**Tabla 1.** Algunas medidas y datos merísticos de *Gonatodes concinnatus*, *G. ligiae* y *G. gr. concinnatus* de Colombia

Acrónimo colección	Especie	SVL (mm)	Sexo	Escamas alrededor del medio cuerpo	Escamas ventrales en fila longitudinal	Lamelas cuarto dedo mano	Lamelas cuarto dedo pie
ICN-6810	<i>G. ligiae</i>	38,44	Macho	109	44	16/16	18/18
ICN-6811	<i>G. ligiae</i>	40,7	Macho	111	45	16/17	18/0
ICN-6812	<i>G. ligiae</i>	35,78	Hembra	-	-	17/17	18/18
ICN-6813	<i>G. ligiae</i>	26,86	Macho	-	45	17/17	19/0
ICN-6814	<i>G. ligiae</i>	36,4	Hembra	120	49	16/16	19/19
ICN-12109	<i>G. ligiae</i>	-	-	-	-	-	-
ICN-12592	<i>G. ligiae</i>	34,76	Macho	115	45	17/17	19/19
ICN-12593	<i>G. ligiae</i>	39,36	Macho	109	41	17/18	20/19
ICN-12594	<i>G. ligiae</i>	39,64	Macho	108	39	17/16	18/19
ICN-12595	<i>G. ligiae</i>	35,46	Macho	108	39	17/18	19/20
ICN-12596	<i>G. ligiae</i>	38,16	Macho	126	44	17/17	20/0
UIS-R-2353	<i>G. ligiae</i>	37,98	Hembra	114	44	17/17	18/18
UIS-R-2354	<i>G. ligiae</i>	40,5	Macho	115	37	18/19	22/22
		n=12		n=10	n=11	n=24	n=21
		26.28-40.5		108-126	37-49	16-19	18-22
		X=37		X=113.5	X=42.9	X=17.08	X=19.08
		SD=3.9		SD=6.30	SD=3.81	SD=0.75	SD= 1.2
ICN-3199	<i>G. concinnatus</i>	39,74	Macho	121	-	18/18	21/21
ICN-3202	<i>G. concinnatus</i>	40,8	Hembra	117	44	18/19	23/22
ICN-3203	<i>G. concinnatus</i>	48,42	Macho	111	50	19/19	22/21
ICN-3204	<i>G. concinnatus</i>	37,9	Hembra	123	48	19/19	20/20
ICN-3205	<i>G. concinnatus</i>	47,22	Macho	114	47	21/20	21/23
ICN-3206	<i>G. concinnatus</i>	49,36	Hembra	121	47	19/19	23/23
SINCHI-R-853	<i>G. concinnatus</i>	48,28	Hembra	118	51	19/18	20/21
SINCHI-R-852	<i>G. concinnatus</i>	41,94	Hembra	125	48	19/19	20/20
SINCHI-R-848	<i>G. concinnatus</i>	43,42	Hembra	118	50	18/18	21/21
SINCHI-R-861	<i>G. concinnatus</i>	45,58	Macho	121	49	18/18	19/19
SINCHI-R-582	<i>G. concinnatus</i>	41,48	Macho	118	46	19/19	22/22
		n=11		n=11	n=10	n=22	n=22
		37.9-49.36		111-125	44-51	18-20	19-23
		X=44.01		X=118.81	X=48	X=18.72	X=21.18
		SD=12,21		SD=3,99	SD=2,10	SD=0.75	SD=1.24
ICN-10447	<i>G. grupo concinnatus</i>	47,02	Macho	-	44	19/19	21/21
ICN-10446	<i>G. grupo concinnatus</i>	44,14	Macho	-	42	21/20	23/22
ICN-7257	<i>G. grupo concinnatus</i>	44,5	Macho	114	44	17/18	20/21

## Stings in humans by a parasitoid wasp of the genus *Sclerodermus* (Hymenoptera: Bethylidae) in Venezuela

### Picaduras en humanos por una avispa parasitoide del género *Sclerodermus* (Hymenoptera: Bethylidae) en Venezuela

Charles Brewer-Carías<sup>1</sup>, Karen Brewer<sup>2</sup> & Jorge M. González<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Director de Expediciones, Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales; Miembro Correspondiente, Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, Caracas, Venezuela.

<sup>2</sup>Fundacion Explora, Caracas, Venezuela.

<sup>3</sup>Austin Achieve Public Schools, Austin, Texas; Research Associate, McGuire Center for Lepidoptera and Biodiversity, USA.

Correspondence: J. M. González: [gonzalez.jorge.m@gmail.com](mailto:gonzalez.jorge.m@gmail.com)

Received: 23-10-2020 / Accepted: 01-12-2020 / On line: 26-02-2021

Wasps of the family Bethylidae are very diverse, with over 2,920 described species. They range from small to medium-sized, are frequently dark-colored and commonly known as flat wasps (Azevedo *et al.* 2018, Colombo *et al.* 2020). The females of many bethylids are ant-like in appearance, frequently apterous, but some species are polymorphic and females could be both apterous and macrop-terous (Richards 1939, Evans 1964, 1978, Colombo & Azevedo 2020). Flat wasps parasitize larvae of Lepidop-tera and Coleoptera and few species have been reported to sting humans, causing slight to severe pain and allergic reactions to those who suffered the wasp attack (Oda *et al.* 1981, Harris 1996, Lee *et al.* 2014, Papini 2014, Almeida 2017, Skvarla 2018). Wasps in this family, like many other wasps, have the property of inoculating an anesthetic that paralyzes their host, which is later taken as food for the wasp's offspring (González & Terán 1996, Matthews *et al.* 2009, Lee *et al.* 2014, Almeida 2017).

Among flat wasps, the cosmopolitan genus *Scleroder-mus* Latreille, 1809, contains over 80 species worldwide (Almeida *et al.* 2017, Azevedo *et al.* 2018, Skvarla 2018). They are small wasps measuring 1.5 to 6 mm, and para-sitize several wood-boring beetle larvae in the families Cerambycidae, Buprestidae, Bruchidae, Bostrychidae, Te-nebrionidae, Kalotermitidae, and Curculionidae (Evans 1964, 1978, Azevedo *et al.* 2018, Skvarla 2018).

One of the authors (CBC) has encountered this tiny wasp species several times at his house in Caracas, Ven-ezuela. He was always taken by surprise by the tiny wasp (<3mm) (Figs. 1-2), thin as a thread, that looks like a little ant. This flat wasp species appears to be *Sclerodermus* nr. *domesticus* (Klug, 1809) based on Evans (1964, 1978). These wasps seem to be about 2.3 – 2.5 mm; with head and thorax not entirely light yellow and not uniformly cas-taneous; with mesoscutum slightly wider than long; meso-scutum and mesopleura considerably darker than pronot-um and metapectal-propodeal complex; subangular sides of metapectal-propodeal complex (Figs 1-2).

These wasps can easily move through the clothes with-out difficulty and be able to sting the bearer multiple times, most especially if the victim can hold the insect by pressing it between his/her finger and his/her skin. As a result of its defensive action, the anesthetic toxin inoculated by each sting causes a pain similar to that of a cigarette burn. Then, papules of about 5 to 10 mm in diameter and about 1 mm high appear (Fig. 3), and the stinging sensation and reac-tion remain for a few minutes. The small lumps can take up to five days to disappear. How can such a small wasp sting and be so noticeable to a human? In the case of flat wasps, the typical prey is larger, thus the wasp's sting is efficient and powerful, making it painful to humans who have the misfortune to contact them (Gauld & Bolton 1988).



Figure 1. Apterous female of *Sclerodermus* nr. *domesticus* (Photo: Karen Brewer).

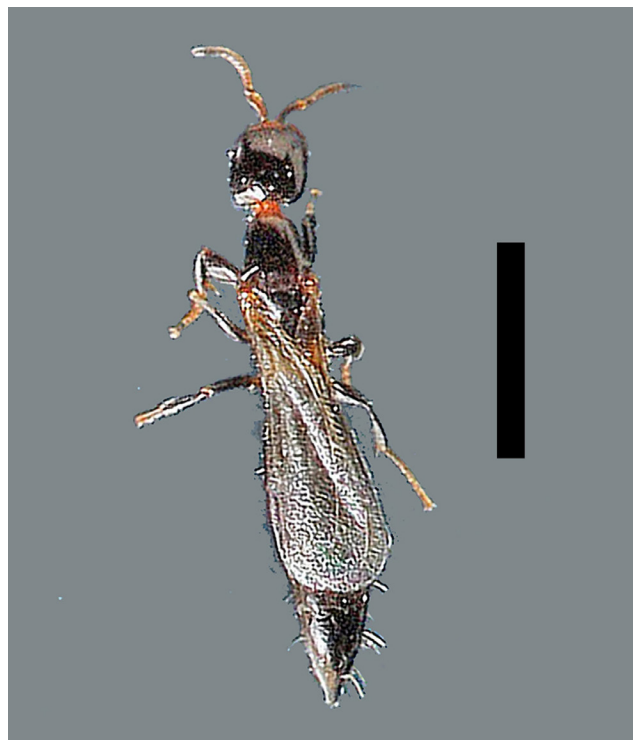


Figure 2. Macropterous male of *Sclerodermus* nr. *domesticus* (Photo: Karen Brewer)..



Figure 3. Leg skin of the first author of this note showing several papules up to 10 mm in diameter after three days of being stung by the flat wasp *Sclerodermus* nr. *domesticus*.

People sharing the same household with the first author have frequently been stung by these tiny wasps. The ceiling structure of this house has been built with Wild Cane or “Caña Amarga” [*Gynerium sagittatum* (Aubl.) P. Beauv.], Poaceae). It seems that small beetles of the family Curculionidae (Scolytinae) that bore the Wild Cane

ceiling could be the hosts of this flat wasp. One day, while driving, (CBC) felt the sting and when trying to capture or stop the culprit, a wasp slit through his trousers and was able to sting him eight times on the thigh. Almost immediately, inflammatory reactions appeared (Fig. 3). Even though the toxins injected by the wasp might have an anesthetic effect on its natural hosts, it certainly produces a stinging sensation. However, the wasp can move quickly and unnoticed and if unaware, it is sometimes difficult to find the origin of such stinging. Similar wasps might have produced this kind of damage and reactions, which we have experimented with while walking through the forest (Brewer Carías 2014).

Even though the wasp has been preliminarily identified as *Sclerodermus* nr. *domesticus*, some typical characteristics of that species could not be observed, but the females seem to be very similar, however, it could be a new species due to some noticeable differences, but to describe it as new, a molecular analysis is needed (W. Colombo, pers. comm.). However, this is the first time, as far as we know, that the genus *Sclerodermus* is mentioned for Venezuela, nonetheless it has been known previously from several other American countries (Evans 1964, 1978). Physicians, dermatologists, medical doctors, and medical entomologists, as well as public health workers, should be aware of the risk of exposure to these tiny flat wasp stings.



## ACKNOWLEDGMENTS

The first author is greatly indebted to his wife Fanny, his son John and his daughter Karen, who had also suffered the sting of *the Sclerodermus* wasp, and were able to design a sophisticated photographic system (using a CANON 5D-Mark II with a Macro Photo Lens MP-E 65 mm 1:2.8, and a CANON Speedlight 580EX II) that allowed them to photograph the fast-moving and elusive creatures. Thanks to Edmundo Guerrero (Universidad Central de Venezuela, Caracas) for providing us with some relevant references. We are also indebted to Wesley D. Colombo (Universidade Federal do Espírito Santo, Brazil) for identifying the species and providing us with his expertise, details and helpful information about the wasp. Many thanks to Dorothy Hauswedell Whittembury for proof-reading an earlier draft of this note.

## REFERENCES

- Almeida, H. L. de, Jr., M. M. de Andrade, T. Scotti & R. Ferreira Krüger. 2017. Domestic infestation by *Sclerodermus* sp. with associated skin manifestation. *Anais Brasileiros de Dermatologia* 93(4): 582–584.
- Azevedo, C. O., I. D. C. C. Alencar, M. S. Ramos, D. N. Barbosa, W. S. Colombo, J. R. Vargas & J. Lim. 2018. Global guide of the flat wasps (Hymenoptera, Bethylinidae). *Zootaxa* 4489(1): 1–294.
- Brewer Carias, C. 2014. *Desnudo en la selva, supervivencia y subsistencia*. Caracas: Imprenta Altholitho, 220 pp. + 500 fotografías.
- Colombo, W. D. & C. O. Azevedo. 2020. Revalidation of the polymorphic genus *Acephalonomia* (Hymenoptera: Bethylinidae) and description of a new species from Micronesia. *European Journal of Entomology* 117: 235–242.
- Colombo, W. D., E. E. Perkovsky & C. O. Azevedo. 2020. Phylogenetic overview of flat wasps (Hymenoptera, Bethylinidae) reveals Elektroepyrinae, a new fossil subfamily. *Palaeoentomology* 003(3): 269–283.
- Evans, H. E. 1964. A synopsis of the American Bethylinidae (Hymenoptera, Aculeata). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 132: 1–222.
- Evans, H. E. 1978. The Bethylinidae of America North of Mexico. *Memoirs of the American Entomological Institute* 27: 1–332.
- González, J. M. & J. B. Terán. 1996. Parasitoides del género *Melittobia* Westwood (Hymenoptera: Eulophidae) en Venezuela. Distribución y hospederos. *Boletín de Entomología Venezolana* N.S. 11(2): 139–147.
- Gauld, I. & B. Bolton. 1988. *The Hymenoptera*. London: British Museum (Natural History) / Oxford University Press, 322 pp.
- Harris, A. C. 1996. The effects on a human of the sting of *Goniozus antipodum* (Hymenoptera: Bethylinidae). *New Zealand Entomologist* 19: 49.
- Latreille, P. A. 1809. *Genera crustaceorum et insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, iconibus, exemplisque plurimis explicata*. Parisiis et Argentorati: Amand König, 4: [2]+ 399 pp., pls. 13–16.
- Lee, I-Y., S. Chang-Seob, S. Seobo, P. Jung-Won & Y. Tai-Soon. 2014. Human sting of *Cephalonomia gallicola* (Hymenoptera: Bethylinidae) in Korea. *Korean Journal of Parasitology* 52(6): 681–684.
- Matthews, R. W., J. M. González, J. R. Matthews & L. D. Deyrup. 2009. Biology of the parasitoid *Melittobia* (Hymenoptera: Eulophidae). *Annual Review of Entomology* 54: 251–266.
- Oda, T., A. Mori, K. Fujita, L. Monkada, T. Tachikawa & S. Tanaka. 1981. A case of the sting of a parasitic wasp, *Sclerodermus* sp. (Hymenoptera: Bethylinidae). *Tropical Medicine (Nagasaki)* 23: 213–216.
- Papini P. A. 2014. A case of stings in humans caused by *Sclerodermus* sp. in Italy. *Journal of Venomous Animals and Toxins Including Tropical Diseases* 20: 11.
- Richards, O. W. 1939. The British Bethylinidae (s. l.) (Hymenoptera). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 89: 299–305.
- Skvarla, M. J. 2018. A review of *Sclerodermus* Latreille, 1809 (Hymenoptera: Bethylinidae) infestations and report of the first case in North America North of Mexico. *Journal of Medical Entomology* 55(3): 752–756.

## Oliver T. Macsotay Izak (1940-2020). Un ensayo autobiográfico<sup>1</sup>

Oliver T. Macsotay Izak (1940-2020).  
An autobiographic essay

Oliver Macsotay

*Urbanización El Trigal, Valencia, estado Carabobo, Venezuela.*

*Oliver T. Macsotay Izak falleció en la ciudad de Valencia, Venezuela, el 19 de junio de 2020, algunos meses después de haber entregado esta reseña a los editores de Anartia. Tenía 80 años.*

*Correspondencia: Gilson Rivas: anolis30@hotmail.com*

Recibido: 12-10-2019 / Aceptado: 26-11-2020 / En línea: 26-02-2021

Oliver T. Macsotay Izak nació en un hospital de Budapest, Hungría, el 13 de abril de 1940. Hijo del señor Sandor Macsotay Kaszap Nagy, técnico cervecero graduado en Munich, y la señora Marta Izsák de Macsotay, ama de casa. En 1944, durante la Segunda Guerra Mundial, un bombardeo americano “en alfomare” [bombardeo de área o de saturación; en inglés *carpet bombing*] destruye totalmente un conjunto de edificios de interés social y Marta y su hijo Oliver, están entre los escasos sobrevivientes. Con el avance de los ejércitos soviéticos sobre Hungría, se suman al río de refugiados de guerra que huyen hacia el oeste, hacia Alemania. El final de la II Guerra Mundial los sorprende al sur de Baviera, donde las autoridades norteamericanas de ocupación los encierran en un campo de refugiados en Künzing, junto con otros 5.000 refugiados húngaros. Aquí, el pequeño Oliver asiste a la escuela elemental húngara que funcionaba dentro del campo. Aprende el idioma húngaro, ciencias naturales y ajedrez. En 1949, la *International Refugee Organization* abre la oportunidad de emigrar: Sandor escogió Venezuela entre los países que buscaban técnicos cerveceros. Un navío norteamericano de transporte de tropas los trae a Puerto Cabello (estado Carabobo), en diciembre de 1949.

En Caracas, Oliver es inscrito en el Colegio Americano donde cursa el bachillerato y aprende español. El idioma inglés lo adquiere en 1956 durante una pasantía en la isla de Barbados. Entusiasta del submarinismo en apnea, saca el curso de sistema autónomo con el instructor de las fuerzas navales, Roberto Uranga. En 1959 se inscribe en la Es-

cuela de Geología (Facultad de Ciencias)<sup>2</sup> de la Universidad Central de Venezuela (UCV), donde conoce y trabaja como ayudante de campo del Dr. Pedro J. Bermúdez (Macsotay 2020); logrando, a su vez, el cargo de preparador de Paleontología durante cuatro semestres consecutivos. Animado a realizar publicaciones con los moluscos fósiles que recolecta en los trabajos de campo, junto a los profesores Frances Charlton de Rivero y Pedro J. Bermúdez, efectúa el estudio de los moluscos fósiles de Araya occidental (estado Sucre), separando estos por primera vez por formaciones y miembros estratigráficos. Posteriormente la colección de Paleontología de Invertebrados es organizada, catalogándose más de 4.500 muestras de moluscos y corales. Ya trasladado a la Facultad de Ingeniería de la UCV, el profesor Clemente González de Juana, logra su expulsión (1967) con el argumento de que “su actitud instiga a otros estudiantes a publicar trabajos e inscribirse en conferencias...” [subrayado del autor]. La realidad es que las transnacionales petroleras, a cambio de su ayuda monetaria anual imponían la orientación de los empleados petroleros y la actividad de investigación les molestaba, más tratándose de estudiantes que se hallaban fuera de su control.

El geólogo marino Dr. Neil J. Maloney, jefe de Geología Marina del Instituto Oceanográfico de la Universidad de Oriente (UDO), Cumaná (estado Sucre), contrata a Oliver para la identificación de moluscos marinos recuperados de miles de dragados de toda la Plataforma Continental venezolana. Así mismo, teniendo la oportunidad de



El Dr. Oliver Macsotay Izak con su perra dálmata llamada Diana, en el estudio de su hogar en la ciudad de Valencia, 2015.

Foto: Helga G. Terzenbach M.

navegar y estudiar la mayoría de las islas venezolanas. En 1971 publica la Zonación con *Turritella* del Neógeno de Venezuela, el primer trabajo de su género en las Américas.

En la UDO, un nuevo jefe del departamento, el geólogo marino Dr. Jack Morelock (1969-1971) adquiere equipos novedosos, y aumenta las actividades exploratorias submarinas y costeras. Para ese entonces Morelock no hablaba español y el único "PhD" criollo, Luis Felipe Caraballo Muzziotti, no habla inglés, de modo que en las reuniones departamentales de planificación y trabajo, el joven Oliver funge de intérprete simultáneo. Se estimulaba la publicación de los resultados y el trabajo asociado. En el Programa de Trabajo del Instituto (1970) los proyectos del Departamento de Oceanografía Geológica suman 44, incluyendo los del micropaleontólogo Jean Marc Sellier de Civrieux. Los estudios se concentraban en el período Cuaternario, tanto en sedimentos submarinos como en afloramientos rocosos de la costa.

Oliver es llamado en 1972, por el Dr. Alirio Bellizzia, para trabajar en la División de Exploraciones Geológicas de la Dirección de Geología del entonces Ministerio de Minas e Hidrocarburos (en Caracas), como paleontólogo asesor itinerante, en todo el norte de Venezuela. Realiza estudios de fósiles cretácicos y cenozoicos, contribuyendo con la datación de innumerables formaciones geológicas. En 1977 Oliver se desempeña como asesor de la Compañía Anónima Minas de Narical (CAMINA), empresa encargada de la explotación de la minas de carbón de Narical (estado Anzoátegui). Ese mismo año es enviado como becario a la Universidad Claude Bernard (Lyon-I, Francia) para una tesis doctoral sobre la Bioestratigrafía del Cretácico Temprano de Venezuela con base en moluscos, investigación que concluye en 1980. De regreso a Venezuela, Oliver continúa con el proyecto Geotérmico Nacional MEM-MARNR-CADAFE, como coordinador general. Entre 1985-1986, imparte cursos de post-grado



para geólogos y geofísicos de las filiales de Petróleos de Venezuela, S. A. (PDVSA), a través de la empresa Geoambiente, S.A. En 1986, retorna al Ministerio de Energía y Minas como Secretario Ejecutivo de la Sub-Comisión del Léxico Estratigráfico de Venezuela (tercera edición), bajo la coordinación del Dr. Bellizzia, donde permanece hasta la disolución de la actividad (1988), cuando acepta el cargo de coordinador general y bioestratígrafo en el proyecto Estudios Geológicos en el Frente de Montañas. Esta propuesta vino del tectonista Dr. Jean François Stephan, y contó con 11 especialistas franceses y 8 venezolanos. Pero la fase de campo solo fue posible gracias al talento y persistencia del geólogo Dr. Víctor Vivas Gómez, utilizando el sistema de campamentos móviles. Este proyecto, financiado por PDVSA, fue el último de los megaproyectos (1988-1993) emprendidos para modernizar la Geología del Frente de Montañas, con el objetivo de buscar gas y petróleo en las cuencas interiores del país.

Posteriormente Oliver fue contratado por la Gerencia de Geología de Corpoven, S. A., una empresa filial de PDVSA, para ayudar a geólogos y geofísicos a comprender el contenido de los seis volúmenes del Informe de Aguasuecos Ing. Estos volúmenes fueron redactados con la Geodinámica y Bioestratigrafía europea, la cual era desconocida aún en Venezuela. Como asesor de cinco proyectos de Exploración Regional, para Oliver esta fue la época más estéril, “científicamente hablando” (1991-1992), de toda su vida profesional.

A partir de 1993, Oliver trabaja como consultor geológico independiente, asociado con el Dr. Vivas Gómez, realizando actividades de exploración geológica de superficie para numerosas empresas transnacionales como British Petroleum, Amoco, Astra, Teikoku, Total y Conoco, entre otras. Estas actividades finalizan en 1998, con el cese de actividades de dichas empresas en Venezuela. En el 2001, Oliver junto al biólogo marino Régulo Campos (recolector de la mayoría de la fauna estudiada) publican el libro “Moluscos representativos de la Plataforma de Margarita, Venezuela”, describiéndose 24 nuevas especies para la ciencia (Macsotay & Campos 2001).

Oliver Macsotay inició sus publicaciones científicas en 1965<sup>3</sup>, aun siendo estudiante de la Escuela de Geología (UCV) y completó 137, para octubre de 2019, en diferentes idiomas que incluyeron inglés, español y francés. Los temas publicados incluyen: paleontología y paleoecología con moluscos béticos del Cretácico y Cenozoico de Venezuela, Trinidad y Francia. Publicó también los primeros estudios de paleoicnología de Venezuela (Macsotay 1967a,b), así como estudios sobre ammonites, braquiópodos, esponjas, corales de la fauna marina, y moluscos continentales. Con el geocronólogo Willard S. Moore, Oliver

publicó las primeras edades radiométricas del Pleistoceno de Venezuela (Macsotay & Moore 1974), y junto a Víctor Vivas, publicó los primeros estudios sobre sedimentación molésica y sus ciclos en Venezuela, así como los dominios tectosedimentarios de la misma (Macsotay *et al.* 1998, Vivas & Macsotay 1989, 1995 a,b).

Oliver fue un refugiado político desde los 4 años de edad. Luego se vio obligado a tomar la nacionalidad venezolana para poder estudiar y trabajar en este país, debido a que el gobierno comunista de la Hungría ocupada por los soviéticos despojó de su nacionalidad a todos los emigrados. De carácter solitario y aventurero, su espíritu amante de la libertad, lo hizo escoger la carrera de geología, en cuyo ejercicio podía permanecer inmerso en la naturaleza sin límite de tiempo. Su mayor placer fue el de buscar y recolectar fósiles, bucear con equipo autónomo y discutir de geología con los escasos amigos de la profesión. Presentó trabajos originales en 23 congresos y conferencias nacionales e internacionales, donde disfrutaba enormemente “destrozar” estudios mal sustentados por su expositor, en especial cuando estos presentaban trabajos ajenos. Aunque detestaba la labor de profesor universitario, ayudó a numerosos estudiantes de pre y postgrado a graduarse, contra la voluntad de otros académicos que se oponían a esto.

## REFERENCIAS

- Macsotay, O. 1967a. Huellas problemáticas y su valor paleoecológico en Venezuela. *GEOS* 16: 7-79 + 18 láms.
- Macsotay, O. 1967b. Estudio de las *Donacidae* vivientes y fósiles y su significado paleoecológico en Venezuela. *Geomias* 5: 33-56 + 2 figs.
- Macsotay, O. 2020. Pedro Joaquín Bermúdez (1905-1979). Notable micropaleontólogo cubano-venezolano. *Anartia, Publicación del Museo de Biología de La Universidad del Zulia* 30: 62-66.
- Macsotay, O. & R. Campos V. 2001. *Moluscos representativos de la Plataforma de Margarita, Venezuela. Descripción de 24 especies nuevas*. Valencia: Editora Rivolta, 280 pp.
- Macsotay, O. & W. S. Moore. 1974. Cronoestratigrafía de algunas terrazas cuaternarias marinas del nororiente de Venezuela. *III Conferencia de las Naciones Unidas sobre los Derechos del Mar* 12: 1-63 + 13 figs.
- Macsotay, O., V. Vivas, M. Wehrmann, J. L. Hartenberger & B. Chachati. 1998. Tectosedimentary molassic cycles along Northern Venezuela and Trinidad. *Transactions of the 3rd. Geological Conference of the Geological Society of Trinidad and Tobago and the 14th. Caribbean Geological Conference* (Port of Spain, July 17- 21, 1995) 2: 584-593 + 4 figs.
- Vivas, V. & O. Macsotay. 1989. Miembro El Pilar de la Formación Quiamare. Ejemplo de Molasa Orogénica Neógena de Venezuela nororiental. *Jornadas, 50° Aniversario de la Escue-*

la de Geología, Minas y Geofísica. *GEOS* 29: 108–125 + 9 fotos, 3 figs.

Vivas, V. & O. Macsotay. 1995a. Formación Tememure: unidad Olistostrómica Eoceno Superior-Oligoceno Inferior en el frente meridional de la Napa Piemontina, Venezuela norcentral. *Boletín de Geología* (Publicación Especial) 11: 85–113 + 11 figs.

Vivas, V. & O. Macsotay. 1995b. Dominios tectono-estratigráficos del Cretácico-Neógeno en Venezuela Nor-oriental. *Boletín de Geología* (Publicación Especial) 11: 124–152 + 5 figs.

#### NOTAS DE LOS EDITORES

<sup>1</sup> El texto original, tres páginas mecanografiadas en hojas tamaño extra oficio, fue entregado por el propio Macsotay a Gilson Rivas a finales de 2019 y estaba fechado 3 de septiembre de ese mismo año. La transcripción, apegada al estilo, lenguaje y sentencias del autor, estuvo a cargo de G. Rivas en el 2020; quien junto a Tomas Macsotay, Hiram Moreno y Jorge D. Carrillo-Briceño incorporan algunos ajustes menores y el subtítulo. Oliver Macsotay estaba casado,

en segundas nupcias, con la Sra. Fulvia Scarpari, su compañera y apoyo a lo largo de 30 años. De su primer matrimonio con la Sra. Irene Bunt tuvo dos hijos, Tomas y Miguel Macsotay, este último fallecido trágicamente en un accidente.

<sup>2</sup> La antigua Escuela de Geología fue incorporada, en 1944, como Departamento de Geología, Minas y Petróleo a la Escuela de Ingeniería, Facultad de Ciencias Matemáticas y Naturales (primeramente Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales) y un año antes del ingreso de Macsotay, es reorganizada como Escuela de Geología, Minas y Metalurgia, integrada por tres departamentos homónimos (Urbani, F. 2007. Del Instituto de Geología (1937) a la Escuela de Geología, Minas y Geofísica. *Aula y Ambiente* 13-14: 15–28.

<sup>3</sup> Una lista de las publicaciones de Oliver Macsotay aparece en Peraza (2020. Oliver Macsotay (1940-2020). Una aproximación a su vida y obra. *Boletín [de la] Academia Nacional de la Ingeniería y el Hábitat* 48:465–495).

## Francisco Javier Bisbal Enrich (28 de enero de 1953 - 13 de julio de 2020)

Francisco Javier Bisbal Enrich  
(28th January 1953 - 13th July 2020)

Javier Sánchez H.

*Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande, Ministerio de Ecosocialismo, El Limón, Estado Aragua, Venezuela.  
Dirección Actual: 6470 Kahuna Rd, Kapaa, Hawaii 96746, USA*

*Correspondencia: chibchanomys@gmail.com*

Recibido: 11-10-2020 / Aceptado: 01-12-2020 / En línea: 26-02-2021

Francisco nació el 28 de enero de 1953 en Navarra, provincia de España. Una España que no se había recuperado de la Segunda Guerra Mundial, año en el que se firmaría el nuevo concordato y la dictadura de Francisco Franco, en pleno apogeo, entraba en su primera etapa nacionalcatólica regulando el patrón normativo de la conducta moral, pública y privada del país. Arribó a Venezuela a finales de la década de 1950, junto con sus padres y hermanos. Ser parte de una familia de emigrantes marca profundamente su personalidad. Debido a que posiblemente nadie emigra por gusto, alguna pieza debe faltar en quienes dejan su patria, influyendo en su camino para lograr metas, satisfacciones o desarrollo personal. Francisco siempre recordaba una niñez llena de dificultades y una juventud llena de rigores, aunque también de satisfacciones, donde toda la familia era un equipo que debía llevar adelante una vida con seguridad, salud y alimentación. Mi percepción es que Francisco tenía una considerable capacidad de adaptación a las circunstancias y mucha confianza en sí mismo; de sus narraciones concluyo que tuvo una vida universitaria rica en experiencias de las que a esa edad se disfrutaban. Entre otras cosas, se involucró como militante o simpatizante de la agrupación política Causa Radical, estuvo en manifestaciones y protestas callejeras de estudiantes, realizó frecuentes excursiones al cerro El Ávila (Caracas), en la Universidad Central de Venezuela fue preparador de la asignatura Biología de Vertebrados, auxiliar del Laboratorio de Ictiología con Antonio Machado Allison, mientras desarrollaba su tesis de grado en biología bajo la tutela de

Juhani Ojasti y además, tenía una novia, Marisol Evelyn Cabrera. Una vida que muestra las satisfacciones que da el escoger la compañía de los mejores (no necesariamente Causa Radical).

Desde enero de 1980 trabajó para el Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables (MARNR), en el Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande (EBRG, en la cumbre de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier). Sin embargo, nunca coincidimos en esa época porque él trabajaba de día y yo, siendo aún estudiante, subía a Rancho Grande una o dos veces por semana durante la noche, con el fin de coleccionar insectos para el Museo del Instituto de Zoología Agrícola (MIZA) de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela. A partir de marzo de 1982 (y hasta diciembre de 1987) quien esto escribe trabajaba en el MARNR, en lo que se conocía como la Zona 10, Territorio Federal Amazonas (ahora estado Amazonas); ya conocía a Francisco y en esa época la EBRG dependía del llamado Servicio Nacional de Fauna Silvestre del mismo ministerio. Como parte del "Proyecto Inventario de Fauna Silvestre del Territorio Federal Amazonas" yo debía recolectar vertebrados en Amazonas y depositar las muestras preservadas en la EBRG, pero aun teniendo un muy valioso equipo de campo para movilizarme y establecer campamento, el equipo de captura era deficiente (no teníamos escopetas, redes de neblina o equipos de disección). Las trampas para pequeños mamíferos eran unas 30, de golpe o guillotina, compradas en el Automercado La Criolla por cinco Bolívares



cada una. El jefe del Servicio Nacional de Fauna Silvestre me facilitó una escopeta “morocha” calibre 12, a la que no le servía el cañón derecho y se le disparaba el izquierdo, una pesa de resorte marca Ohaus (creo que de dos kilogramos de capacidad, a la que le tuve que fabricar un sistema de palancas para poder estimar el peso de animales muy pequeños), heredé una pinza oxidada del Médico Veterinario Julio Cerda (quien llevaba el proyecto antes que yo) y compré una tijerita marca Schick para cortar los pelos de la nariz en la única farmacia que existía en Puerto Ayacucho.

Mi gran fortuna fue que durante la primera expedición que logré organizar en Amazonas, contraté a Agustín Luna, el mejor cazador que yo haya conocido en este territorio, entrenado por Julio Cerda, quien recolectó dos ejemplares de *Isothrix orinoci* (Rodentia: Echimyidae); los dos primeros para ser depositados en la EBRG. Cuando Francisco los vio, se contentó tanto que inmediatamente me dio pinzas, tijeras, una escopeta segura y creo recordar también una red de neblina. Desde ese momento y hasta ahora, algo que siempre pude apreciar, fue que las acciones de Francisco generalmente involucraban ayudar a otros. ¡Ah!, pero no a quienes pretendían engañar al Ministerio o dañar por negligencia el patrimonio bajo su responsabilidad, o aquéllos dedicados a “ganar indulgencias con escapulario ajeno”, o quienes tienen esa virtud de destruir lo logrado con tanto esfuerzo.

Según recuerdo, en 1984 el Museo de la EBRG debió ser mudado a unas instalaciones construidas con ese propósito, en terrenos de la Estación de Piscicultura de El Limón; en 1983 según Francisco. Así, habiendo ocurrido el conocido fenómeno venezolano de “lo chucuto” o hacer las cosas a medias, se mudaron las colecciones al único edificio construido, de los tres planificados para ese propósito (nunca se construyeron los otros dos, los baños iban en uno de ellos). Francisco Bisbal y José Ochoa coordinaron esa labor – no los envidio. Pero al menos en la Estación de Piscicultura había electricidad y teléfono. Aun así, era una locura tener solamente dos aparatos de aire acondicionado de ventana para las oficinas, en un edificio de una planta, de casi 1000 m<sup>2</sup> de construcción, techo de asbesto, a unos 530 m sobre el nivel del mar y en donde se almacenaban todas las colecciones sin equipos de refrigeración para regular temperatura.

Qué diversión; se fueron añadiendo unidades de ventana, resolviendo problemas y sobrecargando todos los circuitos. Con el pasar de los años se recableó todo el recinto, añadiendo más circuitos y otro tablero de electricidad y entonces todo iba bien.

En 1987 ya Francisco había terminado su maestría en la Universidad de Florida en Gainesville (EEUU), y yo pasé de la Zona 10 a la EBRG. Ahí empezó la diversión de ver a



**Figura 1.** Francisco Bisbal en la colección de ornitología del Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande (EBRG), 22 de mayo de 2007.

Francisco en acción, en el campo y en la oficina. Aun cuando en esa época todavía contábamos con la herencia material de la EBRG, producto de las previsiones del Licenciado Gonzalo Medina Padilla y el equipamiento generoso de la “Venezuela Saudita”, Francisco siempre estaba detrás de algo; porque las cosas se deterioran, se rompen, se gastan. Con el pasar de los años, se fabricaron losas de cemento (que bauticé “las Bisbaldosas”; después de la primera incomodidad, Francisco ya no se molestaba por eso) para hacer caminerías. Se sacaron todas las tuberías que llevaban agua a antiguas jaulas de lapas y picures para extender el riego de las áreas verdes, se hicieron techos y mesones con fregaderos para taxidermia, los tan necesarios baños, garajes para los vehículos, remodelación de salones para la Colección Didáctica, infinitos cambios. Si hubo alguien inquieto, fue Francisco.

Volviendo a 1987, ocurrió el desbordamiento fluvial que quedó registrado para la historia como la “Tragedia de El Limón”. El primer sitio donde el río salió de su cauce fue

unos 500 o 600 m aguas arriba del edificio de la EBRG y afectó todas las instalaciones en la Estación de Piscicultura ya conocida como Estación de Fauna El Limón. ¡Y como trabajamos para asegurar la integridad de las colecciones! El primer día, cuando no se podía pasar de la Alcabala El Limón de la Guardia Nacional, ya Francisco había pasado y llegado al Museo. Luego, todos los que trabajábamos en el Museo y la Estación formamos el mejor equipo de rescate de las instalaciones porque Francisco sacaba de debajo de la manga todos los “juguetes” que Gonzalo Medina había juntado desde 1957 (Bisbal *et al.* 1990). No sólo eso, sino que el deslave arrasó toda la vegetación de porte bajo y vinieron todas las malezas impensables desde partes intervenidas más altas en la cuenca del río El Limón. Así, el Pasto Elefante o Taiwán (*Pennisetum purpureum*: Poaceae) se apoderó de todo el terreno circundante, creció como en terreno recién labrado y en la estación seca los incendios de vegetación siempre amenazaron al Museo. Solución tipo Francisco: como siempre los obreros de La Estación hicieron conuco y llevaban frutas, hortalizas, granos y raíces para sus casas, se fue trabajando en espiral, por

sectores vecinos al edificio del Museo y otras edificaciones, se despejaba el pasto y se sembraba conuco – ¡ahí si lo mantenían limpio! Poco a poco se le ganó terreno al deslave y con la pericia de los hermanos José Elías y José Daniel Pérez Bora se fue reforestando toda el área circundante y hasta más. Hasta que quemando unos troncos se descubrió debajo de ellos un esqueleto humano, suponemos que de la tragedia de El Limón. Francisco tuvo que lidiar con la Policía Científica y los obreros no quisieron despejar más vegetación invasiva.

Reconstruir la colección didáctica, la biblioteca (dos veces, porque cuando el museo pasó al Servicio Autónomo PROFAUNA, se llevaron la primera para Caracas, y Francisco, el inquieto, formó otra), cocina, dormitorios y oficinas varias. Fue extraordinario. Durante esa crisis post-deslave incluso tuvimos oficinas temporales en las instalaciones del Instituto Nacional de Investigaciones Agronómicas en El Limón y hasta una parcela asignada por esa misma institución para construir oficinas y otro edificio para el museo (las autoridades del ministerio dejaron perder esa oportunidad). Además, quienes trabajábamos di-



**Figura 2.** Tomando un descanso con dos compañeros de trabajo después de una caminata en una de sus últimas salidas de campo. Francisco siempre tuvo el deseo de inventariar la fauna de vertebrados del archipiélago Los Testigos y lo logró! De izquierda a derecha: Ramón Rivero, Edward Camargo y Francisco Bisbal en Isla Iguana, Archipiélago de Los Testigos (4 de mayo de 2014). Foto: cortesía de Edward Camargo.



rectamente con el museo nos quedamos para terminar de limpiar, salvar y reactivar la EBRG.

Pero la improvisación y otros imprevistos cobran sus deudas; a principios de la década de 1990 se estableció un tendido eléctrico de alta tensión para llevar energía a la Estación Biológica de Rancho Grande en la cumbre homónima y se conectó al tendido de la Estación de Fauna. Ya avanzada esa década los transformadores de corriente eléctrica para El Museo estaban como se dice “pidiendo cacao” (requiriendo cambio); el número de equipos de aire acondicionado de ventana había llegado a 22, y las líneas de transmisión de alta tensión recibían (y reciben) los rayos que “caen” en el Parque Nacional Henri Pittier. Explotó un transformador y en seguida otro. De nuevo vimos a Francisco moviendo a todos los burócratas de Caracas. Siempre me llamó la atención como respetaban a Francisco en el Nivel Central del Ministerio. Se pudieron adquirir tres transformadores de mayor capacidad para la EBRG y otros tres para sustituir aquellos de 1958 que daban electricidad al resto de las instalaciones; se mejoró el aterramiento de todos los bancos de transformadores y se conectaron los circuitos de todas las edificaciones con cables conductores adecuados, al igual que se mejoró su aterramiento.

Hubo otras épocas de gran importancia a lo largo de esas décadas. Francisco siempre estaba pendiente de la situación de otros museos o colecciones. Muestra de ello son publicaciones como Bisbal & Sánchez (1997), Bisbal (2000), Sánchez & Bisbal (2001, 2003, 2004) y Lew *et al.* (2014); algunos museos o colecciones de universidades fueron entrando en crisis (económica, institucional o ambas), situación que se hizo patente durante la preparación de esas publicaciones y la constante relación con los otros museos. Francisco ofreció al Museo de Biología de la Universidad Simón Bolívar (MCNUSB) alojar en custodia en la EBRG su colección de mamíferos en crisis, y si mal no recuerdo, una colección de aves (puedo estar equivocado respecto a las aves, pero igual no hubo acogida al ofrecimiento). Al director del Museo de Ciencias Naturales de Caracas (MCNC) le ofreció ocuparse un día a la semana del mantenimiento de las colecciones, poniendo Francisco el trabajo y la EBRG alcohol y naftalina (no hubo acogida al ofrecimiento). Al director del Museo del Instituto de Zoología Agrícola Francisco Fernández Yépez (MIZA) de la Universidad Central de Venezuela le ofreció alojar en custodia las colecciones de vertebrados, moluscos y crustáceos en la EBRG (varias veces durante cinco años, no hubo acogida al ofrecimiento). Las colecciones de vertebrados del MIZA terminaron en la EBRG cuando el espacio físico donde estaban alojadas hizo falta para otro uso. Desafortunadamente, fue demasiado tarde esta respuesta, y buena parte de esa colección presentaba un grave deterioro, el cual



**Figura 3.** Francisco Bisbal con Adrián Naveda, uno de sus pupilos, en la oficina de la colección de herpetología del Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande (EBRG), 6 de enero de 2015. Foto: Gilson A. Rivas.

estimo en una pérdida total del 40% de sus muestras. Estos fueron recuados y recatalogados con números EBRG; los moluscos y crustáceos del MIZA se donaron al Museo de Historia Natural La Salle (MHNLS). Igualmente, después de varios años de ofrecimientos, la Colección Herpetológica Regional del Centro de Investigaciones en Ecología y Zonas Áridas (CIEZAH) de la Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda (UNEFM) y varias muestras misceláneas de pequeños mamíferos alojadas en esa institución fueron a dar a la EBRG cuando ya no había doliente, o mejor dicho, cuando la única doliente no pudo más con su mantenimiento. Igualmente fueron recatalogadas con números EBRG. Por último (?), después de la muerte del profesor Manuel Ángel González-Sponga, en 2009, igualmente le propuso a su viuda alojar sus colecciones privadas de vertebrados en EBRG, y en conjunto con el MIZA, las de invertebrados (Colección Manuel González-Sponga, MAGS), creo que la desconfianza no permitió





**Figura 4.** Francisco Bisbal y Javier Sánchez en el Parque La Llovizna, Estado Bolívar, durante la asistencia al VII Congreso Venezolano de Ecología (Noviembre 2007). Foto: Mariana Sulbarán.

tal acción y entiendo que al menos los invertebrados están alojados en el MIZA. Algo se habló de alojar sus vertebrados en el MHNLS, espero así haya sido.

Todas estas acciones iban siempre acompañadas de lo conversador que era Francisco. Yo siempre he sido lento y necesito tranquilidad para concentrarme en lo que estoy haciendo, sobre todo cuando recuraba la colección de mamíferos. Sin embargo, él siempre llegaba con ganas de conversar, con algún tema interesante o algo relativo al museo que involucraba intercambio de ideas para tomar decisiones. ¡Cómo me desesperaba! Siempre perdía el hilo de lo que estaba haciendo, pero no podía evitar prestarle atención. Eso era así tanto en el campo, como en el museo.

¡En el campo! Con Francisco se trabajaba bien en el campo, aunque poco lograba acompañarnos porque la “conserjería” de la EBRG lo mantenía atado. Aun siendo “el jefe”, se trabajaba hasta más relajado que cuando él no iba. Siempre se producían anécdotas divertidas; como por ejemplo que en zonas áridas se bañara con agua helada que sacaba del deshielo de la cava con la comida (cosa que de cierto hizo al menos durante una expedición al Cerro Santa Ana) o se immortalizaban historias divertidas a medida

que su oído se fue deteriorando y cuando caminaba iba espantando todo bicho en los alrededores. En una salida a la isla de Cubagua le pusieron el apodo “Tito Puente”, porque se levantaba temprano y para preparar café producía un alboroto con todos los peroles de la cocina, cosa que él no escuchaba como un alboroto. “Tito Puente” volvió a tocar en la penúltima salida de campo que hicimos juntos, en la Fila de Montecano (Estado Falcón), todos los días a las 5:00 am.

El guardador de peroles. La colección de objetos que documentan físicamente la historia de la EBRG está parcialmente a la vista en las instalaciones del museo, pero la mayoría no lo está. Como por ejemplo, las grabaciones de cantos de aves o las películas y diapositivas de Paul Schwartz, o los libros de visitantes desde los inicios de actividades de la Estación Biológica de Rancho Grande como museo en los años 1950. Un día, ya durante la primera década del siglo 21, se presentó un funcionario de la embajada de Bélgica, con la historia de que un rey de ese país había visitado y se alojó en la Estación Biológica de Rancho Grande y se quería documentar tal hecho. Pues Francisco buscó los libros de visitantes y sí, después de algo

de esfuerzo el funcionario descubrió que el rey había estado en Rancho Grande. Debe haber sido Leopoldo III (rey desde 1934 hasta julio 1951, cuando tuvo que abdicar a favor de su hijo Balduino), quien, junto a su esposa Lillian estuvo ahí durante la dirección del fundador de la Estación y Museo, Ernst Schäfer, firmando como “Rey de Bélgica”, no recuerdo que nombre dio el funcionario belga.

Y a pesar de todo el tiempo que Francisco le dedicó a la conserjería de la EBRG, le dio tiempo para: ser tutor o jurado de 31 trabajos o proyectos de trabajo de grado en pre o posgrado, llevar 28 presentaciones a congresos entre 1979 y 2009, ser autor o coautor de siete libros o capítulos de libros entre 1989 y 2014, ser autor o coautor de 31 artículos científicos arbitrados y siete no arbitrados en revistas entre 1980 y 2018, ser autor o coautor de 19 Informes Técnicos del Ministerio entre 1982 y 2016, participar en 38 seminarios, charlas, simposios o talleres entre 1981 y 2010, ser árbitro evaluador para nueve revistas científicas nacionales o extranjeras, mantener acreditación del Programa de Promoción al Investigador (PPI) o Programa de Estímulo a Innovadores e Investigadores (PEII) del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICIT) o del Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (FONACIT) respectivamente entre 1990 y 2011, así como dedicarle tiempo responsablemente durante toda su vida a su familia, su esposa e hijos.

Entonces, conociendo a Francisco desde 1982, que no es una nimiedad, además de trabajar ambos codo a codo por la EBRG hasta que nos jubilaron (y hasta mucho después), mientras escribo esta, me doy cuenta del cariño y aprecio que le tenía. Es con mucho dolor que recibo el honor de escribir esta nota acerca de Francisco Javier Bisbal Enrich, esperando tener la satisfacción de que lo recordemos como la persona original, seria pero divertida, responsable pero flexible, con su disposición a crear, reparar, mantener y hacer prosperar todo en su entorno. Este escrito no

puede reflejar todo lo divertido, así como toda la obra y pasión de Francisco por el Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande; quien últimamente interrumpía sus correos electrónicos cuando nos escribíamos porque se le salían “las lágrimas escribiendo sobre la condición actual de EBRG y el país que le había dado todo”. Paz a su alma.

## REFERENCIAS

- Bisbal, F. 2000. Cincuenta años del Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande. Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica* 20: 49–58.
- Bisbal E., F. J., J. Sánchez, A. Ospino, J. E. Pérez, R. Rivero, S. Bermúdez, I. Arriaga & J. D. Pérez. 1990. *Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande*. PROFAUNA-MARNR. Caracas: Gráficas León, S. R. L., 48 pp.
- Bisbal E., F. & J. Sánchez H. 1997. Directorio de museos y colecciones de vertebrados de Venezuela. Pp. 247–276. *En: La Marca, E. (ed.). Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela*. Vol. I. Mérida: Museo de Ciencia y Tecnología de Mérida.
- Lew, D., R. Pérez-Hernández, J. H. Sánchez, P. J. Soriano, M. Aguilera & F. Bisbal. 2014. Recuento histórico de la mastozoología en Venezuela. Pp. 405–430. *En: Ortega, J., J. L. Martínez & D. G. Tirira (eds.). Historia de la mastozoología en Latinoamérica, las Guayanas y el Caribe*. Quito y México D. F.: Editorial Murciélago Blanco y Asociación Ecuatoriana de Mastozoología.
- Sánchez, J. & F. Bisbal. 2001. *Museos y colecciones zoológicas de Venezuela: Situación y perspectivas de los inventarios de diversidad zoológica*. Caracas: Serie Informes Técnicos MARN, DGF/IT/394, 40 pp.
- Sánchez H., J. & F. J. Bisbal E. 2003. Museos y colecciones zoológicas. Pp. 958–980. *En: Aguilera, M., A. Azócar & E. González J. (eds.). Biodiversidad en Venezuela*. Caracas: Fundación Polar / FONACIT.
- Sánchez H., J. & F. J. Bisbal E. 2004. Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 158: 5–28.

## 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, 150 pp. [Thesis].
- 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.



## Contenido

- 5 Editorial
- ARTÍCULOS**
- 7 Taxonomic notes on *Euptychia modesta* Butler, 1867, *Neonympha alcinoe* C. Felder & R. Felder, 1867 and *Euptychia pamela* Hayward, 1957 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae), with descriptions of three new genera, five new species and two new subspecies from Central and South America  
Mohamed Benmesbah, Ángel L. Viloría & Jérôme Muriene
- 63 Birds at a feeder in an urban garden in Venezuela: abundances, interactions and fruit preferences  
Andrés E. Seijas & Sara F. Seijas-Falkenhagen
- 78 Diversidad de especies y estructura del ensamblaje de mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea) en un paisaje de bosque nublado periurbano en la Cordillera de la Costa, Venezuela  
Indiana Cristóbal Ríos-Málaver, Camilo Andrés Olarte-Quiñonez & Ángel L. Viloría
- 102 Caracterización de la comunidad de murciélagos del Jardín Botánico de Maracaibo, estado Zulia, Venezuela  
Yeyslin N. Tapias, Belkis A. Rivas & Tito R. Barros
- SELECCIÓN DEL EDITOR**
- 114 Elementos botánicos de la dieta del Oso Andino *Tremarctos ornatus* (Carnivora: Ursidae) en el Parque Nacional El Tamá, estado Táchira, Venezuela  
Francisco Delascio-Chitty & Edgard Yerena
- RESEÑA HISTÓRICA**
- 121 Baldur Terzenbach (1933-2015), naturalista y taxidermista del Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande  
Gilson A. Rivas, Jorge M. González & Rafael Hoogsteijn
- NOTAS**
- 126 Apuntes sobre los geos relacionados a *Gonatodes concinnatus* (O'Shaughnessy, 1881) en Colombia  
José Rancés Caicedo-Portilla & Henry Alberto Suárez-Badillo
- 135 Stings in humans by a parasitoid wasp of the genus *Sclerodermus* (Hymenoptera: Bethyridae) in Venezuela  
Charles Brewer-Carías, Karen Brewer & Jorge M. González
- OBITUARIOS**