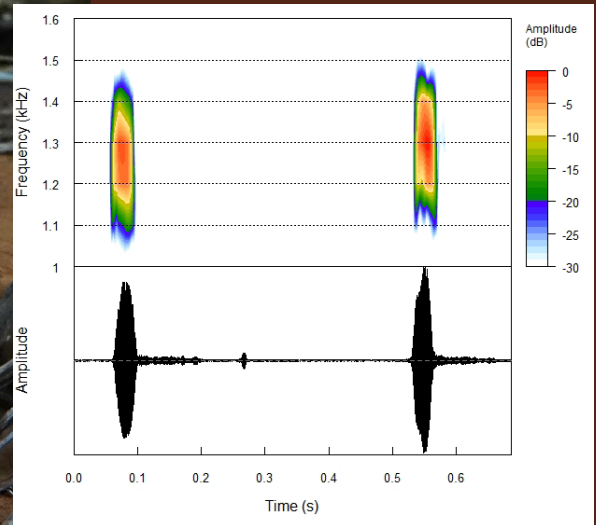


ISSN 1315-642X

ANARTIA

Publicación del Museo de Biología de la Universidad del Zulia



Craugastor megacephalus.

Foto: César Barrio-Amorós/Doc Frog Photography/CRWild



Facultad Experimental de Ciencias
Universidad del Zulia

Junio
2021

32

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Unpublished articles written in Spanish or English will be considered for publication.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

Miguel A. Campos Torres
Universidad del Zulia, Venezuela

Jorge Carrillo Briceño
Universität Zürich, Suiza

Ángel Fernández
Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Venezuela

Robert C. Jadin
University of Wisconsin, EEUU

Michael Jowers
Universidade do Porto, Portugal

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

Aurélien Miralles
Muséum National d'Histoire Naturelle, Francia

Hiram Moreno
Museo de Ciencias Naturales, Fundación Museos Nacionales, Venezuela

Jorge Luiz Silva Nunes
Universidade Federal do Maranhão, Brasil

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

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



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:

Imagen de un macho de *Craugastor megacephalus*
(Anura: Craugastoridae), procedente de un bosque húmedo del Caribe
de Costa Rica. Pese a ser una especie relativamente abundante, hasta
ahora no se había grabado su canto. Carecen de los órganos que en otras
especies cumplen con las funciones de vocalización, como las hendiduras
y el saco vocal. No obstante también se comunican entre ellas por medios
acústicos. El anuncio de *C. megacephalus* consiste en una serie de cantos
compuestos por una única nota corta, emitida a intervalos irregulares, en
promedio de ocho llamados por minuto.

Foto: César L. Barrio-Amorós.

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
Apoyo a las revistas venezolanas y septiembre de pérdidas
- REVISIÓN**
- 7 La mota blanca del guayabo, *Capulinia linarosae* Kondo & Gullan, 2016 (Hemiptera: Coccoidea: Eriococcidae). Su posible origen e incidencia en los problemas fitosanitarios de ese frutal
Francis Geraud-Pouey & Gustavo Romay
- ARTÍCULOS**
- 26 “The *Hermeuptychia* Papers”
Ángel L. Viloría
- 53 Non-invasive imaging reveals new cranial element of the basal ornithischian dinosaur *Laquintasaura venezuelae*, Early Jurassic of Venezuela
Carlos Manuel Herrera-Castillo, Jorge D. Carrillo-Briceno & Marcelo R. Sánchez-Villagra
- NOTAS**
- 61 On a second invasive frog (Anura: Leptodactylidae) from San Andrés, Colombian Caribbean islands
María Victoria Cubillos-Abrahams & Andrés Camilo Montes-Correa
- 67 Description of two previously unknown anuran vocalizations from the Caribbean rainforests of Costa Rica
Stanley Salazar, Andrés Camilo Montes-Correa & César L. Barrio-Amorós
- RECENSIONES**
- 71 *Pontier, Jean-Pierre*: Freshwater molluscs of Venezuela and their medical and veterinary importance
Ángel L. Viloría
- 75 *Mikolji, Ivan*: Fishes of the Orinoco in the Wild
Ángel L. Viloría

78 *Rubio Espina, Edmundo & Magally Quirós de González*: Introducción al estudio de los insectos del trópico americano

Ángel L. Viloría

81 *Trebbau, Pedro & Peter C. H. Pritchard*: Venezuela and its turtles

Ángel L. Viloría

OBITUARIOS

84 Ernesto O. Boede W. (1952-2019): Pionero en la medicina veterinaria de fauna silvestre en Venezuela

Almira Hoogesteijn, Rafael Hoogesteijn & Nancy Sánchez de Boede

94 Reminiscences of Brian G. Gardiner (1932–2021)

Ángel L. Viloría

Editorial

Apoyo a las revistas venezolanas y septiembre de pérdidas

La publicación de trabajos académicos en Ciencias Naturales es de una dinámica exigente y demanda alguna rigurosidad adicional. Muchas revistas de esta área a través de los años han actualizado desde su diseño estético, formato, hasta el tipo de artículos que acogen, algunos por especificidad de temas, áreas geográficas de interés, entre otros. A su vez, los repositorios o índices académicos se han diversificado, en un ajuste al aumentar los diferentes factores de impacto que constantemente las califican y ponderan de manera jerárquica. Las revistas científicas son uno de los parámetros que tienen los países para ser evaluados con relación al desarrollo de nuevos conocimientos. Si bien los temas tratados, en su mayoría eran del país de origen de la revista, la globalización cada vez mayor en la sociedad del conocimiento ha hecho que las revistas sean ahora de un ámbito mucho más amplio e internacional, incluyendo grupos de investigadores de diferentes centros y universidades alrededor del mundo. No obstante, algunas revistas, sin importar su país de origen, han ido desapareciendo. Algunas después de años de permanencia y otras incluso abruptamente, bien sea por falta de artículos, de apoyo o por la misma recirculación o “endogamia” que existe entre los investigadores que publican en ellas. Varias revistas de nuestro país se fueron sin dejar rastros, algunas tan importantes como *Acta Científica Venezolana*, por muchos años la revista venezolana mejor posicionada internacionalmente y con un fuerte apoyo por parte de algunos de sus miembros (Schubert 1987, 1989), otras aún continúan con mucho esfuerzo y de manera interrumpida como *Acta Biológica Venezuelica*, el *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* (a pesar de la destrucción que ha sufrido la Universidad de Oriente) y la *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, por mencionar solo algunas de las más afines a la revista *Anartia*.

Es frecuente la letanía sobre la necesidad de apoyar a las revistas venezolanas, por parte de investigadores coterráneos, pero este anhelo se enfrenta a la carencia de estructuras de apoyo o de entes financieros seguros a mediano y largo plazo y a las directrices de la nación en tiempos críticos como los actuales. Esto empuja a muchos investigadores a

lograr alianzas globales y a publicar sus hallazgos en revistas bien ponderadas o “rankeadas” de corte internacional, pero y ¿qué sucede con los estudios y hallazgos novedosos de interés nacional? En el caso de *Anartia* hemos estado atentos a estos hallazgos relevantes en nuestra geografía y hemos tenido apoyo de venezolanos, tanto en el extranjero como dentro del país y en menor medida de otras nacionalidades, aunque este número va en crecimiento. Una de las dificultades por la que atravesamos es que cerca del 80% de los trabajos recibidos incumplen con el mínimo de calidad académica aprobado para su publicación. Por lo tanto, no se puede clamar apoyo a las revistas nacionales y someter a evaluación trabajos deficientes sin cumplir la rigurosidad científica y de escritura pertinentes. *Anartia* ha optado por un sistema abierto de publicación, esta amplitud de su trayectoria ha sido ya relatada en anteriores editoriales. Nuestra revista va en búsqueda de la excelencia, aunque de manera reservada y a veces ralentizada por las abrumadoras circunstancias; vamos lento, pero cada paso es cuidadosamente revisado. Actualmente la revista cuenta con pocos benefactores, pero mantiene un grupo de editores externos e investigadores de gran trayectoria y de otros autores de renombre que ven en *Anartia* un medio interesante, sin mucha burocracia, para publicar sus hallazgos. Llevar a feliz término una revista científica no es una tarea sencilla, implica la coordinación de un sistema de engranajes donde autores, logística editorial, revisores, casa editorial, entes externos (p. e., zoobank.org, en nuestro caso) funcionen de manera sinérgica y dentro de lapsos temporales adecuados. Una vez logrado esto, la maquinaria va creciendo y funciona de manera natural, entre otros el aumento de nivel y la confianza entre los investigadores. Cuando se retomó la revista en 2008, luego de tres años sin publicarse, el profesor Daniel Núñez, editor en ese entonces de *Divulgaciones Matemáticas* (publicación de la FEC-LUZ), nos dijo “*si quieren subirle el nivel a una revista, sólo publica el lomito* [refiriéndose en términos metafóricos al corte de carne vacuna más apreciado por su textura y sabor, en este caso a trabajos con potencial de alto impacto], *así eso represente solo el 20% de los trabajos*

que reciban”. El problema era que muchas veces ese 20% no era ni siquiera publicable.

Desafortunadamente hemos recibido manuscritos que no alcanzan a cumplir con los estándares de calidad esperados, que obvian las simples instrucciones a los autores establecidas por nuestro comité editorial, generando trabajo adicional, para ser eventualmente regresados a sus autores con la decisión de no publicarlos. Nos preguntamos si la masificación del apetito por publicar no habrá corrompido la disciplina necesaria para comunicar los descubrimientos científicos. Encarecemos que cuando se considere un manuscrito para publicación en *Anartia*, se verifique que realmente se trata de un aporte valioso y además, que se sigan las normas de los autores para aumentar la probabilidad de admisión de la investigación.

En otra perspectiva y sin querer escandalizar, dos hechos trascendentales llamaron la atención de los autores de esta corta reseña editorial durante el mes de septiembre de 2021, luego de que el Coronavirus perdiera impacto mediático de manera notoria, aunque sigue con su vertiginoso contagio, casi inmutable y en medio de un proceso de vacunación en avance progresivo. El primer acto se presentó en nuestro lago de Coquivacoa, en las costas de los manglares de Capitán Chico, uno de los dos reservorios boscosos del municipio Maracaibo, una inmensa tortuga marina (con más de un metro de caparazón y 130 kilogramos de peso) de la especie *Caretta caretta* o “Caguama”, apareció varada y moribunda. El quelonio fue rescatado y llevado a un sitio para su atención; su estado era crítico, el cuerpo hinchado, ojos inflamados y su caparazón exageradamente parasitado y colonizado por cientos de epibiontes, principalmente balanos (Karaa *et al.* 2012), que mostraban un signo claro de su poca movilidad por un largo periodo. Un grupo de especialistas y amigos se esmeraron por curarla y recuperarla, pero murió a las dos semanas. La necropsia practicada revelaría el sufrimiento de este reptil cuya especie está en peligro de extinción de acuerdo a los criterios de la autoridad ambiental venezolana. En casi todo su intestino, con una expansión final mayor a siete centímetros de diámetro y en un trayecto de medio metro, casi tres kilogramos de bolsas plásticas apretujadas impedían la evacuación de sus heces. Nuestra basura arrojada al lago no la alimentó, la mató. Este animal, longevo por

naturaleza, una hembra adulta, vino a morir por nuestra culpa, carecemos de conciencia de hábitat y también de un adecuado manejo de los desechos sólidos. Este hecho lamentable debe ser el detonante para que llevemos la implementación de una política radical de reducción del uso del plástico en sus diferentes presentaciones. El plástico como ingesta peligrosa ha sido detectada y documentada para las siete especies de tortugas marinas y en cinco de las 352 especies de tortugas no marinas, es un problema que sigue en ascenso (Clause *et al.* 2021).

El segundo acto desalentador ocurrió finalizando el mes de septiembre en las instalaciones del Departamento de Biología de nuestra facultad, un robo múltiple, el más grande de los últimos tres años de abandono, en una infraestructura sin electricidad y sin vigilancia, que ha venido siendo violentada con frecuencia. A pesar de todo, allí aún se resguarda y mantiene un importante legado en ciencias e historia natural. Apenas permanecen intactos ejemplares invaluable como el fósil del primer dinosaurio hallado en Venezuela, el esqueleto de la jirafa del General J. V. Gómez y el manatí varado en las cercanías del hotel del Lago, suspendido, con sus óseas costillas al aire, inmóvil en su sala de exhibición, espera por las preguntas de los niños, en la reapertura de las visitas guiadas al museo y destinadas principalmente a las escuelas de la región maracaibera, la pregunta es ¿hasta cuándo esperarán?

REFERENCIAS

- Clause, A.G., A. J. Celestian & G. B. Pauly. 2021. Plastic ingestion by freshwater turtles: a review and call to action. *Scientific Reports* 11: 5672. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-84846-x>.
- Karaa, S., I. Jribi, A. Bouain & M. N. Bradai. 2012. The Cirripedia associated with loggerhead sea turtles, *Caretta caretta*, in the Gulf of Gabès, Tunisia. *Cahiers de Biologie Marine* 53: 169–176.
- Schubert, C. 1987. Publicar o perecer, o el juego de los números. *Acta Científica Venezolana* 38: 1–2.
- Schubert, C. 1989. Carta al editor. *Acta Científica Venezolana* 40: 3–4.

Tito R. Barros (Editor Jefe) &
Gilson A. Rivas (Coeditor)

La mota blanca del guayabo, *Capulinia linarosae* Kondo & Gullan, 2016 (Hemiptera: Coccoidea: Eriococcidae). Su posible origen e incidencia en los problemas fitosanitarios de ese frutal

Guava cottony scale, *Capulinia linarosae* Kondo & Gullan, 2016
(Hemiptera: Coccoidea: Eriococcidae). Its possible origin and incidence
on fitosanitary problems of that fruit crop

Francis Geraud-Pouey & Gustavo Romay

*Unidad Técnica Fitosanitaria, Facultad de Agronomía, Universidad del Zulia.
Maracaibo 4005 Zulia, Venezuela.*

Correspondencia: Francis Geraud-Pouey: fgeraudp@gmail.com

(Recibido: 17-05-2021 / Aceptado: 27-06-2021 / En línea: 15-10-2021)

*A la memoria de Lina Rosa Chirinos-Torres
(1972-1998), querida joven colega cuyo "tiempo es
ahora una mariposa" * que seguirá revoloteando en
nuestros guayabales.*

**Silvio Rodríguez: "Mariposas".*

*A Susana Lina (2003-) y Juan Enrique (1997-)
Geraud Chirinos, quienes sintieron sus primeros
latidos de vida también entre guayabales.*

RESUMEN

El guayabo, *Psidium guajava* L. (Myrtaceae) es un frutal neotropical, con formas silvestres y cultivadas a lo largo de esa región biogeográfica, desde donde estas últimas se supone fueron expandidas por el resto de la faja tropical y subtropical del planeta a partir de tiempos coloniales. El género *Capulinia* (Hemiptera: Coccoidea: Eriococcidae), es también mayormente neotropical, conocido principalmente sobre Myrtaceae, exceptuando hasta hace casi tres décadas al género *Psidium*, entre otros. La mota blanca del guayabo (MBG), *Capulinia linarosae*, fue detectada por primera vez en 1993, en Venezuela, sobre guayabo, su único hospedero hasta ahora conocido, convirtiéndose en uno de los mayores problemas fitosanitarios de ese frutal. A pesar de su aparente monofagia, luce improbable que haya evolucionado sobre guayabo, Varias condiciones sustentan esta hipótesis. El guayabo está ampliamente distribuido geográficamente en el Neotrópico, mientras que *C. linarosae*, se le ubica en una zona muy puntual dentro de esa región; el insecto no era previamente conocido sobre el guayabo; además, resultados de subsiguientes investigaciones acerca de la relación MBG-*Psidium*, lo alejan de ese género de planta. Es probable que haya evolucionado sobre otra Myrtaceae, en una zona donde no existiera *P. guajava*. Quizás dentro de la selva amazónica venezolana, cercana de donde proviene una referencia verbal de su aparente existencia en décadas anteriores a 1993. Basado en esto, en la bioecología del insecto y la biogeografía del género *Capulinia*, intentamos aproximar el

origen de lo que constituye un caso particular en entomología agrícola. Esos conocimientos ampliarían las perspectivas de manejo de ese importante problema.

Palabras clave: Bioecología, Biogeografía, Coccoidea, Neotrópico.

ABSTRACT

Guava, *Psidium guajava* (Myrtaceae) is a Neotropical fruit crop, with wild and cultivated forms along that biogeographic region, from where the latter are supposed to have been expanded throughout the rest of the tropic and subtropic from colonial times. The genus *Capulinia* (Hemiptera: Coccoidea; Eriococcidae), is also mostly neotropical, known mainly from Myrtaceae, except until near three decades ago for the genus *Psidium*, among others. The guava cottony scale (GCS), *Capulinia linarosae*, was detected in 1993 in Venezuela on guava, its only known host so far, becoming a major phytosanitary problem for this fruit crop. Despite its apparent monophagy, it seems unlikely that it evolved on guava. Several conditions support this hypothesis. Guava is widely distributed geographically in the Neotropics, while *C. linarosae* is located in a very specific area within that region; the insect was not previously known on guava; furthermore, the results of subsequent investigations about the GCS-*Psidium* relationship, separate it from this genus of plant. It is likely that it evolved on another Myrtaceae, in an area where *P. guajava* did not exist. Perhaps within the Venezuelan Amazon jungle, close to where verbal reference has been obtained of its existence in decades prior to 1993. Based on this, in the bioecology of the insect and biogeography of the genus *Capulinia*, we try to approximate the origin of what constitutes a particular case in agricultural entomology. Such knowledge would broaden the prospects for managing this important problem.

Key words: Bioecology, Biogeography, Coccoidea, Neotropics.

PREMISA

Revisar las historias de casos relevantes de plagas agrícolas, ha servido para comprender sus orígenes y evolución, al permitir analizar la complejidad de factores que interactúan en definir esos problemas, cuyo manejo es un proceso continuamente perfectible, de acuerdo a las necesidades que se vayan planteando. La revisión de este caso está animada por una inquietante duda: ¿Dónde estaba este insecto para haber pasado desapercibido por tan largo tiempo, en el amplio territorio neotropical del guayabo, su único hospedero conocido? (Fig. 1 A).

EL CASO

La mota blanca del guayabo (MBG), *Capulinia linarosae* Kondo & Gullan, 2016, (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccoidea: Eriococcidae), única especie de ese género conocida asociada con guayaba, *Psidium guajava* L., 1753 (Myrtaceae) (García *et al.* 2016, Kondo *et al.* 2016), especie de insecto hasta entonces desconocida para la ciencia, irrumpió a principios de la década de 1990 (Cermeli y Geraud-Pouey 1997; mencionándola como *Capulinia* sp. cercana a *C. jabolicabae* von Ihering; *sensu* D.R. Miller; USDA ARS SEL) en la otrora creciente zona guayabera de la Planicie de Maracaibo, al noroeste del estado Zulia, República Bolivariana de Venezuela. A partir de entonces, *C. linarosae* llegó a convertirse en el problema entomológico más severo de ese importante frutal en el país, complican-

do considerablemente sus aspectos fitosanitarios (Chirinos & Geraud-Pouey 2011). Hasta mediados de la década de 1980, cuando en esta zona se intensificó la producción basada en selecciones de germoplasmas locales, la producción de guayaba provenía de pequeños huertos dispersos en la geografía nacional.

Cabe destacar que anteriores investigaciones acerca de la entomofauna de la guayaba en la región zuliana, no detectaron la existencia de este particular insecto fitófago (Rubio 1974; Güerere 1984). Hasta 1993, tampoco lo llegamos a observar durante nuestros extensos y frecuentes recorridos para investigación y asistencia técnica relacionada con manejo de plagas agrícolas, por buena parte de la geografía venezolana, desde 1965. Durante ese largo período, con frecuencia nos topamos con pequeños huertos de guayaba o árboles dispersos tanto en áreas agrícolas, como urbanas y hasta bosques naturales con presencia de árboles semisilvestres de guayabo. Además, durante el período 1973-1979, la Unidad Técnica Fitosanitaria de la Universidad del Zulia (UTF) bajo la dirección de José R. Labrador, como parte de estudios bioecológicos de moscas de frutas (Diptera: Tephritidae), realizó muestreos en el estado Zulia y algunas otras regiones del País, tomando notas de otros problemas entomológicos, dentro de los cuales la guayaba fue uno de los principales cultivos incluidos (Katiyar 1979). No obstante, nunca fue reportado algo parecido a la MBG. Tampoco había sido mencionada en el Manual de Entomología Agrícola de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela (FAGRO, UCV), un referente histó-

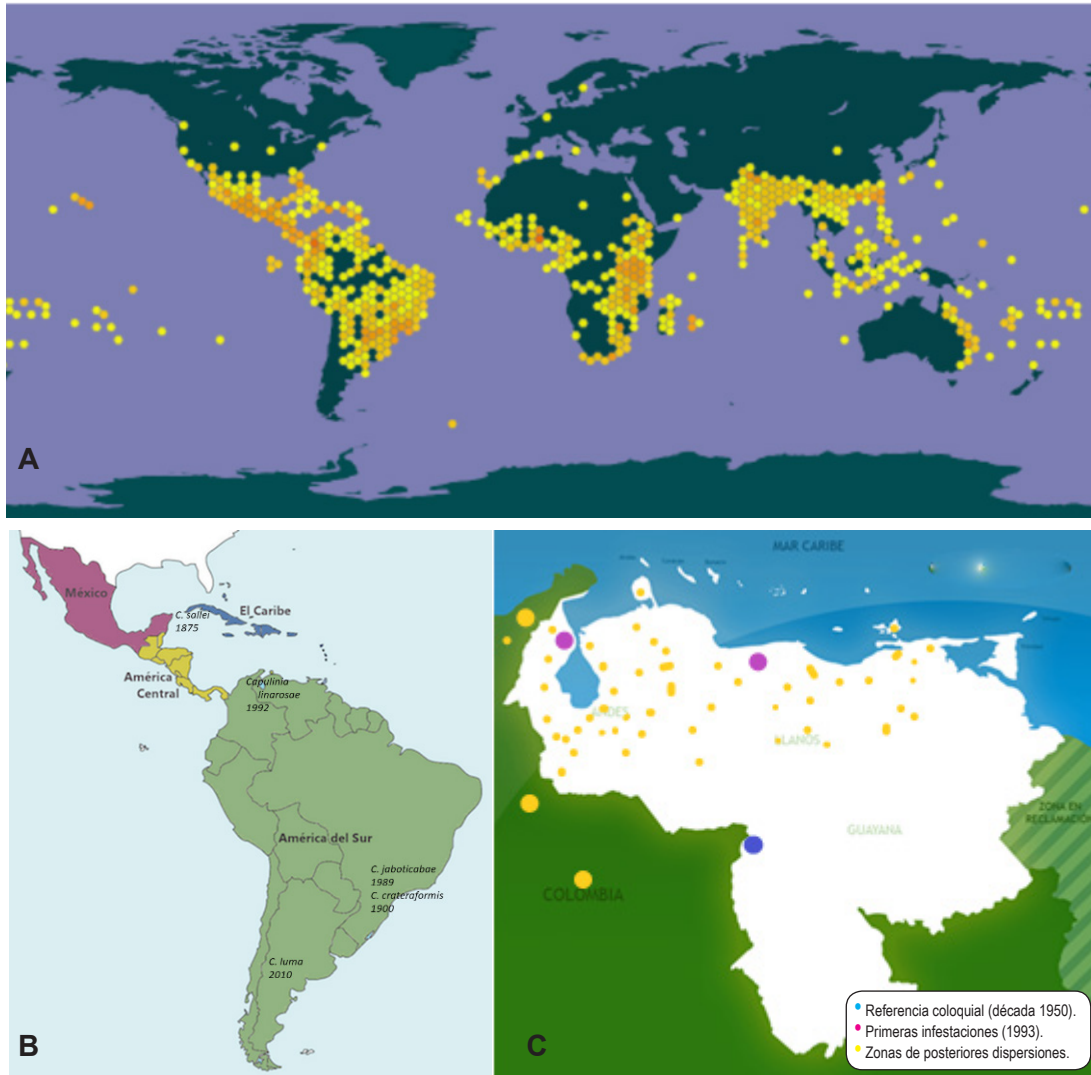


Figura 1. A. Distribución geográfica actual de *Psidium guajava* L. (tomado de gbif.org/species/5420380). B. Ubicación geográfica de las especies neotropicales del género *Capulinia* Signoret. C. Mapa señalando principales zonas de producción de guayaba y dispersión de *C. linarosae* Kondo & Gullan, en Venezuela y Colombia.

rico para el País. Esto resalta la particularidad de la “repentina” aparición de este insecto en Venezuela, país ubicado en la región central (norte de Suramérica) de la distribución geográfica de las tres especies neotropicales del género *Capulinia* Signoret, 1875, para entonces conocidas, según ha sido referido en la literatura (García *et al.* 2016, Kondo *et al.* 2016) (Fig. 1B). Aproximadamente, dos décadas después de haberla encontrado en Venezuela y estar ya distribuida en buena parte del país, hubo los primeros registros de *C. linarosae* en el norte de Colombia (2013), donde fue descrita (Kondo *et al.* 2016), y luego en Casanare y Meta (Ramos 2018), muy probablemente, dispersado desde las zonas noroccidental y suroccidental de Venezuela.

Actualmente, el género *Capulinia* comprende seis especies descritas, cinco del Neotrópico y una de Nueva Zelan-

da, todas asociadas con Myrtaceae y en un caso incluyendo otra familia (García *et al.* 2016, Kondo *et al.* 2016). Entre las neotropicales, de Norte a Sur, una es del sur de México y Cuba, *Capulinia sallei* Signoret, 1875, la especie tipo del género, recolectada sobre *Eugenia axillaris* (Sw.) Willd., 1799, *E. tuberculata* (Kunth) DC., 1828 y posteriormente en 1963 referida sobre *Muntingia calabura* (Muntingiaceae). No obstante Kondo *et al.* (2016) consideran no sustanciado a ese registro, y por lo tanto pudiera ser erróneo.

A las otras cuatro, se les conoce de Suramérica. *C. linarosae*, descubierta en Venezuela sobre *P. guajava* y posteriormente dispersada hasta parte de Colombia. De las restantes tres especies, dos son del sur de Brasil (São Paulo y Minas Gerais), *C. jaboticabae* Ihering, 1898 y *C. crateriformis* Hempel, 1900, sobre jaboticaba, *Plinia cauliflora* (DC.)

Kausel, 1956 y finalmente, *C. luma* Kondo & Gullan, 2016, de Neuquén en el borde norcentral de la Patagonia Argentina (clima templado), sobre *Luma apiculata* (DC.) Burret, 1941. La especie neozelandesa, *C. orbiculata* Hoy, 1958, ha sido recolectada sobre *Metrosideros robusta* A. Cunn., 1839 y *M. umbellata* Car., 1795 (García *et al.* 2016).

Además de *C. linarosae*, dentro de la familia Eriococcidae existen otras tres especies, en dos géneros diferentes: *Acanthococcus jorgenseni* (Morrison, 1919), *A. maximus* (Foldi & Kpzar, 2007) y *Tectococcus ovatus* Hempel, 1900, asociadas con *Psidium*, además de algunas otras mirtáceas; la segunda especie fue encontrada sobre *P. guajava* en Lagunillas, estado Mérida, Venezuela (García *et al.* 2016). Hasta el presente, a estas tres últimas especies no se les conoce mayor relevancia como problemas fitosanitarios.

Dentro del género *Capulinia*, *C. linarosae* es la especie que ha causado los mayores problemas fitosanitarios y es la más documentada (Cermeli & Geraud-Pouey 1997; Chirinos *et al.* 2017). Aún más, hasta donde conocemos, ha sido el Coccoidea causante de los mayores problemas en la fruticultura venezolana.

El artículo de Chirinos *et al.* (2017) es una detallada revisión de los avances alcanzados en la documentación de este importante problema entomológico, en gran parte producto de las investigaciones de laboratorio y campo realizadas por del Programa de Manejo Integrado de Plagas en Frutales y Hortalizas, de la Unidad Técnica Fitosanitaria, Facultad de Agronomía, la Universidad del Zulia (MIPFH-UTF, Agronomía, LUZ), en Maracaibo, estado Zulia, durante el periodo 1993-2011. No obstante, a la par que repasamos someramente los aspectos bioecológicos de este insecto, estimamos pertinente aportar a la aproximación de su posible origen geográfico, relaciones tróficas [hospederas y enemigos naturales (EN) con los cuales evolucionó, además de algunos generalistas], dispersión biogeográfica, así como su participación en los problemas fitosanitarios del guayabo, para llegar al estado actual del mismo, con sus implicaciones para el sistema de producción de este importante frutal, en lo que refiere al manejo de sus biocomunidades (Chirinos & Geraud-Pouey 2011).

Es relevante que en el caso de las otras especies de *Capulinia*, no existen menciones de EN (García *et al.* 2016, Kondo *et al.* 2016), lo que particulariza la importancia de la MBG, así como ubicar su lugar de origen y hospederas, en vista de su manejo a futuro. De igual manera, hay que considerar los potenciales riesgos que *C. linarosae* plantea como plaga cuarentenaria para las principales zonas productoras de América (México y Brasil) y otros continentes (India, Pakistán, Sudán, Egipto, Indonesia, Bangladesh, entre otros) referidas por Pereira *et al.* (2016).

CÓMO *CAPULINIA LINAROSAE* SE VOLVIÓ “PLAGA”

Este insecto, entonces inédito, fue detectado por primera vez en Venezuela, a principios de 1993, en dos localidades, la más relevante desde el punto de vista agrícola, la Planicie de Maracaibo, zona de bosque muy seco tropical (Ewel & Madriz 1968), al noroeste del estado Zulia, para entonces con unas cuatro mil hectáreas de huertos de guayabo de reciente desarrollo, principalmente de la selección local conocida como “criolla roja” (Araujo *et al.* 1997). Casi simultáneamente, fue detectado en el huerto de colección de frutales del actual Centro Nacional de Investigaciones Agrícolas y Pecuarias, Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (CENIAP-INIA), El Limón, Maracay, estado Aragua (Cermeli & Geraud-Pouey 1997).

Sin embargo, desde mediados de 1992, algunos agricultores de la Planicie de Maracaibo mencionaban la “reaparición de la escama blanca”, tal como habían denominado a *Pulvinaria urbicula* Cockerell, 1893 (Hemiptera: Coccoidea: Coccidae). Esta especie común en guayaba de esa región (Güerere 1984), a mediados de 1985 había desarrollado altas infestaciones pasajeras, formando un complejo junto con otras especies de escamas principalmente Coccidae y Diaspididae, en varios huertos de guayaba de la Planicie de Maracaibo, a consecuencia de desbalances en el Control Biológico natural (CBn = el que ocurre sin intervención humana) por uso inadecuado de insecticidas intentando controlar al trips de la guayaba, *Liothrips similis* Bagnall, 1910 (Thysanoptera: Phlaeothripidae) (especie mencionada en: Camacho *et al.* 2002), el cual no lo ameritaba por el poco daño que causa. En esa oportunidad, inspeccionamos dos huertos afectados durante varios meses, donde recién habían suspendido las continuas aspersiones de insecticidas por ya considerarlas ineficaces. Durante esas inspecciones, observamos una apreciable diversidad y abundancia de EN atacando a ese complejo de escamas, incluyendo signos de parasitismo y presencia de adultos de varias especies de pequeñas avispa parasitoides (Hymenoptera: Chalcidoidea) y depredadores (Coleoptera: Coccinellidae, Neuroptera: Chrysopidae y otros). Recomendamos solo recuperar el buen estado de las plantas mediante riego y fertilización adecuada. A partir de entonces, las infestaciones disminuyeron, manteniéndose luego a niveles casi imperceptibles (F. Geraud-Pouey, información no publicada).

En vista de la persistencia y aumento del nuevo problema entomológico, a mediados de 1993 obtuvimos muestras de ramas de guayabo infestadas, provenientes de algunas fincas y nos percatamos que se trataba de una especie de Coccoidea para nosotros desconocida. Por in-

intermediación de J. E. Peña (UF/IFAS, Homestead, Florida, EE.UU.), muestra del insecto tomada en la granja La Yaguara I (sector La Loma, municipio Mara, estado Zulia; fecha 13/vi/1994), fue inicialmente identificada por D. R. Miller (USDA ARS SEL), como una posible nueva especie del género *Capulinia* (Hemiptera: Coccoidea: Eriococcidae) cercana a *C. jaboticabae* von Ihering (Cermeli & Geraud-Pouey 1997).

Sin conocer el origen de este nuevo insecto, poco después, tuvimos referencia verbal por el Profesor Manuel Suzzarini (FHE de LUZ), oriundo de Puerto Ayacucho, estado Amazonas, en la margen Este del Río Orinoco, de su aparente existencia en guayabos caseros de esa zona, en la década de 1950. Según el Prof. Suzzarini, esporádicamente se formaban “algunos parches de pelusa blanca” en los

troncos y ramas gruesas de algunos de esos árboles, sobre las cuales cuando niños, al subirse y pisarlas, se resbalaban dejando una “baba amarillenta”. Esto coincide con insectos aplastados en colonias de MBG o algún otro parecido.

Haciendo retrospectiva, aquellas eventuales moderadas infestaciones (solo “parches”) en Puerto Ayacucho, de haberse tratado de la misma especie, contrastaban con las altísimas infestaciones desarrolladas cuatro décadas después y mantenidas durante los primeros tres años de colonizados los huertos de la Planicie de Maracaibo (árboles completamente blancos, cubiertos por densas colonias del insecto desde el pie hasta las ramas periféricas de la copa) (Fig. 2A, B, C y D).

Este tipo de violentas infestaciones, suelen ocurrir cuando un insecto con alta capacidad reproductiva, sobrepasa



Figura 2. Infestaciones por *Capulinia linearosae* en guayabo. A. Huerto fuertemente infestado. B. colonia de *C. linearosae* cubriendo ramas de guayaba. C. detalle del daño en tejido subcortical. Granja La Yaguara I, sector Las Lomas, municipio Mara, estado Zulia, Venezuela. Abril 1993. D. Rama periférica infestada. E. Frutos infestados. Fotos: F. Geraud-Pouey (A-D) y Jhonael Ramos (E). Valle de la Pascua, municipio Infante, estado Guárico. Septiembre 2020.

barreras geográficas generalmente movilizado por humanos y coloniza nuevas zonas, dejando atrás en su lugar de origen a sus EN más específicos y efectivos en regular sus poblaciones, donde generalmente estos suelen mantenerlas a niveles poco perceptibles. Esto, fue posteriormente explicado, al demostrar la gran capacidad reproductiva de *C. linarosae* y consecuente potencial para aumentar sus poblaciones sobre guayabo, así como falta inicial de EN suficientemente específicos y efectivos, siendo especialmente notoria la ausencia de parasitoides. Ambas situaciones fueron corroboradas por subsiguientes estudios de campo y laboratorio (Geraud-Pouey & Chirinos 1999, Chirinos-Torres *et al.* 2000, Geraud-Pouey *et al.* 2001 a-b, Chirinos *et al.* 2003, 2004, 2006).

TAXONOMÍA DE LA MBG

La MBG, es un insecto (Clase: Insecta); del orden Hemiptera; Suborden: Sternorrhyncha; Superfamilia Coccoidea; Familia Eriococcidae; Genero: *Capulinia*; especie: *C. linarosae* Kondo & Gullan, 2016 (Kondo *et al.* 2016).

BIOLOGÍA DE LA MBG

La información que sigue, en parte resume lo detallado en investigaciones previas (Chirinos *et al.* 2003, 2004). Los Hemiptera son insectos de metamorfosis gradual o paurometábolos, cuyas fases juveniles generalmente son chupadores igual que los adultos. En *C. linarosae*, la repro-

ducción es bisexual y ovípara. La figura 3A representa su ciclo de vida y la 3B las características morfológicas externas de ninfas a lo largo del desarrollo y adultos, para ambos sexos. Después de apareada con un macho, la hembra comienza a producir los huevos acumulándolos entre los finos filamentos cerosos encrespados de la parte posterior de la mota que cubre su cuerpo, constituyendo una especie de “saco de huevos” (Fig. 4B). Al completarse el desarrollo embrionario (8 días), los huevos eclosionan y emergen las ninfas de primer estadio (N1), en las cuales macho y hembra no muestran apreciables diferencias externas, poseen los tres pares de patas, un par de cortas antenas y dos filamentos caudales cerosos. Al igual que en la mayoría de los Coccoidea (Gullan & Kosztarab 1997), la N1, constituyen el único estadio con capacidad propia de dispersión de la especie, aunque solo se puede movilizar por cortas distancias sobre la planta, lo cual limita su dispersión, de no ser trasladada por otros medios. Generalmente se ubican muy cerca de la colonia de donde emergieron. En caso de tratarse de tallos y ramas, tienden a hacerlo debajo de exfoliaciones de cortezas (típico en Myrtaceae) (Geraud-Pouey *et al.* 2001b). Seguidamente, introducen el estilete bucal y chupan savia del floema para alimentarse, fijándose así a esa superficie de corteza, al igual que sobre hojas o frutos (en depresiones de las superficies) y comienzan a producir finos filamentos cerosos encrespados a través de poros en la superficie de su cuerpo. Completada esa fase de desarrollo (8,49 ± 0,03 días), mudan a N2, los machos mantienen los tres pares de patas, demás estructuras y su capacidad de movilizarse, igualmente por muy cortas distancias.

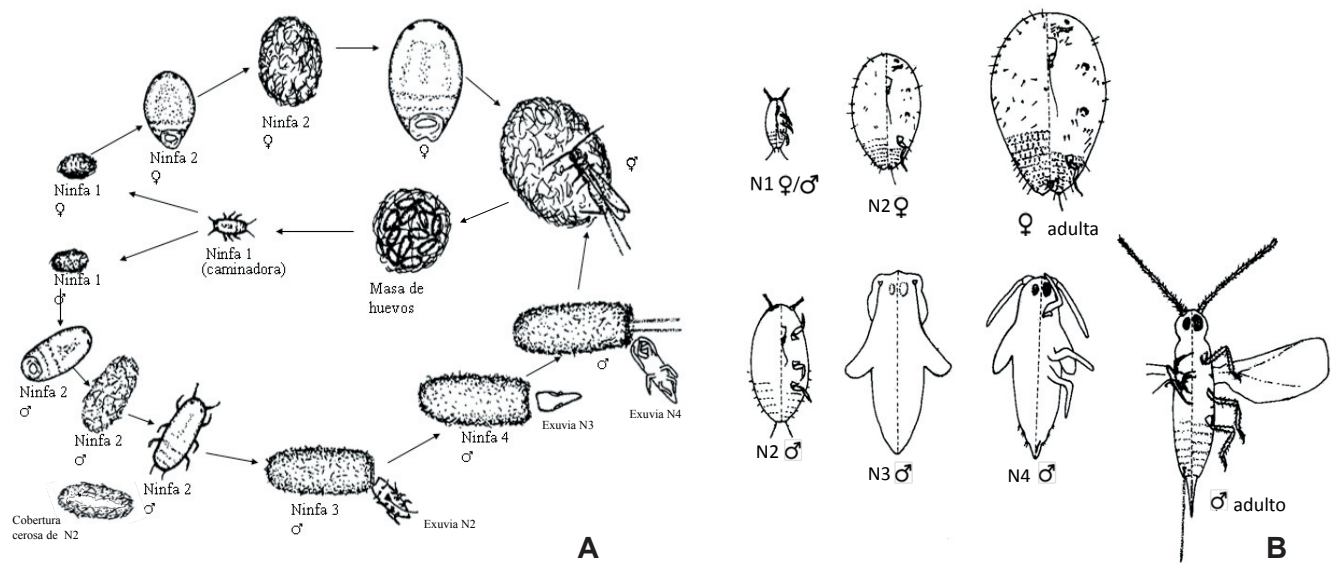


Figura 3. Ciclo de vida de *Capulinia linarosae* Kondo & Gullan. A. Secuencia de desarrollo y reproducción. B. Detalles morfológicos de las fases de desarrollo de hembras y machos (mitad izquierda vista dorsal, mitad derecha vista ventral) (Modificado de: Chirinos *et al.* 2006).



Figura 4. *Capulnia linerosae* Kondo & Gullan. A. Detalles fotográficos de N2 macho y hembra. B. hembra adulta y pupario con N4 macho. C. hembra adulta con huevos (artificialmente descubiertos de filamentos cerosos). Fotos: D. T. Chirinos (A-B), F. Geraud-Pouey (C).

Las hembras, pasan por dos estadios ninfales. Al mudar a N2 pierden los dos primeros pares de patas, manteniendo las patas posteriores (metatorácicas) sin función locomotora, el cuerpo se ensancha y se cubre de filamentos cerosos, formando una mota o copo esférico, de donde deriva su nombre común (Fig. 3A). Completada esa fase de desarrollo ($6,05 \pm 0,03$ días), la N2 hembra muda su integumento y se convierte en hembra adulta, cuyo nuevo integumento igualmente se cubre de filamentos cerosos, excepto en la parte posterior del abdomen, la cual levanta aparentemente para exponerlas y atraer machos posiblemente mediante feromonas sexuales. La atracción de machos por la hembra mediante feromonas, ha sido referida en otras familias de Coccoidea (Gullan & Kosztarab 1997). Después del apareamiento, inicia la producción de filamentos cerosos en la parte caudal de su cuerpo, entre cuya maraña retiene los huevos que va poniendo (Fig. 4B y 4C). En promedio, una

hembra llega a producir alrededor de 2.500 huevos, durante un período de ovipostura de unos 38 días, de los aproximadamente 47 días que sobrevive como hembra adulta. En total, la hembra tarda unos 23 días para desarrollarse desde inicio de la embriogénesis (huevos recién puestos), hasta mudar a adulta (imago).

A diferencia de la hembra, el desarrollo ninfal del macho pasa por cuatro estadios, sin reducir el número de patas, aunque su movilidad sigue siendo muy limitada, manteniéndose alrededor de las hembras. La N2 macho inicialmente se parece mucho a la N1, pero el cuerpo tiende a alargarse cubriéndose de una cerosidad granulosa (Fig. 4A), en contraste con el copo o mota que recubre a la hembra. Al final de ese estadio, la ninfa macho se desprende de la cobertura cerosa y se reubica muy cerca, donde produce un capullo ceroso alargado y dorso-ventralmente achatado, dentro del cual se transforma en N3 (“prepupa”) y luego

en N4 (“pupa”), las cuales no se alimentan (Fig. 4B). A pesar de que los hemípteros son de metamorfosis gradual, en Coccoidea, los machos sufren una metamorfosis más acentuada, parecida a los insectos holometábolos (Gullan & Kosztarab 1997; Gullan & Martin 2009). Al completar la fase de N4 y mudar a adulto, por el extremo caudal abierto del capullo desecha la exuvia y progresivamente se asoman los dos filamentos caudales cerosos del macho, el cual como adulto permanece dentro del capullo hasta completar su estado tenero (endurecimiento del nuevo integumento), después de lo cual emerge. El desarrollo del macho desde el inicio de la fase embrionaria a emergencia del adulto, tarda unos 27 días. Como en el resto de los Coccoidea, el macho adulto, tiene el aspecto de un pequeño mosquito con el par de alas anteriores membranosas desarrolladas y las posteriores reducidas a pequeños balancines, igual que en el orden Diptera. Su aparato bucal es vestigial y no se alimenta por lo cual sobrevive muy corto tiempo (1-2 días), el cual dedica a inseminar hembras adultas.

Sobrevivencia y reproducción de la MBG sobre guayabo y otras especies de Psidium

La descripción del ciclo de vida de un organismo como el arriba presentado, no pasa de ser una caracterización de su ontogenia (etapas del desarrollo de los individuos). Es necesario complementarla con su evolución cuantitativa, estrechamente ligada con su capacidad innata para desarrollar poblaciones (potencial reproductivo) sobre sus posibles hospederos.

Tratando de conocer la amplitud de plantas hospederas de *C. linarosae*, fueron experimentalmente comparados dos cultivares de *P. guajava*, “criolla roja” (corteza exfoliada) y S12 (corteza lisa) con dos otras especies de plantas dentro del género *Psidium*, una silvestre como el guayabo sabanero, *P. guineense* (Swartz, 1788) y otra cultivada, la guayaba agria centroamericana o cas, *P. friedrichsthalianum* (Berg) Niedenzu, 1893 (Chirinos *et al.* 2003).

Los parámetros poblacionales obtenidos aplicando el programa de tablas de vida y fertilidad de Chi & Liu (1985), denotan que, entre los materiales de plantas evaluados, la guayaba “criolla roja” resultó la mejor hospedera para *C. linarosae*. Con un tiempo de desarrollo de unos 23 días para hembras y 27 días para machos, con sobrevivencia hasta adulto de 91%, proporción de sexos de 1:1,27 hembra:macho, fertilidad (huevos eclosionados) 2640 N1/hembra, en un tiempo generacional (T = promedio ponderado de tiempo desde inicio de la generación parental hasta la generación filial) de 45,4 días, lo cual permite que la población pueda multiplicarse 1.090 veces por cada generación (R_0 = tasa neta reproductiva), resulta una tasa intrínseca de desarrollo poblacional (r_m) de 0,20 (indivi-

duos aportados por cada individuo por día durante toda su vida) (Chirinos *et al.* 2003). Eso explica las impresionantes infestaciones cuando comenzaba a colonizar nuestros huertos de guayabo y cualquier otra planta de esa especie que alcanzara a infestar (Fig. 2), todo permitido por las limitaciones de sus EN actuantes en aquel entonces (Cermeli & Geraud-Pouey 1997).

Sobre la S12 de *P. guajava* la sobrevivencia hasta adulto es inferior (64 %) comparado con la “criolla roja”. Esto está relacionado con la corteza lisa de la S12 cuya falta de exfoliaciones no propicia el establecimiento de las N1 y su subsiguiente desarrollo, lo cual al prolongar su deambular, les aumenta la mortalidad. El efecto de ese factor físico sobre la sobrevivencia de MBG fue demostrado experimentalmente (Geraud-Pouey *et al.* 2001b). No obstante, la duración de desarrollo hasta adulto de los sobrevivientes sobre la S12 no varía y el insecto logra multiplicar alrededor de 500 veces sus poblaciones por cada generación, causándole considerablemente menos daño a la planta que en el caso de “criolla roja”.

Esto contrasta con el comportamiento del insecto sobre las otras especies de *Psidium* evaluadas, lo cual parece alejar la posibilidad de haber evolucionado sobre especies de este género de plantas. Sobre *P. friedrichsthalianum*, la MBG alcanzó una muy baja sobrevivencia hasta adulto (4%), además de una escasa reproducción (13 N1/hembra), alcanzando a multiplicar su población apenas 11 veces por generación. La combinación de estos dos factores junto con factores de mortalidad adicionales como EN, hace que sobre esta hospedera el insecto difícilmente sobrepase a una generación. Mucho más crítico es el caso de *C. linarosae* sobre *P. guineense*, donde las N1 emergidas de huevos artificialmente colocados sobre las plantas, después de haberse establecido e insertar su estilete, mueren antes de completar ese estadio. Eso pareciera tratarse de efecto tóxico para el insecto por alguna sustancia de la planta. Sin embargo, ha habido interpretaciones erróneas de esos resultados. García *et al.* (2016) citando a Chirinos *et al.* (2003), mencionan a *C. linarosae* como “ecológicamente asociada” a *P. guineense*. En ambos casos, la duración del desarrollo resultó indirectamente proporcional a la sobrevivencia. Tampoco logramos que sobrevivieran las N1 emergidas de masas de huevos varias veces artificialmente colocadas sobre pequeñas plantas de jaborcabe, *Pl. cauliflora*, bien formadas creciendo en macetas, mantenidas aisladas en jaula umbráculo, fuera del laboratorio. En general, estos resultados son cónsonos con las altas infestaciones observadas en campo sobre “criolla roja” y moderadas sobre cultivares de corteza lisa, especialmente durante los primeros años de colonización de los huertos de la Planicie de Maracaibo. Así mismo, son igualmente concordantes, con la inexis-

tencia de infestaciones en *P. guineense* y casi igual sobre *P. friedrichsthalianum*, observadas en varias zonas del país.

Relación Guayabo-MBG. Evolución e impacto como problema fitosanitario

Al igual que muchos Hemiptera, los Coccoidea se alimentan de los fotosintetizados contenido en la savia transportada por el floema de las plantas hospederas (Gullan & Koztarab 1997, Douglas 2006, Gullan & Martin 2009). *C. linarosae* desarrolla sus colonias principalmente sobre tallos y ramas, pero también puede infestar hojas y frutos. Sobre corteza, donde la N1 inserta el estilete bucal, se produce un fino punto necrótico, aparentemente por muerte de células afectadas. Además de cualquier daño mecánico a nivel celular, esto podría estar influenciado por enzimas presentes en la saliva del insecto. Esto es común en insectos chupadores cuya saliva, entre otras funciones, evita la obstrucción durante la penetración del estilete bucal y las enzimas ayudan a predigerir las sustancias nutritivas de la savia (Sharma *et al.* 2013). Estas sustancias salivales pueden resultar tóxicas a las células (Tan *et al.* 2016). La agregación de esos puntos necróticos, a medida que aumenta y se aglomera la colonia, produce muerte del cambium y posterior agrietamiento de la corteza (Fig. 2 C; Fig. 5 A).

Las muy altas infestaciones iniciales de los huertos recién colonizados (Fig. 2), y los resquebrajamiento de corteza y tejidos subcorticales (Fig. 5), afectaron severamente la translocación de fotosintetizados a las raíces de los árboles, así como a las puntas de desarrollo vegetativo aéreos y órganos reproductivos de las plantas. Al agrietarse la corteza, el daño por *C. linarosae*, se complicaba, al favorecer el desarrollo de infestaciones por larvas barrenadoras de

una polilla (Lepidoptera: Physitidae), la cual se alimenta del nuevo tejido subcortical, a partir de los bordes en cicatrización del cambium, lo que incrementa el área dañada, afectando los vasos conductores de savia.

El deterioro de árboles fue tal, que para septiembre de 1994 fueron eliminados por los agricultores unas 600 ha de huertos en plena edad productiva (entre 4-7 años de trasplantados), pero ya muy deteriorados y agrónomicamente improductivos (Cermeli & Geraud-Pouey 1997). A pesar que *P. guajava* haya resultado una hospedera muy favorable para el desarrollo y reproducción de *C. linarosae* (Chirinos *et al.* 2003 y 2004), esa intensidad de daño directo a la planta, es atípico en insectos chupadores evolutivamente adaptado a una especie de planta, lo cual añade evidencia de que *P. guajava* no haya sido la hospedera sobre la cual *C. linarosae* evolucionó.

Interacción de la MBG con otros problemas fitosanitarios del guayabo

La alteración del sistema conductor de las plantas, a consecuencia de las altas infestaciones por MBG, combinado con el gusano taladrador, agudizaron el ya importante problema fitosanitario, causado por nematodos agalladores de raíces, *Meloidogyne* spp. (Nematoda) (Crozzoli *et al.* 1991, Casassa *et al.* 1996). Aparentemente, los riegos por escorrentía en los suelos arenos francos, predominantes en la planicie de Maracaibo, favorecieron la dispersión de los nematodos, infestando y severamente afectando raíces de guayabos en los huertos de esa zona. Los daños causados por nematodos en las raíces facilitan la infección por hongos fitopatógenos existentes en el suelo (Suárez *et al.* 1999), lo cual disminuye la capacidad de absorción radicular.

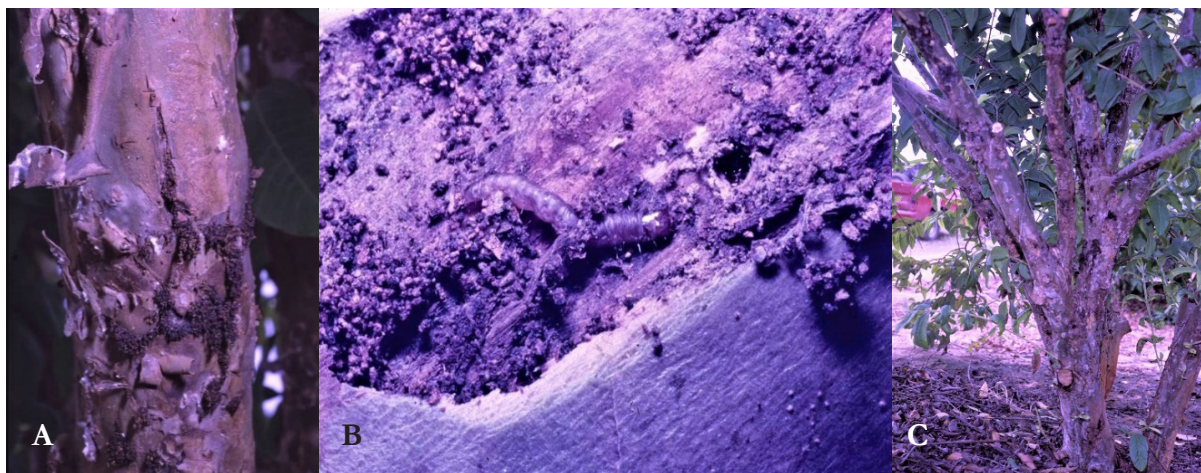


Figura 5. Deterioro de corteza en guayabo, *Psidium guajava* L. debido a daño por *Capulinia linarosae* Kondo & Gullan, combinado con el barrenador de corteza (Lepidoptera: Physitidae). **A.** Resquebrajamiento con acumulación de excrementos de larvas de barrenador de corteza. **B.** Larva del barrenador de corteza artificialmente expuesta al levantar corteza dañada. **C.** Deterioro general de la corteza en tronco y ramas. Agrícola Los Ciénegos, sector Marcelino, municipio Mara, estado Zulia. Fotos F. Geraud-Pouey.

A esto se suma la salinización de los acuíferos, propiciada por la excesiva extracción para riego, de agua del subsuelo, más allá de la capacidad de sus recargas, bajando los niveles freáticos, lo que permitió la infiltración de cuñas de agua salina del Lago de Maracaibo (Montiel 2019), específicamente de la Barra (Conexión natural del Lago con el Golfo de Venezuela). La salinización del agua de riego, el daño en las raíces, junto con los daños al tejido conductor de la parte aérea de las plantas, acentuaron los cuadros de muerte regresiva de árboles (Montiel *et al.* 1997), lo cual también ha ocurrido en otras regiones el Mundo (Babatola & Oyedunmade 1992, Avelar-Téliz *et al.* 2001).

Más aun, el creciente estrés hídrico al cual así estuvieron sometidos los árboles de guayabo, fue progresivamente acompañado por aumento del problema de “podredumbre apical de los frutos” (PAF), el cual, aunque fue encontrado asociado al hongo *Dothiorella* sp. (Cedeño *et al.* 1997), se fue extendiendo y acentuando a medida que aumentaba la salinidad de las aguas de riego, las infestaciones por nematodos, así como los daños por MBG y barrenador de corteza. Ello sugiere que la PAF se trate de un problema fisiológico por estrés hídrico, afectando el desarrollo apical de los frutos, haciéndolos susceptibles a la infección por el hongo, aparentemente favoreciendo su propagación. De hecho, la PAF tendía a aumentar durante las épocas de sequía. Una sumatoria de daños a la planta, acentuada por la salinidad del agua de riego. En otras palabras, una condición ecofisiológica de la planta, induciendo un caso fitopatológico.

El complejo problema fitosanitario dentro de esas limitaciones de condiciones hídricas de las plantas, obligaron a desplazar la producción de guayaba hacia la zona suroccidental y sur del Lago de Maracaibo (Fig. 1C), con mejores condiciones de suelo y disponibilidad más económica (menores costos de extracción del subsuelo) de agua de mucho mejor calidad (Montiel 2019).

No obstante, quienes vivieron las impactantes infestaciones iniciales por MBG en la planicie de Maracaibo, desconociendo los avances producto de investigaciones en manejos de huertos de ese frutal, por falta de asistencia técnica adecuada, mantuvieron en las nuevas zonas, las iniciales conductas de uso unilateral de insecticidas químicos ante cualquier presencia del insecto. Con frecuencia diagnosticados por “aplicadores” ambulantes, quienes con periodicidad prestaban esos servicios a los agricultores, al costo de un jornal de operario agrícola. El impacto producido por esa forma de tomar decisiones de manejo fitosanitarios, y las resultantes frecuentes e innecesarias aplicaciones de insecticidas químicos, generó apreciables desequilibrios en el CBn, surgiendo nuevos problemas con complejos de orugas defoliadoras (Lepidoptera, varias familias de poli-

llas), chinches de encaje del guayabo, *Ulotingus brasiliensis* (Drake, 1922) (Hemiptera: Heteroptera: Tingidae), trips de banda roja del cacao *Selenothrips rubrocinctus* (Giard, 1901) (Thysanoptera: Thripidae), causando bronceado de frutos comúnmente conocido por los agricultores del Zulia como “anisperado”, por su parecido con el color del exocarpo (“piel”) del fruto de níspero, *Manilkara zapota* (L.) P. Royen, 1953 (Sapotaceae). Daño cosmético este último, que afecta el valor para consumo fresco, pero no necesariamente a su calidad para procesamiento de pulpa. Las conductas en el manejo de este complejo fitosanitario, se discuten más adelante en este artículo.

Mecanismos de dispersión de la MBG

El manejo de los problemas entomológicos en agricultura, está muy sujeto a la capacidad de dispersión de los agentes causales, insectos y ácaros fitófagos, durante los procesos de sucesiones ecológicas de las comunidades bióticas en los huertos. Por sus características biológicas (hembras adultas a lo más, poco móviles), en Coccoidea la dispersión activa de estas especies, como ya se mencionó, está prácticamente limitada a las fases juveniles con capacidad de locomoción (Gullan & Kosztarab 1997, Gullan & Martin 2009). En el caso de *C. linarosae* las N1 de provenir de colonias muy densas, por la poca disponibilidad de espacio (competencia intraespecífica), tienden a deambular y por su escasa capacidad de movilizarse, su dispersión a otras plantas solo se vuelve efectiva cuando son acarreados por otros medios, sean estos otros organismos o factores físicos ambientales, principalmente vientos.

En esto juegan papel importante el transporte por otros animales, sobre los cuales se trepan las N1 al posarse estos sobre las plantas infestadas y luego al movilizarse hasta otra planta potencialmente hospedera del insecto, logran abandonar el organismo transportador, para continuar su ciclo de vida. Este mecanismo de movilización es conocido como foresis (Magsig-Castillo *et al.* 2010), en el cual las aves juegan importante papel (Russo *et al.* 2016). Otros insectos voladores, también pueden servir de “vectores” de artrópodos “pasajeros” en procesos de foresis, para lo cual se han encontrado en estos últimos, estructuras anatómicas especializadas para facilitar el acople con los primeros (Magsig-Castillo *et al.* 2010).

El viento también puede jugar importante papel en la dispersión de individuos en N1. De hecho, a principios de 1994, época del año cuando en la Planicie de Maracaibo se intensifican de manera constante los vientos dominantes desde el NE (Golfo de Venezuela), observamos en un huerto de unos dos años de trasplantado, cerca de El Moján, municipio Mara, estado Zulia, una infestación gradualmente expandiéndose en abanico en sentido del

viento, a partir de una planta en su vértice, fuertemente infestada por MBG, afectando así, plantas en tres hileras subsiguientes, con separación de 6 m entre hileras (10 plantas plantadas en tresbolillo) (F. Geraud-Pouey; información no publicada).

La actividad humana dentro de los huertos también constituye una fuente de dispersión de la MBG, cuando existe alta infestación. Con el roce de ramas infestadas, porciones de motas conteniendo huevos o N1 recién emergidas de estos, se adhieren fácilmente al cuerpo e indumentarias de personas realizando labores, y son así transportados a otros sectores del huerto o huertos vecinos y por el mismo mecanismo de roce, son depositados sobre otras plantas. Igual puede suceder con los contenedores de frutas utilizados durante las cosechas.

El guayabo, *P. guajava* es el único hospedero conocido de *C. linarosae*. Al aparecer y colonizar la extensa zona guayabera de la Planicie de Maracaibo, donde se dispersó en pocos años por todos los huertos, la comercialización de la abundante producción por buena parte del territorio nacional, probablemente resultó ser importante vehículo de dispersión del insecto por el resto del País y luego hacia Colombia. Aunque gran parte de los huertos de guayabo son sembrados con plantas de “pie franco” (provenientes directamente de semillas germinadas), siendo la “criolla roja” del Zulia, un germoplasma de buena calidad, hubo viveros comerciales del centro del País, que buscaron en esta zona material para injertación (varetas), probablemente ayudando así a la dispersión de la MBG.

ASPECTOS BIOGEOGRÁFICOS DEL PROBLEMA

La guayaba, *Psidium guajava* es una especie neotropical, cuya distribución en su forma silvestre, se extiende desde Mesoamérica (sur de México y América Central), hasta Suramérica (Colombia, Venezuela, Ecuador Perú, Bolivia, Brasil, Paraguay, Uruguay y norte de Argentina) (Dawson 1960, Deen 2016). Para esta especie, Vavilov menciona dos centros primarios de desarrollo de formas cultivadas (cultivares) por culturas precolombinas, uno en el Sur de México y el otro en el Perú (Vavilov 1992, Deen 2016). El primero y más importante, había sido reconocido y documentado por Gonzalo Fernández de Oviedo (1535) en sus crónicas desde los inicios de la conquista y colonización de América Hispánica, proceso dirigido desde La Española (actual Haití y República Dominicana). Esta obra es una extensa y detallada descripción de lo existente en las “Indias occidentales”. Los entonces permanentes contactos con la Nueva España (actualmente México) en “Tierra firme”, tal como lo señala este autor, permite deducir que la expansión colonial de especies cultivadas adoptadas por

los españoles de las culturas indígenas, guayaba entre ellas, partieron inicialmente de Mesoamérica y las Antillas. De hecho, ha sido señalado que a partir de allí, cultivares indígenas de la guayaba fueron dispersados por los españoles y portugueses a Suramérica y posteriormente a otras regiones de la franja tropical y subtropical del planeta (Dawson 1960, Delfin Guillaumin 2011, CONABIO 2020). Así, esos cultivares de guayaba llegarían a la fachada al Mar Caribe, de Colombia y Venezuela y de allí se expandirían hacia al Sur. Del Perú, existen evidencias de restos etnobotánicos inferibles a agricultura bajo riego, guayaba entre ellos, por una de las civilizaciones más antiguas de América, en los restos arqueológico de la cultura Caral, en el valle costanero de Supe a unos 180 km al norte de Lima, los cuales datan de entre 4.110 y 3.660 años antes del presente (Shady *et al.* 2001).

La MBG, *C. linarosae*, aparentemente es también una especie neotropical, probablemente evolucionada sobre alguna especie de Myrtaceae silvestre, quizás de los géneros *Myrciaria*, *Eugenia*, u otro, en alguna zona de la enorme región entre los ríos Amazonas y Orinoco. Por el antes documentado pobre comportamiento de *C. linarosae* sobre otras especies de *Psidium* muy cercana al guayabo (Chirinos *et al.* 2003), a pesar de lo muy favorable que le resulta esta última especie, parece poco probable que haya evolucionado sobre alguna especie de este género. Más allá de la mencionada referencia coloquial acerca de su posible existencia sobre guayabo en Puerto Ayacucho en la década de 1950 (*ibid.*) y de su posterior detección en 1993, no se le conoce previa asociación con especies del género *Psidium*, ni tampoco ubicación alguna, en el resto del continente americano anterior a eso. Mientras que las otras especies neotropicales de *Capulinia* están asociadas con especies de *Eugenia*, *Plinia* (antes ubicadas en *Myrciaria*) y *Luma*. Esto reduce la zona de origen evolutivo de la MBG, descartando al territorio brasileño al norte del río Amazonas, pues aun existiendo apreciable producción comercial de guayaba y otros *Psidium*, no existen referencias de este insecto en esa zona, así como en el resto de Brasil (Mendes Pereira & de Bortoli 1998). De hecho, Costa Lima (1942), referencia histórica ineludible para entomofauna brasileña, no menciona especies de *Capulinia* sobre guayabo. Tampoco se le conoce de Perú (Vásquez *et al.* 2002). Queda por explorar en el estado Amazonas de Venezuela, partiendo de Puerto Ayacucho hacia el este del río Orinoco, de donde provienen los indicios coloquialmente comunicados.

Todo parece indicar que el guayabo y *C. linarosae* evolucionaron geográficamente separados. No obstante, mientras que los cultivares indígenas de guayaba se habían dispersado en una vasta región donde existían formas silvestres de esa especie, tardaron largo tiempo en encontrar-

se con la MBG, en una zona muy específica, Venezuela, probablemente estado Amazonas. Esto sugiere que el insecto estuvo restringido a una zona geográfica muy aislada, sobre su hospedera silvestre original, desde la cual se pasaría a cultivares de guayabo, que fueron introducidos allí en los avances de la colonización o posteriormente.

En síntesis, cinco especies de *Capulinia* han sido descritas en el continente americano, una originaria de Mesoamérica y Cuba, y cuatro de Suramérica, tres de estas al sur del río Amazonas (Sur de Brasil y Patagonia Argentina) y una en la región al norte del mismo río (Venezuela y posteriormente dispersada a Colombia), *C. linarosae* (García *et al.* 2016). Solamente esta última se expandió sobre *P. guajava*, sin conocerse previa relación entre ellas.

Aparentemente, *C. linarosae* es un interesante caso de insecto evolucionado sobre una especie de Myrtaceae silvestre hasta ahora desconocida, el cual posiblemente se había mantenido aislado al Sureste del río Orinoco, actuando este como barrera geográfica. Inclusive después de haber colonizado al guayabo, al ser alguno de sus cultivares introducido a la zona. Allí mantendría moderadas infestaciones, probablemente debido a la acción de EN evolucionado con él, sin llamar mayormente la atención, en parte también por no mediar intereses agroproductivos relacionados con guayaba en esa zona.

Este tipo de colonización de nuevo hospedero, podría ser un caso parecido al de *Leptinotarsa desceplineata* Say, 1824 (Coleoptera: Chrysomelidae), cuyas larvas y adultos defoliaban solanáceas silvestres al este de las Montañas Rocosas de Norteamérica, de donde se pasaron a la papa (*Solanum tuberosum* L, 1753; de origen andino) cultivada por los colonos durante sus avances hacia el Oeste norteamericano (mediados del siglo XIX). Posteriormente, este insecto se dispersó, siguiendo el camino de su nueva hospedera hacia el Este y luego hasta Europa (Casagrande 1985, Alyokhin 2009), convirtiéndose en uno de los peores problemas de plagas de la papa en esas regiones.

La dinámica humana, pudo haber jugado un rol importante en los orígenes de la MBG como problema entomológico. Los primeros enclaves humanos del estado Amazonas fueron San Fernando de Atabapo (primera capital, fundada en 1758) y Puerto Ayacucho (capital actual, fundada en 1933). Por el aislamiento geográfico de ese estado y las escasas vías terrestres de comunicación internas, es probable que la llegada de guayabas cultivadas a esa zona, ocurrieran muy tardíamente dentro de nuestra historia colonial o republicana. De haber sido allí el encuentro entre la guayaba y *C. linarosae*, dada la limitada capacidad de dispersión del insecto, aunada a la barrera geográfica que representa el río Orinoco, se mantendría aislado en esa zona por al menos varias décadas.

Así, la MBG habría permanecido aislada hasta que en la década de 1980, la dinámica comercial de esos frutos originada por el “boom” guayabero del Zulia y su movilización a mercados de diferentes regiones del país, facilitó el vencimiento de las barreras geográficas por la MBG y su dispersión por todo el País.

Aclarar esta hipótesis, implicará investigar antecedentes del insecto en Puerto Ayacucho y resto de la región del estado Amazonas cercana al río Orinoco, y conexas del estado Bolívar, revisando la flora de mirtáceas de esa zona y los Coccoidea asociados con esas especies de plantas. Adicionalmente, estudios bioecológicos de *C. linarosae* sobre formas silvestres de *P. guajava* y otras Myrtaceae, ayudarían a clarificar el origen y evolución de este problema entomológico.

ENEMIGOS NATURALES DE LA MBG

Las altas infestaciones iniciales de *C. linarosae* en la Planicie de Maracaibo favoreció la concurrencia de varias especies de insectos depredadores (Coleoptera: Coccinellidae, Neuroptera: Chrysopidae y Diptera: Syrphidae, principalmente), los cuales, aunque disminuían las infestaciones, no lograban mantener a las poblaciones de la MBG a niveles que no causaran daño a los árboles y a la producción de frutos. En otras palabras, el CBN era insuficiente desde el punto de vista agronómico. Romay *et al.* (2016), presentan un recuento de las especies de EN asociados a *C. linarosae*, encontradas en Venezuela, durante 1993-2011.

En enero de 1996, en la zona de Cumboto, estado Aragua, recolectamos sobre guayabos semisilvestres, individuos de MBG momificados, de los cuales, puestos en cría en el laboratorio, emergieron pequeñas avispa (Hymenoptera: Chalcidoidea) de la familia Encyrtidae, fácilmente diferenciables en dos especies. Luego identificadas por John Noyes (Natural History Museum, UK, 2000), una de ellas como una nueva especie de *Metaphycus*, algo inusual dentro del género (Chirinos 2004, p. 1). La otra se trata de *Cheyloneurus* sp., un hiperparasitoide de la anterior (Romay *et al.* 2016). La primera fue recientemente descrita como *Metaphycus marensis* Chirinos & Kondo, 2019 (Hymenoptera: Encyrtidae) (Chirinos & Kondo 2019). En los siguientes días después de la primera recolecta, también la detectamos en Cagua, estado Aragua y en algunos huertos de guayaba del municipio Mara, y seguidamente en otras localidades de la costa oriental, sur oriental y sur del Lago de Maracaibo. No obstante restos MBG momificados habían sido observados en Aragua con anterioridad (Cermeli & Geraud-Pouey 1997). La simultaneidad de esos hallazgos, sugieren que, por razones de sucesión ecológica (Flint & van den Bosch 1981, pp. 22-25), ese parasitoide se pudo

haber dispersado naturalmente siguiendo la distribución geográfica de su hospedero (Geraud-Pouey *et al.* 2001b). Ya para 1996, las infestaciones por MBG habían comenzado a disminuir de manera sostenida, a consecuencia del parasitismo, demostrado mediante evaluaciones experimentales conducidas en huertos comerciales de guayaba (Geraud-Pouey *et al.* 2001a, Chirinos *et al.* 2006).

La Tabla 1, muestra la diversidad de depredadores y parasitoides encontrados asociados con MBG en Venezuela y Colombia, con sus respectivas referencias.

CONSIDERACIONES ACERCA DEL MANEJO DE LA MBG

Por su naturaleza que combina la incidencia de aspectos ambientales, científico tecnológicos, dentro de marcos socioeconómicos variables, la agricultura es un proceso muy complejo y dinámico que conlleva el continuo enfrentamiento de problemas y la búsqueda de soluciones racionales para alcanzar de manera sustentable los objetivos de abastecimiento de esos esenciales productos. Ello requiere de capacidades humanas e institucionales, para junto con los productores desarrollar los conocimientos necesarios para solidificar ese proceso, realizando investigación, validación y transferencia, a la vez que se establece un fluido intercambio de conocimientos, entre los participantes. La guayaba en el Zulia, principal productor de esa fruta en

Venezuela, es un buen caso de análisis para entender logros y fallas de esos procesos agroproductivos, especialmente en aspectos tan incidentes como los fitosanitarios.

A continuación, desglosamos los aspectos fundamentales identificados en el manejo del problema de la MBG en Venezuela, específicamente en las zonas productoras alrededor de la cuenca del Lago de Maracaibo.

Control biológico

Por su preexistencia, y ser los EN importantes componentes de las cadenas de consumo dentro de los sistemas vegetacionales, el CBn de artrópodos (*sensu stricto*: insectos y ácaros) fitófagos, constituyen el primer factor a ser tomado en cuenta en el desarrollo de programas de manejo integrado de “plagas” agrícolas, habida cuenta de su inocuidad ambiental. Las restantes alternativas de manejo, deben ser consideradas para complementar la acción de los EN, asegurándose en lo posible de no interferir con sus efectos. Entiéndase que esta consideración implica las magnitudes espacio temporales dentro de las cuales evoluciona el sistema agroproductivo. No se refiere a las respuestas inmediatas a los problemas fitosanitarios que se presentan. En otras palabras, no espere tener problemas de “plagas” para buscar desesperadamente un agente de CB. Es indispensable que en la medida que avanzan en el tiempo y espacio los sistemas agroproductivos, se desarrollen los conocimientos básicos de sus estructuras y funciona-

Tabla 1. Depredadores y parasitoides asociados con *Capulnia linarosae* en Venezuela y Colombia.

Depredadores	Referencias
Coleoptera: Coccinellidae	
<i>Azya orbiger</i>	1, 3
<i>Curinus colombianus</i>	1, 4 (citado como sp. 2)
<i>Pentinia egen</i>	1, 4 (citado como sp. 1)
<i>Chilocorus cacti</i> (Linnaeus, 1767)	1, 2, 5 (foto)
<i>Cryptognatha auriculata</i>	2, 4, 5 (foto)
<i>Cleothera oerata</i>	4
<i>Cryptolaemus montrouzieri</i> (Mulsan)	2
Neuroptera: Chrysopidae	
<i>Ceraeochrysa</i>	1 (citado como Chrysopidae), 4
Diptera: Syrphidae	
<i>Leucopodella gracilis</i> (Williston, 1891)	1 (citado como <i>Ocyptamus</i>), 4
Parasitoides	
Hymenoptera: Encyrtidae	
<i>Metaphycus marensis</i> Chirinos & Kondo, 2019	1 (citado como Encyrtidae y momias) 2, 4, 6, 7
<i>Cheyloneurus</i> sp.	4 (hiperparasitoide de <i>M. marensis</i>)
Otros aparentes hiperparasitoides	
<i>Ableurus</i> sp. (Aphelinidae); <i>Signiphora</i> sp. (Signiphoridae); <i>Horismenus</i> sp.? y sp. 1 (Eulophidae)	4

Referencias: 1. Cermeli & Geraud-Pouey 1997; 2. Geraud-Pouey *et al.* 2001b 3. Kondo *et al.* 2016; 4. Romay *et al.* 2017; 5. Ramos 2018; 6. Chirinos *et al.* 2006; 7. Chirinos & Kondo 2019.

miento, considerando la diversidad de sus biocomunidades. Esto requiere generar progresivamente una estructura de conocimientos bioecológicos y tecnológicos que haga predecible a esos sistemas. Esta estructura de generación de conocimiento, generalmente se extralimita a las funciones más inmediatas de los productores y sus unidades de producción (fincas, parcelas, comunas, entre otras) aunque sus participaciones sean muy importantes y deseables.

Durante las altas infestaciones ocurridas al principio de las colonizaciones de huertos por *C. linarosae*, la gran disponibilidad de “presas” propició la concurrencia de depredadores generalistas, en diversidad y poblaciones considerables. No obstante, durante los primeros años no observamos parasitoides. Si bien la depredación disminuyó en cierto grado las infestaciones por el fitófago, sus niveles y fluctuaciones poblacionales aun suficientemente altas, seguían causando daños a las plantas, incrementado en parte por el gusano barrenador de la corteza.

La entrada en escena del parasitoide *M. marensis* acentuó la disminución en las poblaciones de *C. linarosae* sobre guayabo. A partir de entonces (1996), desaparecieron las iniciales grandes y densas colonias de MBG sobre tallos y ramas principales, permaneciendo infestaciones más ligeras en ramas secundarias y de la periferia de las copas de los árboles. Finalmente, se redujo a eventuales infestaciones en algunas plantas esparcidas dentro de los huertos, e inclusive con frecuencia muy localizadas dentro de la planta, generalmente en ramificaciones primarias conocidas como “chupones”. Esto solía ocurrir en los huertos cuando los balances poblacionales de la entomofauna, no eran alterados por uso irracional de plaguicidas, especialmente organosintéticos. Así se puede dividir la historia de la *C. linarosae* como plaga del guayabo en dos etapas, antes y después de *M. marensis* (Chirinos *et al.* 2017).

Si bien los depredadores son capaces de reducir la abundancia de sus “presas” cuando existen altas infestaciones, los parasitoides tienden a causar mortalidad complementaria a bajos niveles poblacionales de sus hospederos (Stiling & Ornelissen 2005), a los cuales son usualmente capaces de mantenerlos (Chirinos 2004, cap. IV). Por su mayor necesidad de consumo de presas para completar desarrollo y mantener reproducción, los depredadores se hacen notorios cuando ocurren altas poblaciones de las presas, a consecuencia de algún desequilibrio, pero por falta de sustento, no pueden mantener su efecto a bajas poblaciones de las mismas. Mientras que los parasitoides, por esa correspondencia generacional de uno a uno con el hospedero (una generación completa del parasitoide se desarrolla a expensas de una sola generación del hospedero), tienden a ser mucho más específicos, acompañado por mayor capacidad de búsqueda de estos, lo que les permite funcio-

nar a niveles poblacionales considerablemente más bajos del insecto hospedero, a los cuales tienden a mantenerlos. Esas particularidades de ambos grupos de entomófagos, les permite complementarse en sus efectos en el control del artrópodo fitófago presa/hospedero, tendente a mantener los equilibrios poblacionales dentro del huerto, como bio-comunidad (Chirinos *et al.* 2004, cap. IV, p. 92).

Metaphycus marensis es un endoparasitoide gregario facultativo, dependiendo del tamaño del insecto hospedero; es solitario en N2 hembras y machos (hospederos pequeños), pero es generalmente gregario en hembras adultas de *C. linarosae* (hospedero más grande). Los hospederos muertos por parasitismo, se momifican, mostrando exteriormente los puparios del parasitoide. Detalles de la bioecología y taxonomía de *M. marensis* han sido presentados por Chirinos (2004), Geraud-Pouey *et al.* (2001a), Chirinos & Kondo (2019) y Chirinos *et al.* (2020). Mediante estudios en laboratorio y campo, del parasitismo ejercido por *M. marensis* sobre *C. linarosae*, se detectaron dos factores de potencial interferencia. Se trata de encapsulación de huevos y larvas jóvenes del parasitoide dentro del hospedero (Chirinos *et al.* 2006) e hiperparasitismo (parasitismo del parasitoide primario por parasitoides secundarios) (Romay *et al.* 2016). Ante estos casos, a primera vista, hay la tendencia a dudar de la efectividad del parasitoide. El hiperparasitismo frecuentemente forma parte de las cadenas y redes de consumo, dentro de las biocomunidades, sin limitar considerablemente el efecto de los parasitoides primarios.

En el caso de encapsulación (de huevos y larvas jóvenes del parasitoide), un mecanismo de respuesta inmunológica de defensa del hospedero a un endoparasitoide, los resultados demuestran que, si bien ese mecanismo de defensa afecta en cierto grado la proporción de parasitoides sobrevivientes dentro del hospedero y consecuentemente sus poblaciones, su interferencia con la efectividad del parasitismo es considerablemente menor, puesto que debido al gregarismo de *M. marensis*, generalmente solo una proporción de los huevos o larvas jóvenes son encapsulados, no eliminando el efecto de control de ese hospedero, ejercido por los sobrevivientes (Chirinos *et al.* 2006). Esto se traduce en bajos porcentajes de efectividad de encapsulación (% EE= cuan efectiva es la encapsulación para impedir que ese hospedero muera parasitado). Las citadas evaluaciones de laboratorio y campo, demostraron que cuando experimentalmente se parte de cohortes de edades uniformes del hospedero, en cualquiera de los dos casos, el % EE tiende a ser mayor a cuando se evalúan en poblaciones naturales del hospedero con generaciones superpuestas, alrededor de 16% y 7% respectivamente; valores considerados bajos los cuales no arriesgan la efectividad del parasitoide

(Chirinos *et al.* 2006). Si además comparamos los tiempos generacionales de *C. linarosae* (45,37 días) (Chirinos 2000) con el de *M. marensis* (13,9 días) (Chirinos 2004, cap. II, p. 52; Chirinos *et al.* 2020), vemos que 3,26 generaciones del parasitoide pueden ocurrir durante una del hospedero, lo cual tiende a compensar la baja fecundidad y corto tiempo reproductivo de la hembra del parasitoide. Se añade favorablemente a esto, una proporción de sexos hembra: macho de 1,5-2,24, donde las hembras se aparean una sola vez, mientras que los machos suelen copular con varias hembras, lo que dada su reproducción arrenotoónica, tiende a asegurar la continua existencia de hembras reproductoras. Todo combinado y considerando la continua superposición generacional del hospedero, inclusive a bajas poblaciones, esta combinación de factores suma en favor de la efectividad del parasitoide y permiten entender el marcado impacto que ha tenido *M. marensis* en ayudar a reducir las infestaciones por *C. linarosae*.

Ambos factores, encapsulación e hiperparasitoides, no parecen afectar mayormente la eficiencia del parasitismo por *M. marensis*, manteniéndose este como un importante factor de CBn, y responsable por el mantenimiento de equilibrio a bajos niveles poblacionales del hospedero, cuando no es interferido por plaguicidas o alguna práctica cultural inapropiada como podas excesivas. No obstante, el CBn de *C. linarosae* incluyendo depredadores, parasitoides y entomopatógenos, debe ser estudiado con más consistencia a lo largo de tiempos agronómicos, partiendo desde viveros, desarrollo y producción en campo. Mucho ayudaría conocer la situación de parasitismo en las otras especies neotropicales de *Capulinia*.

Prácticas culturales: propagación, conducción del crecimiento y conformación de las plantas

La gran mayoría de los huertos de guayaba de la cuenca del Lago de Maracaibo, se establecieron con plantas propagadas por semilla (pie franco). El rápido desarrollo vegetativo, facilitado por amplia distancia de siembra (6×6 m, o mayores), en vuelta de 3-4 años había generado árboles de unos 3 m de altura o más. Esto se acentuó en las zonas suroriental y sur de la cuenca del lago de Maracaibo, debido a las mejores condiciones para el desarrollo vegetal. Ante la falta de experiencias, los agricultores trataban de contener tardíamente el crecimiento con podas drásticas, con frecuencia convertidas en “mutilaciones”, generando árboles con copas ralas y deformes. Además de disminuir la producción, eso reduce la capacidad de albergar entomofauna diversificada, en especies y funciones tróficas, desarrollada a lo largo de la sucesión ecológica desde los inicios del huerto. La reducción drástica de biomasa vegetal, desequilibra a las comunidades de artrópodos que se han

generado en esos huertos paulatinamente al avanzar el desarrollo vegetal. La recuperación de ese equilibrio pasa por el reinicio parcial de esa sucesión ecológica, comenzando por la recuperación de los fitófagos, seguido de sus EN, a la par que se recupera la biomasa de los árboles. En algunos casos se requeriría podas reconstructivas de los árboles.

Para evitar esos cambios bruscos, es altamente recomendable conducir el desarrollo de la copa de los árboles con podas de formación y subsiguientes despuntes de ramas, a partir de los primeros meses postrasplante, continuando los despuntes periódicamente, de manera de lograr copas compactas de poca altura y diámetro, y reducir las distancias de siembra (F. Geraud-Pouey, información no publicada). El CBn, tiende a equilibrarse en huertos con árboles de copas densas. Así mismo, estas condiciones de alta densidad vegetacional en los viveros, por las plantas en bolsas creciendo juntas, también favorece al mantenimiento de EN.

Plaguicidas, tratamiento pretrasplante y postrasplante

Dado lo impactante de las iniciales infestaciones por MBG, fue indispensable tratar de controlarla con insecticidas químicos (Chirinos-Torres *et al.* 2000) y de otras naturalezas (Chirinos *et al.* 2007). No obstante, la falta de capacidades institucionales no facilitó la atención a los productores a través de programas diseñados para acompañarlos y comunicarles avances del conocimiento producto de investigación, acerca de la disminución de ese problema fitosanitario, a consecuencia del CBn. El desconocimiento de esta situación, y el temor que dejaron entre los agricultores las primeras infestaciones por la MBG en la Planicie de Maracaibo, mantuvieron la tendencia a depender de la aplicación de insecticidas ante cualquier leve infestación, haciendo innecesariamente aplicaciones generalizadas a todo el huerto, lo cual causa continuo desbalance en el CBn. Los desbalances así causados, aumentan “la necesidad” de repetir aplicaciones, inclusive cada 15 días y hasta semanalmente en algunos casos, cuando en verdad en los huertos en producción (3 años o más) no se requieren más que alguna que otra aspersión a lo largo del año, muy dirigida a los pocos árboles que muestran alguna infestación y específicamente a aquellas ramas severamente infestadas (Chirinos & Geraud-Pouey 2011). Por esa razón, es importante la continua supervisión de huertos para detectar la presencia de EN en esos puntos de infestación, lo cual sirve para recuperar el CBn y el consecuente equilibrio ecológico en esas biocomunidades.

Solo en el caso de huertos jóvenes (primeros dos años postrasplante), hasta el inicio de la edad productiva (floración y fructificación mercadeable, unos tres años), puede ser necesario proteger plantas infestadas por este insecto.

Las plantas poco desarrolladas no proporcionan un buen ambiente para una suficiente diversidad entomofaunística y por ende de EN, por lo que las infestaciones por fitófagos (MBG y otros) tienden a ser más notorias y podrían afectar el desarrollo de aquellas plantas infestadas. En consecuencia, es recomendable en los viveros, aplicar insecticidas sistémicos absorbibles por la raíz (ej.: neonicotinoides), en el agua de riego de las plantas en bolsas (imbibición del sustrato), durante las 48 h previas al trasplante en campo. Eso provee protección prolongada contra insectos chupadores de savia, pero no afecta directamente a los insectos benéficos que se albergan sobre la planta, porque el insecticida va por dentro de los vasos conductores de savia, especialmente el floema, afectando mayormente a insectos chupadores (Chirinos *et al.* 2011) y probablemente a nematodos.

Estas aplicaciones pretrasplante, constituyen uno de los pocos casos en que se justifica la aplicación “preventiva” de insecticida, puesto que, en zonas productoras de este frutal, es probable que durante la fase inicial del crecimiento de las plantas ocurra alguna infestación, por mecanismos arriba explicados. Las aplicaciones al pie de la planta (área de raíces de absorción) se pueden repetir después del trasplante, muy selectivamente en plantas que comiencen a ser notoriamente infestadas, después de 30 o 40 días, cuando disminuye el efecto del insecticida aplicado pretrasplante. Esta alternativa, ha demostrado efectividad para interferir con la transmisión de Begomovirus por moscas blancas del complejo *Bemisia tabaci* (Gennadius) en tomate, después del trasplante (Chirinos *et al.* 2011), un problema fitosanitario muy agresivo. El Imidacloprid y el Clorpirifós (no sistémico) también mostraron efectividad para controlar a la MBG, asperjados en pequeñas plantas artificialmente infestadas en experimentos de laboratorio y umbráculo (Chirinos *et al.* 2007). En caso de no disponer de este tipo de insecticidas sistémicos, se debe estar alerta revisando continuamente el huerto después de trasplantado y hacer aplicaciones de insecticidas de contacto, solo en aquellas plantas que lo ameriten. Estos tratamientos con insecticidas, solo cuando sean necesarios, resultan muy selectivos, ya que evitan que el insecto dañe a las plantas jóvenes sin alterar considerablemente la acción de EN y por ende el equilibrio en la entomofauna del huerto.

Los riesgos de efectos nocivos contra insectos polinizadores, especialmente la abeja melífera, *Apis mellifera* L. (1758) (Hymenoptera: Apidae), de utilizar productos sistémicos aplicados pretrasplante, deben ser considerados. Si bien bajo esta modalidad de tratamiento, los polinizadores al igual que los EN, no están directamente expuestos a esos insecticidas, por sus efectos sistémicos se les consigue a bajas concentraciones subletales en néctar y polen, cuyos efectos ha generado importantes controversias entre

la industria agroquímica y agroecólogos o ambientalistas en el mundo entero (Freitas *et al.* 2010). No obstante, la aplicación pretrasplante en viveros por imbibición aquí referida, escaparía a cualquier riesgo de esa naturaleza, puesto que la producción de flores de los guayabos, se inician varios meses posteriores al trasplante en campo, cuando a consecuencia de la metabolización ya no quedan residuos de esos químicos. En caso de sentirse “obligado” a repetir alguna aplicación postrasplante, generalmente las infestaciones suelen ser muy puntuales, y pueden ser tratadas de igual manera, lo cual significa una apreciable dispersión del riesgo de intoxicación para los polinizadores.

CONCLUSIONES

Conocer el origen de artrópodos fitófagos de importancia fitosanitaria es de considerable relevancia, dado que allí es donde se encuentran los EN evolucionados con esas especies, principales factores del Control Biológico de las mismas. Así mismo permite trazar los caminos seguidos para convertirse en problemas, de modo de tomar previsiones para futuros casos.

La MBG parece presentarnos un nuevo caso de una “plaga” agrícola originada al pasarse un insecto de su hospedera primaria, posiblemente silvestre, a una cultivada, no necesariamente muy cercana taxonómicamente. No obstante, este caso plantea nuevas particularidades. No conocemos con precisión su origen geográfico ni la planta hospedera sobre la cual evolucionó. Cuando se ha tratado de artrópodos fitófagos provenientes de especies de plantas silvestres, colonizando especies cultivadas, generalmente estas pertenecen al mismo género de plantas y se trata de fitófagos capaces de sobrevivir y reproducirse sobre apreciable número de especies dentro de ese género o géneros cercanos, a pesar de existir considerables variaciones fitoquímicas, como es el caso de *L. descemlineata* y solanáceas con diferentes sustancias alcaloides potencialmente tóxicas según las especies.

Hasta ahora, *C. linarosae* se ha comportado como un fitófago altamente dependiente de una sola planta hospedera, *P. guajava*, la cual aparentemente no es su especie de hospedera original. No obstante, por el conocimiento del género *Capulinia* y su biogeografía, probablemente *C. linarosae* evolucionó asociada con alguna mirtácea silvestre en alguna zona un tanto puntual, separada de *P. guajava* a pesar de estar dentro del Neotrópico, la región biogeográfica de origen de esta especie de planta. El encuentro entre el insecto y la planta, pudiese haber ocurrido en tiempos antropológicamente históricos, a consecuencia de acción humana.

La repentina detección de *C. linarosae* en Venezuela en 1993, siendo previamente desconocido en el mundo,

aunada a su posible existencia en Puerto Ayacucho, estado Amazonas, cuatro décadas antes, seguido del encuentro en 1996, de su parasitoide *M. marensis*, en buena parte de su distribución geográfica, sugieren un corto trayecto y tiempo de dispersión y colonización de los nuevos territorios por ambas especies, posterior a haber sobrepasado posibles barreras geográficas. Ello sugiere un origen al menos muy cercano a nuestra geografía nacional, de no ser dentro de esta.

Los Coccoidea por razones de sus limitadas capacidades de dispersión, lo cual hace impredecible la ubicación de hospedero adecuado para sobrevivir y reproducirse, tienden a ser poco específicos. La MGB parece ser una excepción, su alta especificidad por la guayaba dentro del género *Psidium*, resulta muy particular, pero aparentemente no es producto de coevolución (*sensu* Torres 2009) insecto-planta. No obstante, resulta muy casual, el haberse encontrado con una especie de planta hospedera con características que permitiera adaptarse ventajosamente a ella, la cual, además ha estado ampliamente disponible por sus condiciones agroproductiva.

El impacto de *C. linarosae* en el complejo fitosanitario de la guayaba, resalta que no es procedente singularizar los problemas causados por diferentes especies de organismos consumidores de la planta. Tanto el estudio de la diversidad de especies e interacciones tróficas dentro del huerto como biocomunidad, así como en cualquier otro sistema agroproductivo, deben ser considerados en su integralidad, de manera de no producir choque entre los manejos de cada caso.

Aunque *C. linarosae* ha sido objeto de considerable investigación, dilucidar su origen de seguro abrirá nuevas vías a investigaciones que permitirán ampliar el entendimiento de casos tan particulares como este. Para ello hay que salir a explorar.

AGRADECIMIENTOS

A Jhonael Ramos (Valle de la Pascua, Guárico, Venezuela) quien al consultarnos por la red nos incentivó a escribir un artículo divulgativo (pendiente) que terminó siendo esta otra cosa. A Manuel Suzzarini (Maracaibo, Zulia, Venezuela), cuya fortuita información, tempranamente despertó nuestra curiosidad y proporcionó elementos conducentes al probable origen geográfico de este insecto. A los Geraud Velazco (Muscat, Sultanato de Omán), dentro de cuyo calor familiar y disponibilidades comunicacionales iniciamos esta tarea que se terminó en Maracaibo, donde gracias a los Monzón Geraud, pudimos seguir disponiendo de esas facilidades tecnológicas y otras solidaridades. A los compañeros de la Asociación Cooperativa Simón Ro-

dríguez para el Conocimiento Libre (Maracaibo), quienes siempre han estado solidariamente disponibles para sacarnos de nuestros elementales atolladeros cibernéticos.

Especial reconocimiento a Dorys T. Chirinos (Manta, Manabí, Ecuador) por el gran aporte al conocimiento de este problema entomológico, como investigadora dentro de nuestro grupo de trabajo, por más de dos décadas; aunque declinó su merecida coautoría, su revisión crítica del manuscrito fue una invalorable colaboración. Las versiones del manuscrito por las cuales evolucionó este artículo, fueron también revisadas por Ángel Luis Viloria (promotor y orientador de esta publicación) y José Vicente Hernández (San Antonio de los Altos), Pedro Sánchez (Guatire, Miranda, Venezuela), Mario Cermeli, orientador de mis inicios como entomólogo agrícola (Maracay, Aragua), Jorge M. González (Austin, Texas, EEUU), haciendo valiosos aportes y Juan Vergara (Maracaibo), quien además nos colaboró con su experticia editorial científica. Gisela Rivero, Merylyn Marín y Carlos E. Fernández (Maracaibo) proporcionaron valiosas orientaciones en Botánica, Fisiología-desarrollo vegetal y Agronomía de la guayaba. Liseth Bastidas y Juan E. Geraud-Chirinos (Maracaibo), ayudaron en el análisis de nuestros enfoques del problema, y aportaron interesantes observaciones. De la experticia agronómica de campo de Rommer “Paco” Simancas (Maracaibo) y José E. Martínez Guarda (Sta. María, Zamora, Aragua), siempre nos servimos para calibrar nuestros enfoques “científicos” de estos problemas agronómicos con los cuales ellos lidian a diario. Nuestro mayor agradecimiento a todos.

REFERENCIAS

- Alyokhin, A. 2009. Colorado Potato Beetle management on potatoes: current challenges and future prospects. *Fruit, Vegetable and Cereal Science and Biotechnology*, 3(special issue 1): 10–19.
- Araujo, F., S. Quintero, J. Salas, J. Villalobos & J. Casanova. 1997. Crecimiento y acumulación de nutrientes del fruto de guayaba (*Psidium guajava* L.) del tipo Criolla Roja en la planicie de Maracaibo *Revista de la Facultad de Agronomía (Universidad del Zulia)* 14: 315–328.
- Avelar-Mejía, J. J., D. Téliz-Ortiz & E. Zavaleta-Mejía. 2001. Patógenos asociados con el “Declinamiento del guayabo”. *Revista Mexicana de Fitopatología* 19: 223–229.
- Babatola, J. & E. Oyedunmade. 1992. Host-parasite relationships of *Psidium guajava* and *Meloidogyne incognita*. *Nematologica Mediterránea* 20: 233–235.
- Camacho-Molina J., P. Güerere-Pereira & M. Quirós de González. 2002. Insectos y ácaros del guayabo (*Psidium guajava* L.) en plantaciones comerciales del estado Zulia, Venezuela. *Maracaibo Revista de la Facultad de Agronomía (Universidad del Zulia)* 19: 140–148.

- Casagrande, R. A. 1985. The "Iowa" Potato Beetle, its discovery and spread to Potatoes. *Bulletin of the Entomological Society of America* 31: 27–29.
- Cassasa, A. M., J. M. Matheus, R. Crozzoli & A. Casanova. 1996. Control químico de *Meloidogyne* spp. en el cultivo del guayabo (*Psidium guajava* L.) en el Municipio Mara del Estado Zulia, Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía (Universidad del Zulia)* 13: 303–312.
- Cermeli, M. & F. Geraud-Pouey. 1997. *Capulinia* sp. cercana a *jaboticabae* von Ihering (Homoptera: Coccoidea, Eriococcidae) nueva plaga del guayabo en Venezuela. *Agronomía Tropical* 47: 115–123.
- Chi H. & H. Liu. 1985. Two new methods for the study of insect populations ecology. *Bulletin of the Institute of Zoology, Academia Sinica* 24: 225–240.
- Chirinos, D. T. 2000. *Biología de la mota blanca del guayabo, Capulinia sp. cercana a jaboticabae von Ihering y su potencial de desarrollo de poblaciones sobre varias especies de Psidium*. Maracay: Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, 67 pp. [Tesis de Maestría].
- Chirinos, D. T. 2004. *Aspectos morfológicos y bioecológicos de Metaphycus sp. (Hymenoptera: Encyrtidae) y las implicaciones de este y otros enemigos naturales en la regulación de poblaciones de Capulinia sp. (Hemiptera: Eriococcidae) en guayabo, Psidium guajava L.* Maracay: Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, 126 pp. [Tesis Doctoral].
- Chirinos, D. T., R. Castro, J. Castro, I. Pérez-Almeida & T. Kondo. 2020. Biology and life table parameters of *Metaphycus marensis* Chirinos & Kondo, 2019, an encyrtid parasitoid of guava cottony scale in Venezuela. *Journal of Entomological and Acarological Research* 52: 19–25.
- Chirinos, D. T. & F. Geraud-Pouey. 2011. El manejo de plagas agrícolas en Venezuela. Reflexiones y análisis sobre algunos casos. *Interciencia* 36: 192–199.
- Chirinos, D. T., F. Geraud-Pouey, L. Bastidas, M. García & Y. Sánchez. 2007. Efecto de algunos insecticidas sobre la mota blanca del guayabo, *Capulinia* sp. (Hemiptera: Eriococcidae). *Interciencia* 32: 547–553.
- Chirinos, D. T., F. Geraud-Pouey & L. Caltagirone. 2006. Encapsulación de *Metaphycus* sp. (Hymenoptera: Encyrtidae) por su hospedero, *Capulinia* sp. (Hemiptera: Eriococcidae). *Entomotropica* 21: 91–103.
- Chirinos, D. T., F. Geraud-Pouey & G. Romay. 2003. Duración de desarrollo y estadísticos poblacionales de *Capulinia* n. sp. sobre varias especies de *Psidium*. *Entomotropica* 18: 7–20.
- Chirinos, D. T., F. Geraud-Pouey & G. Romay. 2004. Desarrollo y reproducción de *Capulinia* n. sp. cercana a *jaboticabae* von Ihering (Hemiptera: Eriococcidae) sobre guayabo. *Entomotropica* 19: 1–8.
- Chirinos, D. T. & T. Kondo. 2019. Description and biological studies of a new species of *Metaphycus* Mercet, 1917 (Hymenoptera: Encyrtidae), a parasitoid of *Capulinia linarosae* Kondo & Gullan. *International Journal of Insect Science* 11: 1–9.
- Chirinos, D. T., M. G. Paradiso, R. Dávila & F. Geraud-Pouey. 2011. Interferencia en la transmisión del Tomato Venezuela Virus (ToVEV) por *Bemisia tabaci* con imidacloprid. *Revista de la Facultad de Agronomía (Universidad del Zulia)* 28(supl. 1): 73–82.
- Chirinos, D. T., G. Romay, C. Fernández & R. Castro. 2017. *Capulinia linarosae* Kondo y Gullan, 2016: historia y situación actual como plaga del guayabo, *Psidium guajava* L. en Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía (Universidad del Zulia)* 34: 397–427.
- Chirinos-Torres, L., F. Geraud-Pouey, D. T. Chirinos, C. Fernández, N. Guerrero, M. Polanco, G. Fernández & R. Fuenmayor. 2000. Efecto de insecticidas sobre la mota blanca del guayabo, *Capulinia* sp. (Hemiptera: Eriococcidae) en el municipio Mara, estado Zulia, Venezuela. *Boletín de Entomología Venezolana* 15: 1–16.
- CONABIO. 2020. *Psidium guajava* Publicado en: *Species Plantarum* 1: 470. 1753. pdf http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/info_especies/arboles/doctos/52-myrta3m. Leído: 10 noviembre 2020.
- Crozzoli, R., A. Casassa, D. Rivas & J. Matheus. 1991. Nematodos fitoparásitos asociados al cultivo del guayabo en el estado Zulia - Venezuela. *Fitopatología Venezolana* 4: 2–6.
- Dawson, G. 1960. *Los alimentos vegetales que América dio al mundo*. Serie Técnica y Didáctica No. 8. La Plata: Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 68 pp.
- Deen, B. 2016. Centers of Fruits Origin and N. I. Vavilov. AGRIHORTOEDUCATION.com; <https://www.agrihortoeducation.com/2016/07/centers-of-fruits-origin-and-n-i-vavilov.html>. Leído: 16 marzo 2021.
- Delfin Guillaumín, M. 2011. Historia de la guayaba, una sabrosa y curativa fruta. In: O.N.G. Grupo Gastronomas (ed.). *Historia de la cocina y la gastronomía*. <https://www.historiacocina.com/historia/articulos/guayaba.htm>
- Douglas, A. E. 2006. Phloem-sap feeding by animals: problems and solutions. *Journal of Experimental Botany* 57(4): 747–754.
- Ewel, J. & A. Madriz. 1968. *Zonas de vida de Venezuela*. Caracas: Ministerio de Agricultura y Cría, 264 pp.
- Fernández de Oviedo y Valdés, G. 1851-1855 [1535]. *Historia general y natural de las Indias, islas y Tierra-Firme del Mar Océano*. [Edición de José Amador de los Ríos], 4 vols. Madrid: Imprenta de la Real Academia de la Historia, 632 pp.
- Flint, M. L. & R. van den Bosch. 1981. *Introduction to integrated pest management*. New York and London: Plenum Press, 240 pp.
- Freitas, B. M. & J. Nunes. 2010. Efeito sub-letais dos pesticidas agrícolas e seus impactos no manejo de polinizadores dos agroecossistemas brasileiros. *Oecologia Australis* 4: 282–298.
- García Morales, M. B. Denno, D. R. Miller, G. L. Miller, Y. Bendov & N. B. Hardy. 2016. *ScaleNet: a literature-based model of scale insect biology and systematics*. Database update, 2016, 1–5 doi: 10.1093/database/bav118. <http://scalenet.info>.

- Geraud-Pouey, F. & D. T. Chirinos. 1999. Desarrollo poblacional de la mota blanca, *Capulinia* sp. (Hemiptera: Eriococcidae) sobre tres especies de *Psidium* bajo condiciones de laboratorio. *Revista de la Facultad de Agronomía (Universidad del Zulia)* 16(supl. 1): 76–81.
- Geraud-Pouey, F., D. T. Chirinos, M. Cermeli & L. Chirinos-Torres. 1997. La mota blanca del guayabo, *Capulinia* sp., en Venezuela. La solución llegó por donde vino el problema. *XV Congreso Venezolano de Entomología. Sociedad Venezolana de Entomología. Trujillo, Venezuela. Julio 5-9. Resúmenes*, pp. 55. (También en *VII Jornadas Científico-Técnicas de la Facultad de Agronomía, LUZ, Maracaibo, Venezuela. Noviembre 2-7. Compendio*. pp. 45).
- Geraud-Pouey, F., R. Aguirre, Y. Bravo, J. Quintero & D. T. Chirinos. 2001b. Efectividad de *Metaphycus* sp. (Hymenoptera: Encyrtidae) para regular las poblaciones de *Capulinia* sp. cercana a *jaboticabae* von Ihering (Hemiptera: Eriococcidae). *Entomotropica* 16: 165–171.
- Geraud-Pouey, F., D. T. Chirinos & G. Romay. 2001a. Efecto físico de las exfoliaciones de la corteza del guayabo sobre *Capulinia* sp. cercana a *jaboticabae* von Ihering (Hemiptera: Eriococcidae). *Entomotropica* 16: 21–27.
- Güerere, P. 1984. *Lista preliminar de los insectos plagas del guayabo* (*Psidium guajava* L.). Maracaibo: La Universidad del Zulia, Facultad de Agronomía, 111 pp. [Tesis de Grado].
- Gullan, P. J. M. Koszta. 1997. Adaptations in scale insects. *Annual Review of Entomology* 42: 23–50.
- Gullan, P. J. & J. H. Martin. 2009. Sternotrhynga. pp. 957–967. In: Resh, V. H. & R. T. Cardé (eds.). *Encyclopedia of insects* (2nd ed.). New York / Amsterdam: Elsevier, Inc.
- Katiyar K. P. 1979. *Estudios bioecológicos y de combate la mosca de la fruta. Unidad Técnica Fitosanitaria, IIA. Facultad de Agronomía - Ministerio de Agricultura y Cría - Fondo de Desarrollo Frutícola. 1973. 1979. Informe Final. 160 p.*
- Kondo T., P. J. Gullan & L. G. Cook. 2016. A review of the genus *Capulinia* Signoret (Hemiptera: Coccoidea: Eriococcidae) with description of two new species. *Zootaxa* 4111: 471–491.
- Magsig-Castillo, J., J. G. Morse, G. P. Walker, J. L. Bi, P. F. Rugman-Jones & R. Stouthamer. 2010. Phoretic dispersal of armored scale crawlers (Hemiptera: Diaspididae). *Journal of Economic Entomology* 103: 1172–1179.
- Mendes Pereira, F. & S. A. de Bortoli. 1998. Pragas da Goiabeira. pp. 119–130. In: Braga Sobrinho, R., J. E. Cardoso & F. das C. O. Freire (eds.). *Pragas de fruteiras tropicais de importância agroindustrial*. Brasília: Embrapa-CNPAT.
- Montiel, A., R. Santos & F. Geraud-Pouey. 1997. Problemas fitopatológicos relevantes en huertos de guayaba, *Psidium guajava* L., en la Planicie de Maracaibo. *XIII Jornadas Agronómicas. Sociedad Venezolana de Ingenieros Agrónomos. Maracay, Venezuela. Julio 28-agosto 2. Resúmenes*, pp. 165.
- Montiel, M. 2019. Calidad del agua de riego en los acuíferos de la cuenca del Lago de Maracaibo, Venezuela. *REDIELUZ* 9: 76–84.
- Pereira, F. M., M. Usman, N. A. Mayer, J. C. Nachtigal, O. R. Mbongeni Maphanga & S. Willemse. 2016. Advances in guava propagation. *Revista Brasileira de Fruticultura* 39: 1–24 (e-358).
- Ramos, A. A. 2018. *Lineamientos generales para el manejo integrado de la mota blanca de la guayaba, Capulinia linarosae Kondo y Gullan (Hemiptera: Eriococcidae)*. Bogotá: Instituto Colombiano Agropecuario (ICA), 20 pp.
- Romay, G., C. E. Fernández, R. Castro & D. T. Chirinos. 2016. Diversidad de enemigos naturales asociados con *Capulinia linarosae* Kondo y Gullan, 2016. *El Misionero del Agro* 1: 78–88.
- Rubio, E. 1974. Insectos que atacan algunos frutales del estado Zulia, Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía (Universidad del Zulia)* 2: 7–33.
- Russo, N. J., C. A. S.-J. Cheah & M. W. Tingle. 2016. Experimental evidence for branch-to-bird transfer as a mechanism for avian dispersal of the hemlock woolly adelgid (Hemiptera: Adelgidae). *Environmental Entomology* 45: 1107–1114.
- Shady-Solis, R., J. Haas & W. Creamer. 2001. Dating Caral, a preceramic site in the Supe Valley on the central coast of Peru. *Science* 292(5517): 723–726.
- Sharma, A., A. N. Khan, S. Subrahmanyam, A. Raman, G. S. Taylor & M. J. Fletcher. 2013. Salivary proteins of plant-feeding hemipteroids – implication in phytophagy. *Bulletin of Entomological Research* 104: 117–136.
- Stiling, P. & T. Cornelissen. 2005. What makes a successful bio-control agent? A meta-analysis of biological control agent performance. *Biological Control* 34: 236–246.
- Suárez, H. Z., L. C. Rosales, A. Rondón & M. S. González. 1999. Histopatología de raíces de *Psidium guajava* atacadas por el nematodo *Meloidogyne incognita* raza 1 y los hongos *Macrophomina phaseolina* y *Fusarium oxysporum*. *Fitopatología Venezolana* 11: 44–47.
- Tan, X., X. Xu, Y. Gao, Q. Yang, Y. Zhu, J. Wang, F. Wan & H. Zhou. 2016. Levels of salivary enzymes of *Apolygus lucorum* (Hemiptera: Miridae), from 1st instar nymph to adult, and their potential relation to bug feeding. *PLoS ONE* 11(12): e0168848.
- Torres, E. 2009. Ciento cincuenta años de pensamiento coevolutivo: la vida es una maraña de interacciones. *Acta Biológica Colombiana* 14 S: 231–246.
- Vásquez, J., C. Delgado, G. Contourier & C. D. M. Ferrero. 2002. Les insectes nuisibles au goyavier (*Psidium guajava* L.: Myrtaceae) en Amazonie péruvienne. *Fruits* 57: 323–334.
- Vavilov, N. I. 1992. *Origin and geography of cultivated plants*. [ed. by V. F. Dorofeyev; transl. by D. Love]. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 536 pp.

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:FD77F0F8-4196-4D8F-8654-135ED2F9FAD4>

“The *Hermeuptychia* Papers”

“Los papeles de *Hermeuptychia*”

Ángel L. Viloría

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

Correspondence: aviloría@ivic.gob.ve, sebastianviloriacarrizo@gmail.com

(Received: 15-11-2020 / Accepted: 28-02-2021 / Online: 15-10-2021)

ABSTRACT

Investigations on the nomenclature of the American butterfly genus *Hermeuptychia* Forster, 1964 (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae) yielded the reinstatement of three species, the proposal of four new combinations, and the recognition of eight new synonymies; mainly through the study and scrutiny of information published in scientific papers, books, and web pages; but also by the examination of its diversity represented in biological collections. The novel taxonomic arrangement proposed for this genus is as follows: *Hermeuptychia acmenis* (Hübner, 1823), **comb. nov.** (= *H. hermybius* Grishin, 2014, **syn. nov.**), *Hermeuptychia atalanta* (Butler, 1867), *Hermeuptychia camerta* (Cramer, 1780), **sp. restit., comb. nov.**, *Hermeuptychia canthe* (Hübner, [1811]), **sp. restit., comb. nov.** (= *Neonympha pimpla* C. Felder & R. Felder, 1862, **syn. nov.** = *Euptychia maimoune* Butler, 1870, **syn. nov.** = *Euptychia nana* Möschler, 1877, **syn. nov.**), *Hermeuptychia cauthus* (Godart, [1824]), **sp. restit., comb. nov.** (= *Hermeuptychia intricata* Grishin, 2014, **syn. nov.**), *Hermeuptychia cucullina* (Weymer, 1911), *Hermeuptychia gisella* (Hayward, 1957) (= *Hermeuptychia hermes* var. *hermesina* Forster, 1964, **syn. nov.** = *Hermeuptychia clara* Nakahara, Tan, Lamas & Willmott, 2016, **syn. nov.**), *Hermeuptychia harmonia* (Butler, 1867) (= *Euptychia calixta* Butler, 1877 = *Hermeuptychia callixta* Forster, 1964, **syn. nov.**), *Hermeuptychia hermes* (Fabricius, 1775) (= *Hermeuptychia hermes isabella* Anken, 1994), *Hermeuptychia lupita* (Reakirt, [1867]) and *Hermeuptychia sosybius* (Fabricius, 1793) (= *Hermeuptychia hermes kappeli* Anken, 1993).

Keywords: America, integrative taxonomy, Lepidoptera, nomenclature, Nymphalidae, Satyrinae.

RESUMEN

Investigaciones en la nomenclatura del género de mariposas americanas *Hermeuptychia* Forster, 1964 (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae), principalmente mediante el estudio y escrutinio de información publicada en artículos, páginas web y libros científicos, pero también en el examen de su diversidad representada en colecciones biológicas, arrojó la restitución de tres especies, la propuesta de cuatro nuevas combinaciones y el reconocimiento de ocho nuevas sinonimias. El nuevo arreglo taxonómico propuesto para este género es el siguiente: *Hermeuptychia acmenis* (Hübner, 1823), **comb. nov.** (= *H. hermybius* Grishin, 2014, **syn. nov.**), *Hermeuptychia atalanta* (Butler, 1867), *Hermeuptychia camerta* (Cramer, 1780), **sp. restit., comb. nov.**, *Hermeuptychia canthe* (Hübner, [1811]), **sp. restit., comb. nov.** (= *Neonympha pimpla* C. Felder & R. Felder, 1862, **syn. nov.** = *Euptychia maimoune* Butler, 1870, **syn. nov.** = *Euptychia nana* Möschler, 1877, **syn. nov.**), *Hermeuptychia cauthus* (Godart, [1824]), **sp. restit., comb. nov.** (= *Hermeuptychia intricata* Grishin, 2014, **syn. nov.**), *Hermeuptychia cucullina* (Weymer, 1911), *Hermeuptychia gisella* (Hayward, 1957) (= *Hermeuptychia hermes* var. *hermesina* Forster, 1964, **syn. nov.** = *Hermeuptychia clara* Nakahara, Tan, Lamas & Willmott, 2016, **syn. nov.**), *Hermeuptychia harmonia* (Butler, 1867) (= *Euptychia calixta* Butler, 1877 = *Hermeuptychia callixta* Forster, 1964, **syn. nov.**),

Hermeuptychia hermes (Fabricius, 1775) (= *Hermeuptychia hermes isabella* Anken, 1994), *Hermeuptychia lupita* (Reakirt, [1867]) y *Hermeuptychia sosybius* (Fabricius, 1793) (= *Hermeuptychia hermes kappeli* Anken, 1993).

Palabras clave: América, Lepidoptera, nomenclatura, Nymphalidae, Satyrinae, taxonomía integradora.

INTRODUCTION

The genus *Hermeuptychia* Forster, 1964 (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae) is only found in the American continent, at tropical and subtropical latitudes, and from sea level to around 2,500 m, in the equatorial Andes. It comprises a group of small-sized species of brown butterflies, characterized by possessing few external characteristics that determine their interspecific differences: basically, the dorsal surface of their wings is entirely fuscous and of limited usefulness for specific discrimination; the ventral basic pattern for all its taxa, which is developed over a brown background, is characterized by two darker discal lines (uniform or variably undulate) running more or less parallel to the outer margins, which are also delineated by fine submarginal and marginal lines. Darker marks develop over the veins that close the discal cell. They possess ocelli (usually black, ringed with ochraceous color, with a single silver white pupil) in the postdiscal region. There are six ocelli on the hindwing – exceptionally five in some individuals –, and a variable number on the forewing, from none to five. The male genital armature, which has been reasonably well studied has a dome-like tegumen, a lanceolate uncus, and well-developed brachia (subunci) that may reach the length of the uncus but are usually shorter. The saccus is digitiform and well-developed, and the valvae distinctively elongated, with the distal half thinner than the basal. The aedeagus is relatively thick and straight, devoid of particularities of taxonomic interest. Their female genitalia, known for two or three species, have so far been set aside as a very informative source of characters for comparative morphology.

The taxonomy of the species included in this genus goes as far back as J. C. Fabricius, who described the first known species from Brazil in 1775, *Papilio hermes*, the type of the genus erected by W. Forster almost two hundred years later. Species belonging to *Hermeuptychia* have a rich taxonomic history, as it will be seen in this work. Their names have been historically combined within genera like *Papilio* Linnaeus, 1758, *Satyrus* Latreille, 1810, *Oreas* Hübner, [1807], *Euptychia* Hübner, 1818, *Neonympha*, Hübner, 1818, *Megisto* Hübner, [1819], *Cissia* Doubleday, 1848 and *Ypthimoides* Forster, 1964. Most species were described between the 18th and 19th centuries, but a few were discovered later, mainly in the 20th century, with two highly advertised cases in 2014 ([Anonymous]

2014; Rick 2014) and the most recent in 2016. The genus has attracted considerable attention of molecular systematists during the last ten years, and several interesting and sometimes lengthy papers have been produced as a result of their comparative studies. This increasing interest has been also supplemented by initiatives in comparative morphology, biology and ecology (Seraphim *et al.* 2014, Cong & Grishin 2014, Cosmo *et al.* 2014, Warren *et al.* 2014a, 2014b, Anken *et al.* 2015, Tan & Lucky 2016, Nakahara *et al.* 2016 and Austin 2018).

This work considered the relevant information available in the literature about the butterflies of the genus *Hermeuptychia*, critically emphasizing the evaluation of the taxonomic hypotheses put forward in publications that have appeared during the last 30 years. I call these publications “The *Hermeuptychia* papers”.

This is not yet a taxonomic revision, which will surely involve much more comparative, morphological, molecular, ethological, and biogeographical work. This is just an exhaustive exercise in nomenclature that any alpha-taxonomist should do before attempting a revisionary study or even the description of new species.

Our resulting taxonomic hypotheses are substantially different from what have been traditionally accepted. They bring some questions about how integral is the so called “integrative taxonomy”, and about its failure in recognizing the fundamental role of nomenclature and biogeography to biological systematics.

MATERIAL AND METHODS

Two phases of research were accomplished in parallel; the examination, dissection, and comparison of butterfly specimens preserved in entomological collections (mainly public natural history museums, but also to a lesser degree, private collections), and the critical and careful reading of the content of numerous scientific papers, books, and web pages. Comparative, logical, and coherent criteria were conceived to aim an objective taxonomic arrangement. It was a work of comparative zoology. When the synonymies were built in regard to the species treated in this work, special attention was paid to the original descriptions and re-descriptions, the different phylogenetic hypotheses in which they are included, and the congruence of the latter with basic notion of biogeography.

Many illustrations of *Hermeuptychia* butterflies have been published, including photographs of most type specimens known, the habitus of all species (described and undescribed), and male genital structures. Both drawings and photographs are from a wide variety of localities and habitats of the American continent. Good quality data on the immature stages of at least three species are available, as well as data on hostplants, behavior, and ecology. The amount of data is overwhelming. The preparation of this notes has taken nearly ten years, and a supplement with the examined material will be timely published. Opinions on authority, typification, priority, synonymy, and homonymy followed the provisions of the International Code of Zoological Nomenclature (ICZN 1999).

Abbreviations: comb. nov.: new combination; *et al.*: *et alii* (and others); GLAHM: Hunterian Museum and Art Gallery, University of Glasgow, Glasgow, UK; IML: Museo de Ciencias Naturales de la Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; *in litt.*: *in litteris*; MS: manuscript; NHMUK: The Natural History Museum, London, UK; *nom. nov.*: *nomen novum*, new name; *nom. nud.*: *nomen nudum*, name not available; *op. cit.*: *opere citato*, work cited; sp. restit.: species restored or reinstated; syn. nov.: new synonym; TL: Type Locality; USNM: United States National Museum, Smithsonian Institution, Washington, D. C., USA; ZMHB: Museum für Naturkunde Berlin (Zoological Collections), Germany.

RESULTS

Nomenclature and synonymy of the species belonging to Hermeuptychia

The names *hermes* Fabricius and *sosybius* Fabricius have long been erroneously applied to other *Hermeuptychia* species (and to other taxa belonging to different genera) in a significant number of papers and popular books. The synonymic citations for these two taxa in this article are not exhaustive.

Hermeuptychia Forster, 1964: 87-91.

Type species: *Papilio hermes* Fabricius, 1775; by original designation (Forster, 1964: 87).

Hermeuptychia Forster; Miller, 1968: 93, 168; 1976: 1; Miller & Brown, 1981: 191, 241; Viloria, 1990: xx, 88; Anken, 1993: 418; 1994: 283, 1995a: 8; 1995b: 237, 238; Poole & Lewis, 1996: 621, 904; Opler & Warren, 2002: 42; Lamas, 2003: 69; 2004: 220; Piñas Rubio, 2004: 3; Murray & Prowell, 2004: 74, 77, 78; Brown, Jr. *et al.*, 2007: 478; Koçak & Ke-

mal, 2007: 121; 2015: 54; Pelham, 2008: 404, 492, 627; Pulido & Andrade, 2009: 520, 551; Marín *et al.*, 2009: 237, 239 tabl. 2 (part), 241, 242; 2011: 6, 8, 10; 2012: 209, 212 fig. 1C (tRNA structure), 213 fig. 2 (comparative sequence alignment), 214 fig. 3 (trees) part; Peña *et al.*, 2010: 249, 252, 254; Matos-Maraví *et al.*, 2013: 55, 64; Seraphim *et al.*, 2014: 39, 40, 43, 45, 46; Cong & Grishin, 2014: 43, 44, 45, 46, 47, 51, 52, 54, 55, 56, 57, 58, 60, 61, 65, 66, 67, 68, 72, 73, 76, 78, 79, 80, 81, 86, 87, 88; Cosmo *et al.*, 2014: 82, 86; Warren *et al.*, 2014a: 83, 85; 2014b: 45, 46, 47, 48, 50; Anken *et al.*, 2015: 157, 158; Nakahara *et al.*, 2016: 77, 78, 80; Marín *et al.*, 2017: 768, 769, 774, 775, 781; 2019: 91, 98; Austin, 2018: 311; Espeland *et al.*, 2019: 116, 120, 121, 122; Benmesbah *et al.*, [2021]: 19, 28.

Hermeuptychia acmenis (Hübner, 1823), **comb. nov.**

[*Megisto acmenis* Hübner, [1819]: 54], *nom. nud.*

Megisto acmenis Hübner, 1823: pl. [41], figs. 233 (male dorsal), 234 (male ventral). [TL: “Baltimore”].

Neonympha acmenis (Hübner); Westwood, 1851: 375; Morris, 1860: 10; Weidemeyer, 1864: 527; Herrich-Schäffer, 1865: 70; Mombert, 1869: 562.

Euptychia acmenis (Hübner); Butler, 1867: 476-477; 1868: 24; 1877a: 119; Gerhard, 1878: 2; Kirby, 1871: 50; 1880: 296; Staudinger, 1887: 227, pl. 81 [row 3] (misidentification of *Godartiana byses* (Godart)); Mabilde, 1896: 97 (misidentification); Eimer & Fickert, 1897: 314; Sanders, 1904: 366 (misidentification); Weymer, 1911: 206, t. 51b [2]; Gaede, 1931: 437; D’Abrera, 1988: 778 fig. [row 4] male ventral.

Megisto acmenis (Hübner); Scudder, 1875: 244; Möschler, 1876: 35; Barnes & Lindsey, 1922: 90.

[*Hermeuptychia hermes* (Fabricius); D’Abrera, 1988: 777 fig. [row 1, fig. 3] male verso (misidentification)].

Ypthimoides acmenis (Hübner); Lamas, 2004: 223.

[*Hermeuptychia sosybius* (Fabricius); Glassberg, 2007: 139 [row 2, fig. 3]; 2012: 257 [fig. Hidalgo Co., TX] (misidentifications)].

Ypthimoides [sic] acmenis (Hübner); Teston & Corseuil, 2008: 47 (misidentification).

Hermeuptychia hermybius Grishin, 2014: 44, 49, 50, 68-81, 83 figs 48-59, 60b, e, h, k, 61b, 62a-m, 64q-z, 67 (distribution map) part, 70, 75 fig 63 (morphometry, in part), 76 fig. 65, 78 fig. 66 (cladogram) part, 83 fig. 70 (life cycle), 84, 85, 86, 87, 88, **syn. nov.** [TL: “E of Brownsville, Texas, USA”].

Hermeuptychia hermybius Grishin; Nakahara *et al.*, 2016: 83; See *et al.*, 2018: 51; Marín *et al.*, 2019: 91.

Megisto acmenis is a small satyrine butterfly species that was originally illustrated by Hübner, who depicted it with reasonable detail in dorsal and ventral views (1823: pl. [41], figs. 233, 234). Its type locality is “Baltimore”, presumably in what corresponds to the great city of the state of Maryland, founded in 1729 on the Patapsco River, near its mouth in the Chesapeake Bay (United States of America). For a long time, it has been an ignored, neglected, or omitted taxon, because historically no other records of a similar insect have been known, and because most of the authors questioned its geographical origin from very early on. Despite many efforts, it has not been possible to relocate the biological material studied by Hübner to illustrate this species. Hemming (1937) and Calhoun (2018) mentioned that at least part of the butterflies available to Hübner to produce his original illustrations were later kept in the form of wings pasted in scrapbook-like volumes (or possibly as lepidochromes?), whose whereabouts is currently unknown.

Butler (1868: 24) pointed out that William Henry Edwards (*in litt.*) referred to this species as inhabitant of the “southern states”. In this way Butler, relying on Edwards’ authority, seemed to admit that it is reliably a North American species. However, Scudder (1875: 244) denounced the opposite: “this butterfly in unknown to American lepidopterists, as it seems very doubtful whether it can be considered American, more particularly as three [*sic*] other Satyrids given by Hübner in this same work [referring to the “*Zütrage zur Sammlung exotischer Schmettlinge*”] under the names of *Symphaedra*, *Alcandra*, *Mycalesis*, *Otrea* and *Yphthima* [*sic*], *Philomela* (all said by him to come *aus Georgien in Florida*) have since been discovered to be East Indian species.” However, this assertion is arguable, as Hübner had already identified and named this taxon as early as 1819, because the name appeared printed in that year in the “*Verzeichniss bekannter Schmettlinge* [*sic*”] (therefore, at that moment a *nomen nudum*). It would be interesting to investigate whether the taxa referred to by Scudder have also been known already earlier than 1823.

Hübner’s figures of *Megisto acmenis* are sufficiently clear and unequivocal, so that they qualify as iconotypical representation of the species. The International Code of Zoological Nomenclature, allows for the designation of one of these figures as the lectotype (ICZN 1999: 82, Art. 74.4), and although I interpret the illustration of the underside habitus (Hübner, 1823: pl. [41], figs. 234) as such, there is no intention in this work to allocate a type for this taxon.

After extensive comparative studies with numerous species of Satyrinae from all continents, I consider that according to size, wing shape, and coloration pattern; *Megisto acmenis* evidently represents a species of *Hermeuptychia* Forster, 1964, whose uniqueness and rarity consists of it being devoid of ocelli. D’Abrera (1988: 778 fig. [Row 4] male ventral) presented the photographic image of what in his opinion is the only authenticated specimen (without abdomen) of “*Euptychia acmenis*” in the collections of the NHMUK. His illustration represents an insect that compares favorably with the iconotypic image of Hübner. I examined this specimen in June 2016 (its detached abdomen is kept in a gelatin capsule). It appears to represent a species of *Hermeuptychia* by the detection of a few features in the wing pattern, such as the system of lines or bands, the small dark dash on the veins that distally close the discal cells and the punctual vestiges of the ocellar system. D’Abrera’s identification appears correct, but it was taken from an old identity label in the drawer, and it must be attributed to the work of a former curator of the collections in London. This specimen is labeled with an elongated piece of paper which is folded several times. It bears the faint shadow of a handwritten line with fountain pen ink, which is illegible.

The abundance of *Hermeuptychia* butterflies in wild populations may be usually medium to high (DeVries 1987, Vilorio 1990, Peixoto & Benson 2009, Warren *et al.* 2014a), so it is also its individual frequency (pers. obs. in Venezuela, 1988-2019). For this reason, it seems unusual that over almost two centuries since its discovery, *Hermeuptychia acmenis* Hübner **comb. nov.**, is not adequately represented in collections, at least in the form that Hübner examined it. This suggests that we might be facing a true case of ecological rarity.

In some common species of the genus *Hermeuptychia*, the size and conformation of the ocelli usually vary markedly among individuals of the same population. However, in entomological collections it is appreciated that a small proportion of individuals of a species can be represented by extreme variations in the number and size of ocelli that are expressed on the ventral side of their wings. Complete ocellar reduction or suppression appears to be very rare; that is, infrequent. However, it does indeed occur, and particularly in some individuals recently recognized through the extensive comparative studies of Cong & Grishin (2014). It is unknown whether this particularity has to do with the proportion of alleles within populations or it is a phenomenon linked to seasonality, as it occurs in well-studied cases in African satyrids, mainly mycalesines and melanitines (Brakefield & Larsen 1984, Braby 1995, Dongmo *et al.* 2018).

The three cryptic taxa detected and discriminated by Cong & Grishin in their exhaustive work on the genus *Hermeuptychia* in the United States of America (*op. cit.*), have genetically and unobjectionable specific statuses. One such species shows a very large morphological variation in the degree of expression of its ocelli and of the band system of the ventral surface of the wings. In its most extreme forms, the maximum reduction is evident (Cong & Grishin, 2014: 70, figs. 53, 55) or the suppression of bands and ocelli (https://www.butterfliesofamerica.com/L/hermeuptychia_hermybius_types3.htm), in the manner of the two credited illustrations of *Hermeuptychia acmenis* (Hübner) **comb. nov.**, of which I have already spoken. No other *Hermeuptychia* appears to express that kind of extreme morphotype. Therefore, I propose the consideration of *Hermeuptychia hermybius* Grishin as a junior synonym (**syn. nov.**) of *H. acmenis* (Hübner) **comb. nov.**, as the latter is the oldest available name.

As for the authenticity of the locality “Baltimore” recorded by Hübner, the case requires further consideration. References are found to at least 23 North American historical localities – some now missing – in the states of Alabama, California, Colorado, Delaware, Georgia, Indiana, Iowa, Kansas (2), Kentucky (2), Maryland, Michigan, New York, North Carolina (2), Ohio (3), Tennessee and Vermont (USA), New Brunswick and Ontario (Canada) (<https://roadsidethoughts.com/ga/baltimore-xx-wilkes-profile.htm>). A good proportion of such sites do not qualify as a possible place of origin of any species of *Hermeuptychia*, because they are found in latitudes outside the biogeographic distribution of this genus, others are place names applied to villages or hamlets founded after the publication of Hübner’s work.

Personally, I am inclined to think that the locality provided by this author is inaccurate and perhaps it refers (as seems to happen in many historical cases of doubtful or mistaken provenance records of plants and animals, particularly in dates before 1850) to a simple error originated by the supplier, to the reference of the place where the sample was acquired or the port where it was shipped to Europe. The geographic records provided by Cong & Grishin correspond only to the southeast of the state of Texas, along the current border with Mexico. Little is known about its real distribution, both in the USA and in Mexico. It is worth pointing out that in 1823 and before, Texas was still part of the Mexican territory. There is an unfortunate information gap regarding travelers and naturalists who explored the northern region of Mexico in the two decades prior to 1819-1823, the years of the publications of Hübner’s name and illustration of *Megisto acmenis* (Silva 1944, Mayer 1961, Glantz 1982, Morales

1986). Both Hemming (1937) and Calhoun (2018) claim that the origin of much of Hübner’s North American material is unknown.

Hermeuptychia atalanta (Butler, 1867)

- Euptychia atalanta* Butler, 1867: 474-475, pl. 39, fig. 12. [TL: “Venezuela”].
- Euptychia atalanta* Butler; Butler, 1868: 24; 1877a: 119; Kirby, 1871: 50; Weymer & Maassen, 1890: 17, 74 (misidentifications); Weymer 1911: 207, pl. 48a [3] (mistakenly as a synonym of *Euptychia fallax* (C. Felder & R. Felder)); Riley & Gabriel, 1924: 9 (types 1 male, 1 female); Gaede, 1931: 449 (last one as a synonym of *Euptychia hermes* (Fabricius)); Hayward, 1958b: 236 (as a synonym of *Euptychia hermes* (Fabricius)).
- Euptychia fallax* (C. Felder & R. Felder) var. *atalanta* Butler; Butler, 1870b: 251.
- [*Euptychia hermes* (Fabricius); Longstaff, 1912: 54; 255, 264, 306, 307, 309, 310, 313, 320, 323, 329, 578-579 (misidentifications in part)].
- [*Euptychia hermes fallax* (C. Felder & R. Felder); Beebe, 1951: 9 (misidentification)].
- Hermeuptychia atalanta* (Butler); Lamas, 2004: 220; Seraphim *et al.*, 2014: 42 fig. 1 (cladogram) part, 45, 46, 47, suppl. material: figs. S3 [male genitalia], S4 [underside habitus]: TO02, morphogroup 11; Cong & Grishin, 2014: 51, 78 fig. 66 (cladogram) part; Cosmo *et al.*, 2014: 82-86, figs. 1A (egg), B (1st instar), C (2nd instar), D (3rd instar), E (4th instar), F (prepupa), G-I (pupa), J (adult male, dorsal), K (adult male, ventral), fig. 2 (morphological details egg, larvae), fig. 3 (chaetotaxy 1st instar); Anken *et al.*, 2015: 157, 159; Nakahara *et al.*, 2016: 81, 83, 84 (all except Lamas, misidentifications of *Hermeuptychia hermes* (Fabricius)); Marín *et al.*, 2019: 91; Ríos-Málaver *et al.*, [2021]: 85, 99.

Two syntypes of *Euptychia atalanta* Butler, 1867 (male and female) are recorded in the NHMUK by Riley & Gabriel (1924). They were collected by David Dyson in the surroundings of Caracas in 1846. Photographs of the male syntype taken by G. Lamas and N. V. Grishin are available online (Warren *et al.* 2012): [Ven / Venezuela pur. from Dyson 46-75/ B.M. Type No Rh 3228, *Euptychia atalanta* ♂ Butl. / Syntype, (examined)].

Forster (1964) did not take this taxon into account in his monograph. It was also missed by D’Abrera (1988). Lamas (2004) correctly transferred this species to the genus *Hermeuptychia* Forster.

Specimens figured by Seraphim *et al.* (2014, suppl. material, figs. S3 [male genitalia], S4 [underside habitus]; TO02, morphogroup 11) under this name belong to *Hermeuptychia hermes* (Fabricius). This error is reflected in the entire content of their work; where the type species of the genus, *H. hermes*, the most common species found in southeastern Brazil, is misidentified as *H. atalanta*.

Cosmo *et al.* (2014) also misidentified typical individuals of *H. hermes* – whose type specimens come from southeastern Brazil –, described and illustrated their life cycle under the erroneous name of *Hermeuptychia atalanta* (Butler). This notorious mistake has been repeated in the works of Anken *et al.* (2015) and Nakahara *et al.* (2016).

Seraphim *et al.* (2014: 46) considered that “*H. atalanta* is highly widespread”. It is in fact one of the several middle elevation satyrine butterfly species, endemic to the mountains of the Cordillera de La Costa, in northern Venezuela (Ríos-Málaver *et al.* [2021]). Therefore, it is probably the most geographically confined taxon of the genus. It does not occur in the neighboring Venezuelan Andes or the Serranía del Turimiquire.

Longstaff (1912) alleged that individuals of *H. atalanta* taken in the vicinity of Caracas represented a dry season form (with reduced ocelli) of the same species he captured in Panamá, Trinidad and Tobago (probably mainly *H. canthe* (Hübner) **sp. restit., comb. nov.** See below). As most authors, Longstaff misidentified three different taxa under the name of *Euptychia hermes*.

Hermeuptychia camerta (Cramer, 1780), **sp. restit., comb. nov.**

Pap.[ilio] Nymph.[alis] Gemm.[ata] camerta Cramer, 1780: 10, pl. 313, fig. F. [TL: “Surinamsche”, “Suriname”].

Papilio camertus [sic] Cramer; Herbst, 1796: 91, pl. 195, fig. 8; Godart, [1824]: 495 (as a synonym of *Satyrus sosybius* (Fabricius)); Weidemeyer, 1864: 527; Strecker, 1878: 149; Skinner, 1898: 33 (last three as a synonym of *Neonympha sosybius* (Fabricius)).

Satyrus camerta (Cramer); Ménétrés, 1829: 191 (misidentification of *H. hermes* (F.)); Verloren, 1837: 111, 203 (as synonym of *S. sosybius [sic]* (Fabricius)).

Papilio camerta Cramer; Hübner, [1819]: 54 (as a synonym of *Megisto euridice [sic]* Linnaeus); Godart, [1824]: 495 (as a synonym of *Satyrus sosybius* (Fabricius)); Doubleday, [1845]: 137 (as a synonym of *Euptychia sosybius* (Fabricius), misidentifications, in part); Lamas, 2004: 220; Pelham, 2008: 404, 616 (last two as a synonym of *Hermeuptychia hermes* (Fabricius)).

Neonympha camerta (Cramer); Westwood, 1851: 375; Herrich-Schäffer, 1865: 70; Prittwitz, 1865: 310-311 (misidentification of *H. hermes* (Fabricius)); Strecker, 1878: 149 (as a synonym of *Neonympha sosybius* (Fabricius)).

Euptychia camerta (Cramer); Butler, 1867: 462-463; 1868: 16; 1877: 119; Kirby, 1871: 48; Butler & Druce, 1874: 335; Druce, 1876: 213; Godman & Salvin, 1880a: xxxii, 74, 80, 86-87, 88, pl. 8, figs. 6, 7 (males); 1880b: 122; Staudinger, 1887: 226, 324, 333, t. 81 (male identified as *E. hermes* (F.)) (misidentifications in both cases); Shannon, 1898: 356; Bayern, 1901: 266; 1908: 312 (all misidentifications); Godman, 1901: 656 (erroneously as a synonym of *E. hermes* (Fabricius), *E. sosybius* (Fabricius), *E. fallax* (C. Felder & R. Felder) and *E. maimoune* (Butler)); Sanders, 1904: 366-367 (in part misidentifications of *H. hermes* (Fabricius) and *H. canthe* (Hübner) **sp. restit., comb. nov.**); Clark, 1905: 9; Longstaff, 1908: 54, 1912: 255, 578 (both mistakenly as a synonym of *E. hermes* (F.)); Weymer, 1911: 207; Dyar, 1913: 635 (in part misidentifications of *H. canthe* (Hübner) **sp. restit., comb. nov.**, and *H. gisella* (Hayward)); 1914: 143 (misidentification); Herrera, 1923: 133 (misidentification); Davis, 1928: 59 (misidentification); Gaede, 1931: 441-442; D’Abrera, 1988: 777 (the latter as a synonym of *E. hermes* (Fabricius)).

[*Euptychia atalanta* Butler var.; Butler, 1867: 475 [Pará] (misidentification)].

[*Euptychia hermes* (Fabricius); Kaye, 1904: 180; Longstaff, 1912: 54; 255, 264, 306, 307, 309, 310, 313, 320, 323, 329, 578-579 (misidentifications in part)].

Megisto camerta (Cramer); Barnes & Lindsey, 1922: 90 (as a synonym of *Megisto euridice [sic]* (Linnaeus)).

[*Hermeuptychia hermes* (Fabricius); Seraphim *et al.*, 2014: 39, 40, 41, 42 fig. 1 (cladogram) part, 45, 46 (misidentification in part), suppl. material: figs. S3 (male genitalia), S4 (underside habitus): PA04, morphogroup 10 (misidentification)].

Cramer (1780: 10, pl. 313, fig. F) illustrated this taxon from a Surinamese specimen, which has not been located.

Hermeuptychia camerta (Cramer, 1780) **sp. restit., comb. nov.**, is a very distinctive but uncommon species that is found flying in sympatry with the much more common *H. canthe* (Hübner, [1811]) **sp. restit., comb. nov.**, in the lowlands of the Guiana Shield (but the latter has a wider distribution, both latitudinally and altitudinally). The first one is recognized by the uniform small size of its hindwing ventral ocelli, smaller than those of the type spe-

cies of the genus, *H. hermes* (which apparently does not occur in northern South America).

The phenotype of the specimen illustrated by Seraphim *et al.* (2014: suppl. material, figs. S3 [male genitalia], S4 [underside habitus]: PA04, morphogroup 10), and especially the male genitalia, with a remarkably long saccus, are features determined as characteristic of *H. camerta* (Cramer) **sp. restit., comb. nov.** In this case the specimen illustrated comes from the state of Pará. I have dissected and examined specimens with similar genitalia, from southeastern Venezuela (Viloria: *Los Satyrinae de Venezuela*, in prep.) and French Guiana. The habitus of the specimens with these peculiar male genitalia fits well Cramer's published illustration of his *Papilio camerta*, even though it is markedly stylized.

This taxon is found to be partly sympatric with *H. canthe* **sp. restit., comb. nov.**, but *H. camerta* **sp. restit., comb. nov.**, is apparently less frequent.

It is probable that Longstaff's mention of one "dry season" specimen of "*E. hermes*" from Trinidad among several other "wet season" specimens (Longstaff 1912: 579), represents the only insular record known for this taxon. The satyrine butterfly fauna of Trinidad & Tobago (Cock 2014, 2017) is representative — but less diverse — of what is known for the Guiana Shield lowlands.

Hermeuptychia canthe (Hübner, [1811]), **sp. restit., comb. nov.**

Oreas Strigata canthe Hübner, [1811]: pl. [87]: male [figs.] 1, 2; female [figs.] 3, 4, *nom. nov.* [TL: ?Surinam].

Oread. strig. canthe Hübner, [1819]: 54 (as a synonym of *Megisto euridice* [*sic*] (Linnaeus), erroneous).

Euptychia canthe (Hübner); Westwood, 1851: 373; Butler, 1867: 474; 1868: 23; [1870]a: 13; 1870b: 251; Weymer, 1911: 207; Gaede, 1931: 449 (the last six as a synonym of *Euptychia hermes* (F.)).

Neonympha pimpla C. Felder & R. Felder, 1862: 177, **syn. nov.** [TL: Rio Negro].

Neonympha canthe (Hübner); Herrich-Schäffer, 1865: 70.

[*Neonympha nana* Herrich-Schäffer, 1865: 70], *nom. nud.*, **syn. nov.**

Neonympha pimpla C. Felder & R. Felder; Herrich-Schäffer, 1865: 70; Kirby, 1871: 49 (as a synonym of *Euptychia renata* (Cramer [*sic*]) var.); Hayward, 1958b: 236 (as a synonym of *E. hermes* (Fabricius)).

Euptychia pimpla (C. Felder & R. Felder); Butler, 1867: 470; 1868: 20; 1877a: 119; Weymer, 1911: 208; Gaede, 1931: 449.

[*Euptychia fallax* C. Felder & R. Felder, var.; Butler, 1867: 474 [Venezuela] (misidentification)].

Oreas (strigata) canthe (Hübner); Butler, 1867: 475; 1868: 23; Burmeister, 1878: 210 (all as a synonym of *Papilio hermes* Fabricius); McDunnough, 1938: 11, 190 (as a synonym of *Megisto hermes* (Fabricius)); Hayward, 1958b: 236 (as a synonym of *Euptychia hermes* (Fabricius)); Poole & Lewis, 1996: 962; Lamas, 2004: 220; Koçak & Kemal, 2007: 959; 2015: 1463; Pelham, 2008: 404, 616 (all as a synonym of *Hermeuptychia hermes* (Fabricius)).

Euptychia maimoune Butler, 1870b: 251, pl. 1, fig. 4., **syn. nov.** [TL: Pebas, E. Peru].

Euptychia maimoune Butler; Kirby, 1871: 643; Distant, 1876: xiii; Butler, 1877a: 119; Weymer, 1911: 207; Riley & Gabriel, 1924: 34 (type male); Gaede, 1931: 454; Hayward, 1951: 229; 1958b: 236 (as a synonym of *E. hermes* (Fabricius)); Lamas, 1969: 283; D'Abbrera, 1988: 789.

[*Euptychia camerta* (Cramer); Butler & Druce, 1874: 335; Druce, 1876: 213; Godman & Salvin, 1880a: xxxii, 74, 80, 86-87, 88, pl. 8, figs. 6, 7 (males); 1880b: 122; Godman, 1901: 656; Sanders, 1904: 366-367; Clark, 1905: 9; Dyar, 1913: 635 (all, in part misidentifications)].

Euptychia nana Möschler, 1877: 323-324, **syn. nov.** [TL: "dem innern Surinams"].

Euptychia nana Möschler; Kirby, 1877: 843; Butler, 1877a: 128; Weymer, 1911: 207; Gaede, 1931: 449; Hayward, 1951: 229; 1958b: 236 (as a synonym of *H. hermes* (Fabricius)); Forster, 1964: 88; Lamas, 2004: 220; Pelham, 2008: 404 (all, except Kirby, as a synonym of *E. hermes* (Fabricius)).

[*Euptychia hermes* (Fabricius); Kaye, 1904: 180 (misidentification, in part); DeVries, 1983: 722-723, fig. (misidentification, at least in part)].

[*Euptychia sosybius* (Fabricius); Kaye, 1904: 180 (misidentification)].

[*Hermeuptychia hermes* (Fabricius); Forster, 1964: 88, fig. 60 (male genitalia), 89-90; Barcant, 1970: 143, 160, pl. 13, [fig.] 13; Viloria, 1990: xx, xxvii, 88-94, 271, figs. 44 (male dorsal), 45 (male ventral), 46 (male genitalia); Garwood & Lehman, 2011: 274 [figs.]; Gernaat *et al.*, 2012: 242, 243, pl. 38, figs. 7 & 8 (all misidentifications)].

Hermeuptychia pimpla (C. Felder & R. Felder); Forster, 1964: 88, fig. 62 (male genitalia); Lamas, 2004: 220; Seraphim *et al.*, 2009: 331; 2014: 42 fig. 1 (cladogram) part, 44, 45, 46, suppl. material: figs. S3 [male genitalia], S4 [underside habitus]: [uncoded], morphogroup 02 (misidentification of *Hermeuptychia*

harmonia (Butler)); Peña *et al.*, 2010: 247, 250 fig. 2 (phylogenetic tree) part, 251 fig. 3 (cladogram) part, 253 fig. 4 (divergence time) part (misidentification); Cong & Grishin, 2014: 51, 78 fig. 66 (cladogram) part (misidentification); Nakahara *et al.*, 2016: 81 fig. 4 (phylogenetic tree) part, 83, 84 (misidentification); Marín *et al.*, 2019: 91 (misidentification).

Oreas canthe Hübner; Miller & Brown, 1981: 191, 241 (as a possible synonym of *H. hermes* (Fabricius)).

[*Cissia hermes* (Fabricius); DeVries, 1987: 258, 276, 277, 298, pl. 41, fig. 3 (misidentification)].

[‘*Euptichia*’ *sic* *hermes* (Fabricius); Convey, 1990: 169 (misidentification)].

Hermeuptychia maimoune (Butler); Lamas, 2004: 220; Seraphim *et al.*, 2014: 42 fig. 1 (cladogram) part, 45, 46, suppl. material: figs. S3 [male genitalia], S4 [underside habitus]: CO04, morphogroup 08 and TO01, morphogroup 09; Cong & Grishin, 2014: 51, 66, 78 fig. 66 (cladogram) part, 86; Nahakara *et al.*, 2016: 81 fig. 4 (phylogenetic tree) part, 83, 84; Marín *et al.*, 2019: 91.

Hübner [1811] illustrated male and female (both dorsal and ventral) of what he might have thought to be good examples of the Fabrician *P. canthus* (described from “America boreali”, 1775). The latter was a name preoccupied by a distinct and different Linnean taxon, also from North America (Linnaeus 1767). Thus, due to the similarity of their names, it is reasonable to interpret Hübner’s proposal of *Oreas Strigata canthe* as a *nomen novum* to replace the Fabrician junior homonym of the Linnean species. The taxonomic history of *Papilio canthus* Fabricius has been well investigated and described by Cardé *et al.* (1970). The taxon does exist, and it has an aspect very similar to Hübner’s *O. S. canthe*, but obviously its first name is invalid and unavailable (see below, under next species).

However, Hübner’s attempt to replace the aforementioned Fabricius’ homonym, cannot be accepted because the provenance of the specimens used by Hübner for his illustrations was later found to be South America, and therefore they represent a different taxon.

In a detailed study of Jacob Hübner’s published works and manuscripts, Hemming (1937) reproduced an incomplete list of localities of the species figured by that author in his *Sammlung exotischer schmetterlinge*, taken from Hübner MS. 35, in the library of the Royal Entomological Society of London. Among those, there is a record of “? Surinam” for “*Papilio nymphalis canthe*” (Hemming, 1937, vol. 1: 122; vol. 2: 424; Pelham, 2008: 404). Hübner’s illustrations do indeed represent one male and one female of the most common species of *Hermeuptychia*

found not only in Surinam, but also in the entire adjacent Guyana Shield region and beyond, in a considerable extension of the Amazon basin, to the lowlands of northern Venezuela including Margarita island, Trinidad & Tobago and perhaps northeastern Colombia.

This taxon differs from *P. camerta* Cramer *sp. restit.*, *comb. nov.*, by the presence of ventral forewing subapical ocelli (visible in Hübner’s fine and trustworthy figures, but see below under *H. sosybius*), and much more developed ocelli on the hindwing underside. In a second mention of this taxon as *Oreas canthe*, Hübner ([1819]: 514), introduces another bit of taxonomic noise not only by repeating the confusion of the Fabrician species with *Megisto euridice* [*sic*] (Linnaeus, 1763a) and *Papilio canthus* Linnaeus, 1767, but also mistakenly adding *Papilio camerta* Cramer, 1780 to the synonymic list; the distinctive South American taxon already discussed above. However, unlike Fabricius and Herbst, who had confusions regarding the identity of other satyrine taxa, Hübner recognized *Papilio argante* Cramer as a valid, separate species.

There is one male (?) specimen, allegedly a syntype of *Neonympha pimpla* C. Felder & R. Felder, 1862, *syn. nov.*, in NHMUK, lacking its head and abdomen [Rio Negro / Felder colln. / Rothschild Bequest B. M. 1939-1 (examined), photographs in Warren *et al.* 2012]. I do not recognize it as a possible type of *N. pimpla*, as its appearance does not entirely fit the original description of this taxon, which seems to depict instead the phenotype of *H. canthe*, a true lowland Guianan-Amazonian species. The male genitalia illustrated by Forster (1964: 89, fig. 62) is erroneous.

Seraphim *et al.* (2014, suppl. material) misidentified *Hermeuptychia harmonia* (Butler) as *H. pimpla* (C. & R. Felder) (figs. S3 [male genitalia], S4 [underside habitus]: [uncoded, San Antonio, Colombia], morphogroup 02).

Euptychia nana Möschler (1877) *syn. nov.*, was described from a small sized single male specimen that is not in good condition. It was collected in the inner land of Surinam and represents *Hermeuptychia canthe* (Hübner, [1811]) *sp. restit.*, *comb. nov.* Forster (1964: 88) erroneously synonymized *E. nana* with *H. hermes* claiming to have had its type in front of him. The referred specimen, a lectotype designated by L. D. Miller in 1989, is in the ZMHB (examined). It bears a typical Forster’s label stating “Präparat Nr. 154 Zool. Staatssammlung München”; however, judging from the prevalence of its entire abdomen it seems that Forster never dissected its genitalia. The explanation of this confusion can be deduced from the observation of Forster’s figure of the male genitalia of *H. hermes*, which is wrong (Forster, 1964: 88, fig. 60). The representation of the genital structures of true *Her-*

meptychia canthe sp. restit., comb. nov., is comparable to what I have dissected and examined from northwestern and southeastern Venezuela, Trinidad and French Guiana (illustrated in Viloria 1990: 90 fig. 46, under the wrong name of *H. hermes*). *Euptychia maimoune* Butler (1870b: 251, pl. 1, fig. 4) syn. nov., described apparently from a single male specimen (Riley & Gabriel 1924, Warren *et al.* 2012), taken at the Amazonian locality of Pebas in Peru (NHMUK, examined), also represents the same taxon.

Illustrations of male underside habitus and genitalia under the name of *Hermeuptychia maimoune* (Butler) syn. nov., in Seraphim *et al.* (2014, suppl. material, figs. S3, S4: CO04, morphogroup 08, but not TO01, morphogroup 09 [08 sic!], which represents *H. hermes*) are in our view correct, but they had to be referred to its prior name, *Hermeuptychia canthe* sp. restit., comb. nov.

Hermeuptychia cauthus (Godart, [1824]), sp. restit.,
comb. nov.

Papilio canthus Fabricius, 1775: 486, *nom. praeoc.* (*nec* *Papilio canthus* Linnaeus, 1767; TL: America Septentrionali). [TL: America boreali].

Papilio canthus Fabricius; Fabricius, 1781: 64; 1787: 31; 1793: 157; 1796: 120; Gmelin, [1790]: 2285 (in part misidentification of *Papilio canthus* Linnaeus, *Papilio eurydice* Linnaeus and *Papilio argante* Cramer); Harris, 1862: 306.

Papilio canthus Cramer [sic]; Jones, 1785 [vol. VI]: pl. 38 (misidentification of *Papilio argante* Cramer, 1779).

Papilio canthus Linnaeus [sic]; Herbst, 1796: 70, pl. 192, figs. 5, 6 (misidentification of *Papilio argante* Cramer, 1779); Hübner, [1819]: 54 (in part) (as a synonym of *Megisto euridice* [sic] (Linnaeus), erroneous); Butler, 1867: 503 (in part).

Satyryus cauthus Godart, [1824]: 465, *nom. nov.*

Satyryus canthus [sic] Godart, [1824]: 493-494.

Satyryus canthus (Fabricius); Verloren, 1837: 83 (as a synonym of *Papilio argante* Cramer).

Neonympha canthus (Linnaeus) [sic]; Westwood, 1851: 375; Morris, 1860: 10 (both in part misidentifications).

Neonympha canthus [sic] (Fabricius [sic]); Morris, 1860: 10 (misidentification in part); Weidemeyer, 1864: 527; Herrich-Schäffer, 1865: 69; Mombert, 1869: 562.

Papilio (*D. F.*) *canthus* (part.) Fabricius; Butler, [1870] a: 13 (as a synonym of *P. argante* Cramer).

E.?[uptychia] *canthus* (Linnaeus [sic]); Kirby, 1871: 55 (misidentification in part).

Satyryus canthus [sic] Godart; Scudder, 1875: 243 (as a synonym of *Papilio eurydice* Linnaeus).

Satyryus canthus (Linnaeus [sic]); Kirby, 1877: 704 (misidentification in part).

Euptychia canthus (Linnaeus [sic]); Kirby, 1880: 296 (misidentification in part).

Megisto canthus (Fabricius); Barnes & Lindsey, 1922: 90 (as a synonym of *Megisto euridice* [sic] (Linnaeus) and also as a synonym of *Megisto camerta* (Cramer)).

Hermeuptychia intricata Grishin, 2014: 43, 50, 51, 61-68 figs. 23-31, figs. 32-35, 40-43, 62n, 68 part, 72 figs. 60c, f, i, l, 73 fig. 61a, 76 figs. 64i-p, 77 fig. 65 part, 78 fig. 66 (cladogram) part, 79, 80 fig. 67 (distribution map) part, 81 fig. 68 part, 84, 85, 86, 87, 88., syn. nov. [TL: Brazos Bend State Park, Texas, USA].

Hermeuptychia intricata Grishin; Warren *et al.*, 2014a: 83, 84 fig. 1a (habitus dorsal, lacking androconia), c (habitus ventral), e (habitus dorsal), g (habitus ventral), j (male genitalia), l (female genitalia), n (distribution map) part, 85; 2014b: 44, 45 figs. 1a (habitus dorsal), c (habitus ventral), e (holotype dorsal), g (holotype ventral), I (paratype dorsal, in part); 46 figs. 2 b, d, f, h (wing scales), 47 figs. 3, l-n, 48 figs. 4 c-l, u -x, 49 fig. 5 (distribution map), 50, 51; Tan & Lucky, 2016: 3-4, figs. 6 (comparative wing characters), 7 (male genitalia compared); Austin, 2018: 307-313, fig. 1 (partial life cycle), fig. 2 (last larval instar), fig. 3 (habitat); Nakahara *et al.*, 2016: 83; Marin *et al.*, 2019: 91.

The synonymy of the homonym *Papilio canthus* Linnaeus, 1767, a different and distinct taxon, now considered a junior synonym of *Satyrodes eurydice* (Linnaeus, 1763a) (Nymphalidae: Satyrinae, Elymniini) is not included here. An explanation for that case and an introduction to the case of *Hermeuptychia cauthus* (Godart, [1824]) sp. restit., comb. nov., needs the recapitulation of a fragment of the work of Cardé *et al.* (1970) about *S. eurydice* (pp. 74, notes by the present author inserted in square brackets):

“*Taxonomic History*: the *Euptychia* names. – The taxonomy of *L.[ethe] e.[urydice] eurydice* is complicated by confusion with *Ypthimoides* (= *Euptychia*) *argulus* (Godart) [currently, *Emeryus argulus* (Godart)]. This problem was not noted by dos Passos, and it is reviewed here.

Fabricius (1775) reworked the description of *canthus*, adding “immaculatis” to the upperside diagnosis and altering various details. The “immaculatis” may have been inferred from the lack of reference to spots in the

earlier descriptions, but it seems more likely that Fabricius was working from some other insect he confused with the Linnean one. In 1779 Cramer described and figured a species from Surinam as *Papilio argante*. This name is a junior homonym of *Papilio argante* Fabricius 1775 (now *Phoebis argante*, Pieridae). Fabricius synonymized *argante* Cramer to *canthus* (Fabricius, 1781), improperly emending it to *arganthe* in synonymy. (*Arganthe* is not available as a replacement name because it was proposed in synonymy). He repeated this usage in 1787 and 1793. His own descriptions of “*canthus*” do not fit Cramer’s figure well.

Godart (1821 [sic]) recognized that three species were included in the Fabrician concept “*canthus*” and attempted to end the confusion by redescribing the true *canthus* (translating Linnaeus), and naming two new entities, *argulus* and *cantheus* [sic]. Godart’s *argulus* is a replacement name for the preoccupied *argante* and is the oldest valid name of this taxon. *Cantheus* [sic] is a renaming of the entity Fabricius first thought was *canthus*, theretofore without a valid name. The identity of this animal cannot be determined if, as appears, Fabrician specimens of “*canthus*” do not exist.”

pp. 76 (notes by the present author inserted in square brackets):

“*Cantheus* [sic], which is the unknown animal Fabricius confounded with *canthus* and then with *argante*, usually appears in the synonymy of *eurydice* = *canthus*, but its only proper claim there is its mistaken use in synonymy by Morris (1860). We have removed *cantheus* Godart from the synonymies of the other entities and regard it as a *nomen dubium*, presumably a species of *Euptychia* sens. lat. Its synonymy is:

‡ *Papilio canthus* (nec Linnaeus 1767): Fabricius 1775 (*partim*), Syst. Ent.: 486; 1781, Spec. Ins. 2: 64; 1787, Mant. Ins. 2: 31; 1793, Ent. Syst. 3(1): 157.

Satyryx cantheus [sic] Godart 1821, Encyl. Meth. 9: 465, 493; type locality “l’Amerique septentrionale”; type not investigated, probably never existed.

Godart’s description of *cantheus* erroneously cites Fabricius, “Species Insectorum” or “Mantissa Insectorum”. The name is misspelled “*cautheus*” in the heading on page 465.”

These extraordinary observations, written about fifty years ago, remain fundamentally valid, but a few facts need to be corrected or added:

1. It is true that Fabricius (1781) wrongly listed *Papilio eurydice* Linnaeus (1767) and *Papilio arganthe* [sic]

Cramer (1779) as synonyms of his *P. canthus*. However, he later suppressed this idea in *Mantissa insectorum*, tom. II (Fabricius, 1787: 31). Some contemporary authors not only ignored this significant change of criterion, but they introduced further confusion to the case. For instance, Herbst (1796) applied the name *P. canthus* Linnaeus without making any distinction from its junior homonym *P. canthus* Fabricius (1775). His illustrations of *P. canthus* (Herbst, 1796: pl. 192, figs. 5, 6) seem to be copied from the previously published illustrations of *Papilio argante* (Cramer, 1779: pl. 204), a very different, larger satyrine butterfly described from Surinam, whose name, as explained by Cardé *et al.* (1970), was preoccupied and subsequently replaced by *Satyryx argulus* Godart ([1824]). Zacca *et al.* (2020) designated a neotype for Godart’s taxon and proposed it as the type species of the genus *Emeryus* Zacca, Casagrande & Mielke, 2020. Members of *Emeryus* are also superficially distinct from any *Hermeuptychia* species by having a larger size, and five, bipupillated ocelli on the hindwing underside (not six, monopupillated, as in *Hermeuptychia*). In his text, Herbst (*op cit.*, pp. 70), refers again to the synonymy between *Papilio eurydice* Linnaeus, 1763a (priority, currently *Satyrodes eurydice* (L.)) and its replacement name *P. canthus* Linnaeus, 1767 (invalid, and not the Fabrician *P. canthus*), and erroneously repeated *Papilio arganthe* [sic] Cramer as another synonym.

2. In 2016, during a consultation with Jeanne Robinson, curator of the historical material of Lepidoptera at the Hunterian Museum in Glasgow (GLAHM), the present author detected a male individual of a species of *Hermeuptychia* associated to a cabinet label with the manuscript legend “Pap. Canthus / Fabr. pag 64 N° 288”, current reference number of the specimen 127581. Its habitus represents reasonably well the physical description published by Fabricius (1775, 1781, 1787, 1793) for this species. It is known that Fabricius was heavily involved with the curation of the insect collection of Dr William Hunter during several of his visits to London, particularly between 1780 and 1787 (Fabricius 1784, Hope 1845, Armitage 1958, Tuxen 1967, Vane-Wright 2007, Hancock 2015): “I knew it [Hunter’s collection] very well because I laid it out myself and contributed to its gradual increase in size” (Hancock 2015: 158, translating the fifth letter of Fabricius’ *Briefe* of 1784). Thus, the cabinet labels of the Hunterian collection document directly the taxonomic identifications by Johann Christian Fabricius, the only autho-

rity in the case of his *Papilio canthus*. Fabricius used his own work *Species insectorum* (1781) as a source catalogue in his lengthy process of identification and curation. Thus, each specimen identified by him was cross-referenced by the page and species name in that work. The current labels in the Hunterian cabinets were handwritten by Matthew Baillie, Hunter's nephew and inheritor, whose style corresponds with the same handwriting of the Trustees' manuscript catalogue signed off in 1785 (Hancock 2015). Because of its clear provenance and documented association with Fabricius, this *Hermeuptychia* specimen qualifies at least as a Neotype of *Papilio canthus* Fabricius, 1775 (Viloria & Robinson, MS), which by that recognition is no longer a *nomen dubium*.

3. *P. canthus* Fabricius, 1775, not a *nomen dubium*, however is unavailable by homonymy (with *P. canthus* Linnaeus, 1767). Therefore, the species to which it corresponds should adopt the next available name, proposed by Godart ([1824]). Most authors, if not all – including Cardé *et al.* (1970) –, have wrongly recorded the name *Satyrus cantheus* Godart, assuming that the appearance of the printed word “*cautheus*” in page 465 of Godart's work must be taken just as a misspelling of “*cantheus*” (page 493). The appearance of the first spelling is not a mere heading as stated by Cardé *et al.* (1970: 76), because it is immediately followed by Godart's short diagnosis of the Fabrician taxon: “Ailes entières, d'un brun-noirâtre et sans taches en dessus: dessous des inférieures avec six jeux. Fab.”

It should instead be objectively taken as the first use of the replacement name, even if it was a printing error appearing 28 pages prior to a different spelling of the name applied to the same entity followed by a more extense description (several cases like this are known among the Lepidoptera, for instance within the Nymphalidae Satyrinae, *Paramacera* Butler, which should have been *Paramecera*, or *Praefaunula* Forster, the true first spelling of *Praefaunula* of the auctorum). In any case, a provision of the ICZN, called the Principle of the First Reviser (ICZN 1999: 30, Art. 24.2) allows the present author to make this decision.

4. The putative type specimen of *Papilio canthus* Fabricius referred above, is a male of a species of *Hermeuptychia* that bears the distinctive external features of a taxon recently detected in North America. It was named *Hermeuptychia intricata* Grishin, 2014, **syn. nov.** The Fabrician/Hunterian specimen has been identified as such by the apparent absence of an an-

droconial patch on the forewing recto, a diagnostic feature, characteristic of its sibiline and sympatric *H. sosybius* (Fabricius), but also by the presence of other less stable characteristics extensively studied by the experts (Cong & Grishin 2014, Warren *et al.* 2014a, 2014b, Tan & Lucky 2016, Austin 2018).

Hermeuptychia cucullina (Weymer, 1911)

[*Euptychia cucullina* Staudinger, *in litt.*], *nom. nud.*

Euptychia calixta Butler f. *cucullina* Weymer, 1911: 209, pl. 48 c, fig. [3]. [TL: wrongly stated by Weymer as Choco, Colombia; it is in fact Chaco (La Paz), 2-3000 m, Bolivia].

Euptychia calixta Butler var. *cucullina* Weymer; Gaede, 1931: 441 (as a synonym of *Euptychia calixta* Butler); Hayward, 1958c: 64, 65, fig. 13 (male genitalia).

Hermeuptychia cucullina (Weymer); Forster, 1964: 88, 89, fig. 65 (male genitalia), 91, pl. 30, figs. 8 (male recto), 9 (male verso); Anken, 1994: 283, 286, 288 (misidentification); 1995a: 8, 9, 11 figs. 1 (habitus dorsal), 2 (habitus ventral) (misidentification); 1995b: 237-239, figs. 1 (habitus dorsal), 2 (habitus ventral) (misidentifications of another taxon); Lamas, 2003: 69, 145, lám. 25, fig. 273; 2004: 220; Piñas Rubio, 2004: 6, 29, figs. 211, 212 (misidentification of *H. gisella* (Hayward)); Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger, 2006: 75; Seraphim *et al.*, 2014: 39, 42 fig. 1 (cladogram) part, 44, 45, 46, 47, suppl. material: figs. S3 [male genitalia], S4 [underside habitus]: PE03, morphogroup 05 (misidentification in part)]; Cong & Grishin, 2014: 44, 45, 51, 52, 78 fig. 66 (cladogram) part, 85, 86; Nakahara *et al.*, 2016: 81 fig. 4 (phylogenetic tree) part, 84; Marín *et al.*, 2019: 91.

Euptychia 'hermesina' Staudinger, *nom. nud.*; D'Abbrera, 1988: 777 figs. [row 2] male recto & verso, Anken, 1994: 286 (misidentifications).

Euptychia cucullina Weymer; D'Abbrera, 1988: 777 fig. [row 2] male verso (misidentification of *H. gisella* (Hayward)); Anken, 1994: 286; 1995a: 9; 1995b: 237; Fagua, 1999: 358 (misidentifications).

Hermeuptychia cuculina [*sic*] (Weymer); Peña *et al.*, 2010: 247, 250 fig. 2 (phylogenetic tree) part, 251 fig. 3 (cladogram) part, 253 fig. 4 (divergence time) part.

Hermeuptychia pompilia Marín *et al.*, 2011: 7 fig. 3 (misidentification), *nom. nud.*

Described from at least two male specimens collected in 1893-1894 by one of the Garlepp brothers (Gustav and

Otto), in Chaco, at 2,000-3,000 m, [Yungas de] La Paz, Bolivia. They are deposited at ZMHB. One of them designated lectotype by G. Lamas in 1994. The other individual is very peculiar, as it has only five ocelli (instead of six) on its hindwing verso (examined). Photographs of these specimens taken by Lamas and Grishin are available at Warren *et al.* (2012).

Male genitalia correctly illustrated by Forster (1964: 89, fig. 65).

Seraphim *et al.* (2014, suppl. material) correctly identified *Hermeuptychia cucullina* (Weymer) from Peru (figs. S3 [male genitalia], S4 [underside habitus]: PE03, morphogroup 05).

Hermeuptychia gisella (Hayward, 1957)

Euptychia gisella Hayward, 1957: 112-113, 119, fig. 2. [TL: Yungas del Palmar, 2000 m, Bolivia].

[*Euptychia camerta* (Cramer); Dyar, 1913: 635 (misidentification in part)].

Hermeuptychia gisella (Hayward); Forster, 1964: 88, fig. 61 (male genitalia), 90; pl. 30, figs. 5 (male recto), 6 (male verso); Anken, 1994: 286; 1995a: 9; 1995b: 237, 238 (in part, misidentifications); Lamas, 1997: 217; T. Racheli & L. Racheli, 2001: 326; Matos-Maravi *et al.*, 2013: 60 fig. 3A (divergence times) part, 61 fig. 4 (ancestral areas of distribution) (misidentification); Seraphim *et al.*, 2014: 42 fig. 1 (cladogram) part, 45, 47, supplementary material: figs. S3 [male genitalia], S4 [underside habitus] [MT13 -morphogroup 06] (misidentification); Cong & Grishin, 2014: 44, 45, 51, 52, 78 fig. 66 (cladogram) part, 85, 86 (misidentification); Nakahara *et al.*, 2016: 81 fig. 4 (phylogenetic tree) part, 83, 84 (misidentification); Marín *et al.*, 2019: 91.

Hermeuptychia hermes var. *hermesina* Forster, 1964: 90 (mistakenly as a synonym of *H. hermes* (Fabricius)), **syn. nov.** [TL: Chaco, Yungas de La Paz, 2-3000 m, Bolivia].

Hermeuptychia hermes f. *hermesina* (Staudinger), *in litt.*; Forster, 1964: 90 (mistakenly as a synonym of *H. hermes* (Fabricius)); Lamas, 2004: 220 (as a synonym of *H. hermes* (Fabricius)).

[*Euptychia cucullina* Weymer; D'Abbrera, 1988: 777 fig. [row 2] male verso (misidentification)].

Euptychia gisella Hayward; D'Abbrera, 1988: 789; Lamas, 2004: 220 (as a synonym of *Hermeuptychia cucullina* (Weymer)).

Euptychia hermesina (Forster); Anken, 1994: 288.

Euptychia hermes hermesina (Forster); Anken, 1994: 288.

Hermeuptychia hermes hermesina Forster; Anken, 1994: 290; 1995a: 9; 1995b: 237, 238 (in part, misidentification); Pelham, 2008: 404 (as a synonym of *H. hermes* (Fabricius)).

Hermeuptychia [n. sp.] Lamas, MS; Lamas, 2004: 220 [# 138].

[*Hermeuptychia cucullina* (Weymer); Piñas Rubio, 2004: 6, 29, figs. 211, 212 (misidentification)].

Hermeuptychia clara Nakahara, Tan, Lamas & Willmott, 2016: 77, 78, 79 figs. 1A, B (male, dorsal and ventral), C, D (female, dorsal and ventral), 80 figs. 2A (male wing venation), B, C (male and female palpi), D (male foreleg), E (female foreleg), 3A, B, C (male genitalia), D, E, F (female genitalia), 81 fig. 4 (phylogenetic tree) part, 82 figs. 5 (map, locality records), 6 (habitat & habitus), **syn. nov.** [TL: Quimi-Cóndor Mirador rd., Zamora-Chinchiipe, 1000 m, Ecuador].

Hermeuptychia clara Nakahara, Tan, Lamas & Willmott; Marín *et al.*, 2019: 91.

Most of the type specimens of the satyrine butterfly species described by Hayward from Bolivia in 1957 are missing (Benmesbah *et al.* [2021]: 51-52). However, the holotype of *Euptychia gisella* is in IML (Tucumán, Argentina). Photographs by G. Lamas are available at Warren *et al.* (2012).

Hayward (1957) presented a very gross drawing of the male genitalia of the holotype of *E. gisella*. It was probably executed without the aid of a camera lucida (as it appears to be the case for his many illustrations of butterfly genitalia). In this case, both the saccus and the aedeagus appear to be partly cut or lost.

Male genitalia of this species illustrated by Forster (1964: 88, fig. 61) have a very similar aspect of those of *Hermeuptychia clara* Nakahara, Tan, Lamas & Willmott **syn. nov.** (Nakahara *et al.* 2016: 80, figs. 3 A-C). However, they are difficult to compare with the caricaturesque, inaccurate drawings of Hayward. Forster (1964) seems to have correctly identified individuals of *H. gisella* (Hayward) (pl. 30, figs. 5 [dorsal] and 6 [ventral]) from Yungas del Palmar, its type locality. As the preceding species *H. cucullina* (Weymer), *H. gisella* (Hayward) is a montane to upper montane (1,000-2,000 m), Andean species, distributed along the eastern slopes of the main Andes from southern Colombia to Bolivia, with some morphological variation along the latitude gradient. *Hermeuptychia gisella* is not documented by Nakahara *et al.* (2016).

Illustrations of a Brazilian individual MT13 -morphogroup 06- in Seraphim *et al.* (2014, supplementary material, figs. S3 [male genitalia], S4 [underside habitus]) do

not represent *H. gisella* (Hayward). Biogeographically, it is predictable that this Andean taxon does not occur in Brazil.

Hermeuptychia harmonia (Butler, 1867)

Euptychia harmonia Butler, 1867: 478, pl. 39, fig. 17. [TL: Quito, Ecuador].

[*Euptychia harmonia* Butler, var.; Butler, 1867: 478 (Ecuador)].

Euptychia harmonia Butler; Butler, 1868: 24; 1870b: 251; 1877a: 120; Kirby, 1871: 50; Godman & Salvin, 1880a: 88; Dognin, 1891: 93; Weymer, 1911: 209, t. 48 b fig. [6]; Riley & Gabriel, 1924: 23 (type female); Gaede, 1931: 448; Lewis, 1973: 58, fig. 9; D'Abbrera, 1988: 777 (in text); Manara, 1994: 23 (misidentification of *Optimandes eugenia* (C. Felder & R. Felder)).

Euptychia calixta Butler, 1877a: 125, pl. 12, fig. 8. [TL: Bogotá, Colombia] [synonymy established by Lamas, 2004: 220].

Euptychia calixta Butler; Kirby, 1877: 843; Weymer, 1911: 209, t. 48 c fig. [2]; Gaede, 1931: 441; Bebe, 1951: 9 (misidentification of *Optimandes eugenia* (C. Felder & R. Felder)); DeVries, 1986: 332; D'Abbrera, 1988: 777 figs. [row 3] male recto & verso; Kochalka *et al.*, 1996: 212; Tobar *et al.*, 2002: 400; García-Pérez *et al.*, 2007: 648.

Euptychia cucullixta Weymer, 1911: 209, 1082, *nom. nud.* [synonymy established by Lamas, 2004: 220].

Euptychia cucullixta Staudinger, *in litt.*; Gaede, 1931: 441 [synonymy established].

Hermeuptychia harmonia (Butler); Forster, 1964: 89, fig. 66 (male genitalia); Anken, 1994: 286; T. Racheli & L. Racheli, 2001: 325; Lamas, 2004: 220; Murray & Prowell, 2004: 69, 72 fig. 1 (phylogram) part, 73 fig. 2 (phylogenetic tree) part, 75 fig. 3 (phylogenetic tree) part, 76 fig. 4 (phylogeny) part; Emery *et al.*, 2006: 90 (misidentification); Chacón & Montero, 2007: lám. 129 [row 3, left, male ventral] (misidentification); Beccaloni *et al.*, 2008: 334; Pulido & Andrade, 2009: 541, 551; Seraphim *et al.*, 2009: 331; 2014: 42 fig. 1 (cladogram) part, 45, 46, 47, suppl. material: figs. S3 [male genitalia], S4 [underside habitus]: CO36, morphogroup 03; Peña *et al.*, 2010: 247, 250 fig. 2 (phylogenetic tree) part, 251 fig. 3 (cladogram) part, 253 fig. 4 (divergence time) part; Garwood & Lehman, 2011: 274 [figs.]; Pulido & Parrales, 2011: 198; Marín *et al.*, 2014: 204; Cong & Grishin, 2014: 51, 78 fig. 66 (cladogram), part; Nakahara *et al.*, 2016: 81 fig. 4 (phylogenetic

tree) part, 83, 84; Hanson & Nishida, 2016: 253 fig.; Marín *et al.*, 2017: 776 fig. 64 (male genitalia), 777 fig. 7D (wing venation), 778 fig. 8 (cladogram); 2019: 91; Glassberg, 2018: 162 fig.

Hermeuptychia calixta Butler; Forster, 1964: 89, fig. 67 (male genitalia [of type specimen]); Anken, 1994: 286; Lamas, 1997: 217; T. Racheli & L. Racheli, 2001: 326.

Hermeuptychia callixta [*sic*] Butler; Forster, 1964: 89, **syn. nov.**

Cissia calixta (Butler); DeVries, 1987: 276-277, 298, pl. 41, fig. 2; Chacón, 1988: 72; Van den Berghe *et al.*, 1995: 39; Vega, 2004: 123.

Euptychia harmonica [*sic*] Butler; D'Abbrera, 1988: 777 figs. [row 4] male recto & verso; T. Racheli & L. Racheli, 2001: 325 (as a synonym).

[*Hermeuptychia pimpla* (C. Felder & R. Felder); Seraphim *et al.*, 2014: 42 fig. 1 (cladogram) part, 44, 45, 46, suppl. material: figs. S3 [male genitalia], S4 [underside habitus]: [uncoded], morphogroup 02 (misidentification)].

Riley & Gabriel (1924) indicated the existence of one female type specimen of *Euptychia harmonia* Butler in the NHMUK [Quito coll. By M. Bourcier 50 -111 / BM Type No. Rh 3231 *Euptychia harmonia* ♀ Butler / Type (examined)]. The lectotype ♂ of *Euptychia calixta* Butler, designated by L. D. Miller in 1989, is in the ZMHB [Bogotá Nolcken / Origin / *E. calixta* Butler type / Ex collect. Staudinger (examined)]. Both are represented in photographs taken by G. Lamas and N. V. Grishin in Warren *et al.* (2012).

Male genitalia of *H. harmonia* by Forster (1964: 89, fig. 66) appear correct. Male genitalia of the type of *H. calixta* (Forster's Präparat Nr. 155 Zool. Staatssammlung München, label pinned with the lectotype) are also illustrated by Forster (1964: 89, fig. 67).

Seraphim *et al.* (2014, suppl. material) correctly identified *H. harmonia* (Butler) (figs. S3 [male genitalia], S4 [underside habitus]: CO36, morphogroup 03).

This is a montane to upper montane taxon, distributed in the Northern Andes (Ecuador, Colombia, western Venezuela) and apparently also in part of the mountains of Central America (Panama, Costa Rica, Nicaragua). It shows a perceptible degree of physical variability across its range of distribution.

Hermeuptychia hermes (Fabricius, 1775)

P.[apilio] D.[anaus] F.[estivus] hermes Fabricius, 1775: 487; Jones, 1785 [vol. V]: pl. 52. [TL: "Brasilía"].

- Papilio hermes* Fabricius; Fabricius, 1787: 32, 1793: 158; 1796: 123; Gmelin, [1790]: 2285 (in part misidentification of *Papilio antonoe* Cramer); Erichson, [1849]: 600 (as a synonym of *Euptychia libye* (Linnaeus), as figured by Herbst, 1796); Herbst, 1796: 68-69, pl. 192, fig. 4 (misidentification of *Papilio antonoe* Cramer, 1775); Riley & Gabriel, 1924: 24 (type, male); Cong & Grishin, 2014: 54; Nakahara *et al.*, 2016: 77.
- Euptychia hermessa* Hübner, [1819]: 508, *nom. nov.* (in part misidentification of *Papilio antonoe* Cramer, 1775); Lamas, 2004: 220; Pelham, 2008: 404, 627 (both as synonyms).
- Satyrus hermes* (Fabricius); Godart, [1824]: 463, 487-488; Verloren, 1837: 36, 203 (as a synonym of *Satyrus antonoe* [sic] (Cramer)).
- [*Satyrus camerta* (Cramer); Ménétré, 1829: 191 (misidentification)].
- Neonympha hermes* (Fabricius); Doubleday, [1845]: 138; Westwood, 1851: 375; Herrich-Schäffer, 1865: 70 (the latter as a synonym of *Papilio antonoe* Cramer, 1775).
- Euptychia hermes* (Fabricius); Erichson, [1849]: 600 (probably misidentifications of *H. camerta* (Cramer) **sp. restit., comb. nov.**, or *H. canthe* (Hübner) **sp. restit., comb. nov.**); Butler, 1867: 475; 1868: 23; [1870]a: 13, 297; 1870b: 251; 1877a: 119; 1877b: 112 (misidentification); Kirby, 1871: 50; 1880: 296; Butler & Druce, 1874: 336 (misidentification); Möschler, 1877: 323; Butler, 1877a: 125, 128; Burmeister, 1878: 210-211; Weymer & Maassen, 1890: 99 (misidentification); Sharpe 1890: 569 (misidentification); Dognin, 1891: 33 (misidentification); Weymer, 1895: 323; 1911: 207, t. 48 a figs. [4, 5] (misidentification); Kaye, 1904: 180 (misidentification of *H. camerta* (Cramer) **sp. restit., comb. nov.** and *H. canthe* Hübner **sp. restit., comb. nov.**); Longstaff, 1908: 54, 255, 264, 306, 307, 309, 310, 313, 320, 323, 329, 578-579 (misidentifications of *H. camerta* (Cramer) **sp. restit., comb. nov.**, *H. canthe* Hübner **sp. restit., comb. nov.** and *H. atalanta* (Butler)); Aurivillius, 1929: 158 (misidentification); Ribeiro, 1931: 40 (misidentification); Travassos-Filho & Carrera, 1946: 197; Bryk, 1952: 60, 61; Hayward, 1958a: 168 (redescription); 1958b: 231 fig. 30 (male genitalia), 236-237, lám. 4, fig. 139; 1960: 77; Biezanko, 1960: 2; Emmel, 1970: 153-164, fig. 1 (ocellar pattern) (misidentification); DeVries, 1983: 722-723; 1986: 331 (misidentifications); D'Abbrera, 1988: 777 fig. [row 1, figs. 1, 2, 3] [1] male recto (possible misidentification of *H. sosybius* (Fabricius), [2] male verso (misidentification of *H. sosybius* (Fabricius), [3] male verso (misidentification of *H. acmenis* (Hübner) **comb. nov.**); Álvarez *et al.*, 2005: 27-30, fig. 3 (last three, misidentifications).
- Eupt.[ychia] ? hermes* (Fabricius); Westwood, 1851: 374.
- [*Neonympha sosybius* (Fabricius); Capronnier, 1874: 30; 1881: 103 (misidentifications)].
- [*Neonympha camerta* (Cramer); Prittwitz, 1865: 310-311 (misidentification)].
- [*Euptychia fallax* (C. Felder & R. Felder); Mabilde, 1896: 98 (misidentification)].
- Megisto hermes* (Fabricius); McDunnough, 1938: 11, 216 (misidentification).
- Hermeptychia hermes* (Fabricius); Forster, 1964: 88, fig. 60 (male genitalia), 89-90 (misidentification); Barcant, 1970: 143, 160, pl. 13, [fig.] 13 misidentifications of *H. canthe* (Hübner) **sp. restit., comb. nov.**); Biezanko *et al.*, 1974: 112; Miller & Brown, 1981: 191, 241; Whittaker, 1983: 109 (misidentification); Brown, 1992: 152; Anken, 1994: 283, 284, 286, 287, 288, 289, 291; 1995a: 9; 1995b: 237, 238; Poole & Lewis, 1996: 962, 1010; Fagua, 1999: 358 (misidentification); Maes, 1999: 21 (misidentification); Kaminski *et al.*, 2001: 196; Schantz *et al.*, 2001: 214; T. Racheli & L. Racheli, 2001: 325 (misidentification); Opler & Warren, 2002: 42; Tobar *et al.*, 2002: 397 (misidentification); Romanowski *et al.*, 2003: 4; Iserhard & Romanowski, 2004: 653; Lamas, 2004: 220; Murray & Prowell, 2004: 69, 72 fig. 1 (phylogram) part, 73 fig. 2 (phylogenetic tree) part, 75 fig. 3 (phylogenetic tree) part, 76 fig. 4 (phylogeny) part; Piñas Rubio, 2004: 6, 29, figs. 213, 214 (misidentification); Emery *et al.*, 2006: 90; Marchiori & Romanowski, 2006a: 447, 450; 2006b: 1031, 1032; Brown, Jr. *et al.*, 2007: 473, 478 (misidentification); Dessuy & de Morais, 2007: 113; Koçak & Kemal, 2007: 959; 2015: 1463 (in part misidentifications); Chacón & Montero, 2007: lám. 129 [row 3, right, male ventral] (misidentification); García-Pérez *et al.*, 2007: 648, 651 (misidentification); Teston & Corseuil, 2008: 47; Beccaloni *et al.*, 2008: 334 (in part misidentifications); Pelham, 2008: 404, 492, 627 (misidentification); Peixoto & Benson, 2009: 1, 2, 5, 6, 9, 11; Pulido & Andrade, 2009: 541, 551 (misidentification); Marín *et al.*, 2009: 242 (misidentification); Seraphim *et al.*, 2009: 331; 2014: 39, 40, 41, 42 fig. 1 (cladogram) part, 45, 46 (misidentification in part), suppl. material, figs. S3 [male genitalia], S4 [underside habitus]; PA04, morphogroup 10 (all misidentifications of

- Hermeuptychia camerta* (Cramer) **sp. restit., comb. nov.**; Peña *et al.*, 2010: 247, 250 fig. 2 (phylogenetic tree) part, 251 fig. 3 (cladogram) part, 253 fig. 4 (divergence time) part (misidentification); 2011: 69, 80 fig. 6 (cronogram) part; Garwood & Lehman, 2011: 274 [figs.]; Prado *et al.*, 2011: 3, 4, 5 [ECO01, ECO02, ECO03], figs. E1 (probably *H. acmenis* (Hübner) **comb. nov.**), E2, E3 (misidentifications); Gernaat *et al.*, 2012: 242, 243, pl. 38, figs. 7 & 8; Córdoba-Alfaro, [2012]: 123 (misidentification); Cock, 2014: 11; 2017: 24 (misidentifications); Cong & Grishin, 2014: 43, 44, 51, 52, 54, 66, 73, 78 fig. 66 (cladogram) part, 85, 86, 87; Anken *et al.*, 2015: 157, 159 (misidentification); Tan & Lucky, 2016: 1; Nakahara *et al.*, 2016: 81 fig. 4 (phylogenetic tree) part, 83, 84 (misidentification in part); Marín *et al.*, 2017: 778 fig. 8 (cladogram); 2019: 91.
- Cissia hermes* (Fabricius); DeVries, 1987: 258, 276, 277, 298, pl. 41, fig. 3 (misidentification); Singer & Ehrlich, 1993: 249, 250, 251 fig. 1 (part), 252, 253, 254 (misidentification).
- '*Euptichia*' [*sic*] *hermes* (Fabricius); Convey, 1990: 169 (misidentifications *H. camerta* (Cramer) **sp. restit., comb. nov.** and *H. canthe* (Hübner) **sp. restit., comb. nov.**)).
- Hermeuptychia hermes isabella* Anken, 1994: 283, 284, 287 figs. 3 a (habitus dorsal), b (habitus ventral), 288 fig. 4 (male genitalia), 289-290. [TL: "Barranca do Rio Amambai, Navirai, Mato Grosso do Sul, Brasil"].
- Hermeuptychia* (= *Cissia hermes* (Fabricius); Van den Berghe *et al.*, 1995: 39.
- Hermeuptychia hermes isabella* Anken; Anken, 1995a: 9; 1995b: 237, 238; Lamas, 2004: 220 (synonymy established); Pelham, 2008: 404, 629; Anken *et al.*, 2015: 157, 158 figs. 3 (holotype dorsal), 4 (holotype ventral), 159 (last as a synonym of *H. atalanta* (C. Felder & R. Felder)).
- Hermeuptychia hermes* (Fabricius); Anken, 1995b: 238. [*Hermeuptychia atalanta* (C. Felder & R. Felder); Seraphim *et al.*, 2014: 42 fig. 1 (cladogram) part, 45, 46, 47, suppl. material: figs. S3 [male genitalia], S4 [underside habitus]: TO02, morphogroup 11; Cong & Grishin, 2014: 51, 78 fig. 66 (cladogram) part; Cosmo *et al.*, 2014: 82-86, figs. 1A (egg), B (1st instar), C (2nd instar), D (3rd instar), E (4th instar), F (prepupa), G-I (pupa), J (adult male, dorsal), K (adult male, ventral), fig. 2 (morphological details egg, larvae), fig. 3 (chaetotaxy 1st instar); Anken *et al.*, 2015: 157, 159; Nakahara *et al.*, 2016: 81, 83, 84 (misidentifications)].
- H.[ermeuptychia] isabella* Anken; Anken *et al.*, 2015: 158, figs. 3 (holotype dorsal), 4 (holotype ventral) (as a synonym of *H. atalanta* (C. Felder & R. Felder)).
- Hermeuptychia atalanta isabella* Anken; Anken *et al.*, 2015: 157, 159.

For this species Fabricius (1775: 487) stated a "habitat in Brasilia". According to Miller & Brown (1981: 241) this provenance almost certainly corresponds to a locality of the Rio de Janeiro area in southeastern Brazil. Specimens were probably collected by Sir Joseph Banks in 1768 as the naturalist of the *Endeavour*, during the first of James Cook's circumnavigations. The specimens Fabricius first examined during his second visit to London in 1772 were cited as from "Mus. Banks". Jones' illustration of 1785 is also referred as to "Sr Jos^{ph} Banks". Butler ([1870]a: 13) indicates the presence of one type specimen in the Banksian collection (then already deposited in the British Museum), as well as referred by Riley & Gabriel (1924: 24, 1♂). This putative syntype currently in the NHMUK [BM Type No Rh 5036, *Papilio hermes* Fab. / Type / Syntype; cabinet label: *Papilio hermes* Fab. *Entomol.* p. 487 n. 194 (examined); photos in Warren *et al.* (2012)] lacks one of its hindwings (right). Another possible syntype is in GLAHM, which could have come from Joseph Banks through a contemporary exchange with William Hunter. It is known from several sources that J. C. Fabricius promoted the exchange of duplicate specimens between different collections, especially in London (Hancock 2015). The Glasgow specimen is associated to a Baillie's cabinet label: *Pap. hermes* Fabr. pag 64 No 292; current reference number of the specimen 127582. It lacks its left forewing (Viloria & Robinson, MS).

Herbst (1796: 68-69), Hübner ([1819]: 508) and Godart ([1824]: 487) erroneously synonymized this taxon and *Papilio antonoe* Cramer, 1775 (currently *Megeuptychia antonoe* (Cr.)). They are widely separated entities. The synonymic history of *Hermeuptychia hermes* (Fabricius) is very rich in misidentifications.

Genitalia figured in Forster (1964: 88, fig. 60) is incorrect. It represents the genitalia of *H. canthe* (Hübner) **sp. restit., comb. nov.**

Anken (1994: fig. 4) illustrated the holotype male genitalia of *H. hermes isabella* (a synonym of *H. hermes*). Its general aspect is reminiscent in shape of that of *H. gisella* (Hayward) illustrated by Forster (1964: 88, fig. 61).

Male habitus and genitalia illustrated in Seraphim *et al.* (2014, suppl. material, figs. S3 [male genitalia], S4 [underside habitus]: PA04, morphogroup 10, from Carajás, Pará

do not appear to represent true *H. hermes* (F). The saccus of the genital armature photographed is unusually long, like in typical specimens of *H. camerta* (Cramer) **sp. restit., comb. nov.**, from Surinam, Guyane Française, Guyana and southern Venezuela. On the other hand, specimens TO01, morphogroup 09 (it reads 08 [*sic*]) and TO02, morphogroup 11, agree much better with *H. hermes* (not *H. maimoune* (Butler) and *H. atalanta* (Butler), respectively, as wrongly indicated for each case).

The life cycle of *Hermeuptychia hermes* was described by Cosmo *et al.* (2014), under the erroneous identity of *H. atalanta* (a montane species, endemic to the Venezuelan Cordillera de La Costa).

Hermeuptychia lupita (Reakirt, [1867])

Neonympha lupita Reakirt, [1867]: 331 (female) [TL: Orizaba, Veracruz, Mexico].

Neonympha lupita Reakirt; Gerstaecker, 1867: 367; 1869: 63; Hayward, 1951: 229 (as a synonym of *E. hermes* (Fabricius)); Lamas, 2004: 223; Llorente-Bousquets *et al.*, 2006: 975.

Euptychia lupita (Reakirt); Butler, 1868: 39; 1877a: 123; D'Abreu, 1988: 789.

Zischkaia lupita (Reakirt); Llorente-Bousquets *et al.*, 2006: 975.

Hermeuptychia lupita (Reakirt); Marín *et al.*, 2019: 91.

The female type specimen of Reakirt's *Neonympha lupita* has not been found, despite several searches and inquiries in different museums of the United States of America. This is probably the largest species of the genus (and not the one represented as such in Warren *et al.* 2012). Only three male specimens of *bona fide* *H. lupita* are known to the present author. They were obtained in 2015 at middle elevations in the mountains of the Sierra Madre del Sur, Oaxaca, Mexico (Llorente-Bousquets *et al.*, in prep.).

Hermeuptychia sosybius (Fabricius, 1793)

Papilio sosybius Fabricius, 1793: 219 [Jon. fig. pict. 6. tab. 52. fig. 2.] [TL: ?].

Papilio sosybius Fabricius; Fabricius, 1796: 128; Herbst, 1796: 148 [cites Jones' illustrations]; Hayward, 1958b: 236 (as a synonym of *E. hermes* (Fabricius)); Cong & Grishin, 2014: 43, 52, 54, 56 [lectotype designation of Jones' illustrations], 58 [neotype designation], 60. [TL: Savannah, Georgia, USA].

Satyryus sosybius (Fabricius); Godart, [1824]: 465, 495; Ménétriés, 1829: 191 (mistakenly as a synonym of *Satyryus camerta* (Cramer), but also a misidentifi-

cation of *H. hermes* (F.)); Boisduval & Le Conte, [1835]: pl. 63, figs. 1-4 (early stages).

Satyryus sosybius [*sic*] (Fabricius); Verloren, 1837: 111, 203.

Neonympha sosybius (Fabricius); Doubleday, [1845]: 137 (misidentifications, in part); Westwood, 1851: 375; Morris, 1860: 10; Weidemeyer, 1864: 527; Herrich-Schäffer, 1865: 70; Prittwitz, 1865: 311 (misidentification); Boisduval, 1870: 63; Capronnier, 1874: 30; 1881: 103 (misidentifications of *H. hermes* (Fabricius)); Edwards, 1877: 229-231 (early stages); 1883: 68, 69; 1884: 288; Strecker, 1878: 149; Chambers, 1879: 73; French, 1886: 67, 240-242 (life cycle); Skinner, 1898: 33, xiii; Holland, 1898: 204, pl. 25, fig. 5 (male); Denton, 1900: viii, 220-221, figs. (male upper and underside), 360; Sharpe, 1914: 35; Brimley, 1921: 77; Clark, 1932: viii, 244, 331, 335, pl. 56 fig. 7 (male dorsal), 8 (male ventral).

Euptychia sosybius (Fabricius); Butler, 1867: 474; 1868: 22; [1870]a: 13, 302; 1877a: 119; Edwards, 1872: 24; Kirby, 1871: 49; 1880: 296; Gerhard, 1878: 2; Gosse, 1880: 202 (misidentification); Kaye, 1904: 180 (last one misidentification of *H. canthe* (Hübner) **sp. restit., comb. nov.**); A. H. Clark & L. F. Clark, 1951: 8, 12, 38, 232, 238, pl. 3 fig. i (male ventral); Comstock & Vázquez, 1961: 379.

Euptychia hermes (Fabricius) var. *sosybius* Fabricius; Butler, 1870b: 251.

Cissia sosybius (Fabricius); Scudder, 1875: 245; 1889, vol. I: xxi; vol. III: 1786-1788 (imago and immature stages); Möschler, 1876: 35; Dyar, 1903: 32; Grossbeck, 1917: 19.

Euptychia sasybius [*sic*] (Fabricius); Aurivillius, 1929: 158 (wrongly as a synonym of *E. hermes* (Fabricius)).
Megisto hermes sosybius (Fabricius); Richards, 1931: 244.

Megisto hermes (Fabricius) f. *sosybius* (Fabricius); McDunnough, 1938: 11, 259 (erroneously as a synonym of *Megisto hermes* (Fabricius)).

Hermeuptychia sosybius (Fabricius); Forster, 1964: 88, 89, fig. 64 [male genitalia]; Miller & Brown, 1981: 191; Anken, 1994: 286; Poole & Lewis, 1996: 1095; Calhoun, 1997: 47; Opler & Warren, 2002: 42; Lamas, 2004: 220; Murray & Prowell, 2004: 69, 72 fig. 1 (phylogram) part, 73 fig. 2 (phylogenetic tree) part, 75 fig. 3 (phylogenetic tree) part, 76 fig. 4 (phylogeny) part; Glassberg, 2007: 139 [row 2, fig. 3] (misidentification of *H. acmenis* (Hübner) **comb. nov.**; 2012: 257 [figs.] (misidentifications of *H. cauthus* (Godart) **sp. restit., comb. nov.** [Suffolk Co, VA] and *H. acmenis* (Hübner) **comb. nov.** [Hi-

- dalgo, Co, TX]); 2018: 162 fig. (misidentification); Koçak & Kemal, 2007: 959; 2015: 1463; Pelham, 2008: 404, 492, 646; Seraphim *et al.*, 2014: 42 fig. 1 (cladogram) part, 45, 46, suppl. material: figs. S3 [male genitalia], S4 [underside habitus]: EUA03, morphogroup 04; Cong & Grishin, 2014: 43, 44, 45, 46, 48, 49, 50, 51, 52, 53 figs. 1-9, 54, 55, 56, 57, 58, 59 figs. 10-21, 60, 61, 63, 64 figs. 36-39, 44-47, 66, 67, 68, 69, 72 figs. 60a, d, g, j, 73 fig. 61c, 74 figs. 62o-z2, 75 fig. 63 (morphometry, in part), 76 figs. 64a-h, 77 fig. 65, 78 fig. 66 (cladogram) part, 79, 80 fig. 67 (distribution map) part, 81 fig. 68 part, 82 fig. 69 (life cycle), 83, 85, 86, 87, 88 [neotype designated. TL: Savannah, Georgia, USA]; Warren *et al.*, 2014a: 83, 84 fig. 1b (habitus dorsal, with androconia), d (habitus ventral), f (habitus dorsal), h (habitus ventral), k (male genitalia), m (female genitalia), n (distribution map) part, 85; 2014b: 44, 45 figs. 1 b (habitus dorsal), d (habitus ventral), f (neotype dorsal androconia), h (neotype ventral), j (androconia), 46 figs. 2 a, c, e, g (wing scales), 47 figs. 3 a-h, 48 figs. 4 a-b, m-t, 49, 50; Anken *et al.*, 2015: 157, 158; Tan & Lucky, 2016: 1-5, figs. 1 (female habitus), 2 (ocellar pattern), 3 (distribution map), 4 (egg and first instar larva), 5 (early stages), 6 (comparative wing characters), 7 (genitalia compared), 8 (pair in copula); Nakahara *et al.*, 2016: 83, 84; Marín *et al.*, 2017: 778 fig. 8 (cladogram); 2019: 91; Austin, 2018: 307-313, fig. 2 (last larval instar), fig. 4 (imagos); See *et al.*, 2018: 51.
- [*Hermeuptychia hermes* (Fabricius); D'Abrera, 1988: 777 figs. [row 1, fig. 1] male recto with androconia (possible misidentification)], [row 1, fig. 2] male verso (misidentification)].
- Hermeuptychia hermes kappeli* Anken, 1993: 418-419, figs. 2a (male holotype dorsal), 2b (male holotype ventral). [TL: Lake Okeechobee, Fla., USA].
- Hermeuptychia hermes kappeli* Anken; Anken, 1994: 288; Calhoun, 1997: 47 [synonymy established]; Lamas, 2004: 220; Pelham, 2008: 404, 630; Cong & Grishin, 2014: 46, 51, 59 figs. 12 (holotype dorsal), 13 (holotype ventral), 60, 61; Anken *et al.*, 2015: 157, 158, figs. 1 (holotype dorsal), 2 (holotype ventral); Tan & Lucky, 2016: 2 (all as a synonym of *H. sosybius* (Fabricius)).
- Hermeuptychia hermes sosybius* (Fabricius); Whittaker, 1983: 109 fig. 2 (capture numbers) (misidentification); Raguso & Llorente, 1997: 286 (misidentification?).
- Hermeuptychia sosybius kappeli* Anken; Cong & Grishin, 2014: 44.
- H. [ermeuptychia] kappeli* Anken; Anken *et al.*, 2015: 158, figs. 1 (holotype dorsal), 2 (holotype ventral) (as a synonym of *H. sosybius* (Fabricius)).
- In the original description of *Papilio sosybius*, Fabricius (1793: 219) indicated that the specimens he examined were from the collection of Dru Drury (London). He also referred to illustrations of this taxon by William Jones in his “*Icones*” (“Jon. fig. pict. 6. tab. 52. fig. 2”). Two figures fully identified with the name *sosybius*, representing upper and underside of this butterfly species do appear in manuscript volume V of Jones, with the explicit indication of being in the collection of Dru Drury (Jones, 1785 [vol. V]: pl. 52) (available at: <http://www.jonesicones.com/>). The referred illustrations were reproduced by Cong & Grishin, 2014: 53, figs. 1-3). An account of the search for surviving Drury’s specimens of this species in the Macleay Museum at Sydney, Australia, is given by the latter authors.
- Fabricius did not designate a locality of provenance for this taxon, and its alleged North American origin has been taken for granted since a very early date. Many authors have largely associated the name *sosybius* to a common species found in great part of the southern United States. On this assumption, and following a series of reasonable criteria, Cong & Grishin (2014) established a type locality (Savannah, Georgia, USA) while designating a neotype for *P. sosybius* (deposited in the USNM). But in the same work, presumably under the rules of Article 74.4 of the International Code of Zoological Nomenclature (ICZN 1999: 82) they also designated a lectotype [!] for the same taxon (Jones’ watercolor painting examined and referred to by Fabricius). Here, there is a blatant contradiction (Articles 74 and 75 of the Code), as there cannot be two types for the same taxon. Only one can be the bearer of the name.
- On the other hand, there are several clues that could point out to a South American origin for the true *Papilio sosybius* (Viloria & Robinson, MS), in which case the only possibility of identity for the insect described by Fabricius (and illustrated by Jones) as such, is what has been here denominated *Hermeuptychia canthe* (Hübner) **sp. restit., comb. nov.** Should a definite proof of such an undesirable situation emerge, a supported case for the protection of the name *sosybius* for the North American butterfly species traditionally called so, must be referred to the International Commission of Zoological Nomenclature.
- According to the current situation, figure 64 in Forster (1964: 89) is correct for North American *H. sosybius*. Seraphim *et al.* (2014, suppl. material) correctly identified *Hermeuptychia sosybius* (F.) as well (figs. S3 [male genitalia], S4 [underside habitus]: EUA03, morphogroup 04).

Edwards (1877), French (1886) and Scudder (1889) described the early stages of this species in such a detail that it is possible to separate certain of its characters from those of *H. acmenis* **comb. nov.** (particularly their pupae). Cong & Grishin (2014) also described and superbly illustrated the life cycle of *H. sosybius* and *H. hermybius* **syn. nov.**, but they failed to even cite the foundational works of those pioneers.

CONCLUSIONS

The current investigations on the nomenclature of the American genus *Hermeuptychia* Forster (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae), mainly through the study and scrutiny of information published in scientific documents, but also by the examination of its diversity in biological collections, yielded the reinstatement of three species, the proposal of four new combinations and the recognition of eight new synonymies. The novel taxonomic arrangement proposed for this genus is as follows: *Hermeuptychia acmenis* (Hübner, 1823), **comb. nov.** (= *H. hermybius* Grishin, 2014, **syn. nov.**), *Hermeuptychia atalanta* (Butler, 1867), *Hermeuptychia camerta* (Cramer, 1780), **sp. restit., comb. nov.**, *Hermeuptychia canthe* (Hübner, [1811]), **sp. restit., comb. nov.** (= *Neonympha pimpla* C. Felder & R. Felder, 1862, **syn. nov.** = *Euptychia maimoune* Butler, 1870, **syn. nov.** = *Euptychia nana* Möschler, 1877, **syn. nov.**), *Hermeuptychia cauthus* (Godart, [1824]), **sp. restit., comb. nov.** (= *Hermeuptychia intricata* Grishin, 2014, **syn. nov.**), *Hermeuptychia cucullina* (Weymer, 1911), *Hermeuptychia gisella* (Hayward, 1957) (= *Hermeuptychia hermes* var. *hermesina* Forster, 1964, **syn. nov.** = *Hermeuptychia clara* Nakahara, Tan, Lamas & Willmott, 2016, **syn. nov.**), *Hermeuptychia harmonia* (Butler, 1867) (= *Euptychia calixta* Butler, 1877 = *Hermeuptychia calixta* Forster, 1964, **syn. nov.**), *Hermeuptychia hermes* (Fabricius, 1775) (= *Hermeuptychia hermes isabella* Anken, 1994), *Hermeuptychia lupita* (Reakirt, [1867]), *Hermeuptychia sosybius* (Fabricius, 1793) (= *Hermeuptychia hermes kappeli* Anken, 1993).

Any other species historically classified within *Hermeuptychia* are not considered members of this genus by the present author.

ACKNOWLEDGMENTS

These notes are the result of many years of work, in which I was obliged to change my mind several times. My interest in *Hermeuptychia* butterflies emerged as early as 1989 when I began discussing the identity of *H. hermes* with the late Lee D. Miller at the Allyn Museum in Sara-

sota, USA. I dedicate this paper to his memory. For their help in the laboratory and fieldwork in Venezuela, Colombia and Peru, I thank Jesús Camacho (Universidad del Zulia), Héctor Suárez, Wilmer Rojas (IVIC, Altos de Pipe), Gerardo Lamas, and Juan Grados (Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Peru). For our enriching discussions, assistance in collections, fieldwork, and supply of entomological samples from Venezuela, I must deeply thank my colleagues Mauro Costa (Caracas) and Indiana Cristóbal Ríos-Málaver (IVIC, Universidad de Pamplona, Universidad de Caldas). My former students José Enrique Piñango, José Rafael Ferrer-Paris, Mariana Alarcón, María Eugenia Losada, Oriana Romero, and Abimel Moreno collaborated with this study at different stages, mainly by helping me with the incipient butterfly collection at IVIC (before and after the arrival of Cristóbal). I owe much to G. Lamas for the time we shared years ago in several scenarios, talking about satyrids and bibliography, travelling and collecting (especially in our trip to Chanchamayo in 2001), and for his teachings in nomenclature and systematics. José A. Clavijo, Jürg De Marmels, Quintín Arias, and Marco Gaiani (Universidad Central de Venezuela, Maracay) for granting me access to the butterfly collections of the Museo del Instituto de Zoología Agrícola (MIZA-UCV) and for their valuable assistance. I am very grateful to Jean-François Le Crom and M. Gonzalo Andrade in Bogotá for their enduring friendship, hospitality and collaboration. My working visits to the Le Crom collection and to the Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia allowed me to learn much about the taxa I dealt with in this paper. I thank also Jorge Llorente-Bousquets, Armando Luis-Martínez, and Arturo Arellano for the philosophical digressions on butterfly systematics, and for the fine opportunity to do fieldwork with them in Mexico in 2015 (rediscovering *H. lupita*). For providing information, photographs and specimens, and for sharing their knowledge, I am indebted to Jim Córdoba (Costa Rica), Mohamed Benmesbah (French Guiana and France), and John Morrall (Trinidad & Tobago and United Kingdom). Years ago (1995-98) I was benefitted by the teachings and advice of R. I. Vane-Wright (my former supervisor), Phil R. Ackery, Bernard D'Abbrera (with whom I shared the keys of the old type specimens collection!), David C. Lees, George W. Beccaloni, and Andrew F. E. Neild (then at NHMUK). I specially thank Blanca Huertas, now Senior Curator at this institution, for granting me access to the collections under her care to be able to check the enigmatic *acmenis* specimen in 2016. In the old days (1990s) I was kindly assisted in many ways by Zine Ajmat de Toledo (IML), Wolfram May, Matthias Nuss (ZMHB), and Walter Neukirchen (Germany).

Fundamental information for this work was received from Jeanne Robinson (GLAHM), Robert Blackburn (Macleay Museum, Sydney, Australia), and Marie Meister (Museum of Zoology, University of Strasbourg, France); I acknowledge their kindness and attention. Thanks to Edmundo Rubio (†) for critically reading my earliest manuscript and suggesting (too) many changes. Tito R. Barros, Gilson Rivas, Ingrid B. Petit, and an anonymous reviewer independently read this work, in parts or in full. Many thanks for their corrections.

Research for this contribution received its last drive during a sabbatical stay at the Centre of Latin American Studies of the University of Cambridge (CLAS), UK (Simon Bolivar Chair 2019-2020). For this privileged opportunity I was academically endorsed by Professors Paul Brakefield (Trinity College) and Chris Jiggins (St John's College). I thank Professors David Ibbetson (President, Clare Hall), Felipe Hernández (Director, CLAS), and Rebecca Kilner (Director, Museum of Zoology), as well as Ed Turner, Sridhar Halali (Museum and Department of Zoology), Julie Coimbra, and Chriselia DeVries (CLAS) for their hospitality and support.

REFERENCES

- Álvarez, C. F., L. M. Gómez, A. López, B. C. Bock & S. I. Uribe. 2005. Estructura genética de mariposas en un paisaje fragmentado: una aproximación al manejo ambiental en Porcía (Antioquia, Colombia). *Revista Lasallista de Investigación* 2(1): 27–32.
- Anken, R. H. 1993. Bemerkungen zu *Hermeuptychia hermes* Fabricius im Süd-osten Nordamerikas (Lepidoptera: Satyridae). *Entomologische Zeitschrift* 103(22): 415–419.
- Anken, R. H. 1994. Neue Taxa des Genus *Hermeuptychia* Forster aus Brasilien (Lepidoptera: Satyridae). 2. Beitrag zur Kenntnis neuer neotropischer Euptychiini. *Entomologische Zeitschrift* 104(14): 283–291.
- Anken, R. H. 1995a. Bemerkungen zu *Hermeuptychia cucullina* (Weymer) in Südamerika. Lepidoptera: Satyridae, Euptychiini. *Facetta* 10: 8–11.
- Anken, R. H. 1995b. A record of *Hermeuptychia cucullina* (Weymer) from Brazil, including some remarks on other hermeuptychian taxa (Lep.: Satyridae). *Entomologist's Record and Journal of Variation* 107(9/10): 237–240.
- Anken, R. H., Q. Cong & N. V. Grishin. 2015. On three holotypes of *Hermeuptychia* (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyriinae). *Entomologische Zeitschrift* 125(3): 157–160.
- [Anonymous]. 2014. Two new butterfly species discovered in eastern US (2014, February 19). <http://phys.org/news/2014-02-butterfly-species-eastern.html>
- Armitage, A. 1958. A naturalist vacation. The London letters of J. C. Fabricius. *Annals of Science* 14(2): 116–131.
- Aurivillius, C. 1929. Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen Entomologischen Reisen des Herrn Dr. A. Roman in Amazonas 1914-1915 und 1923-1924. 13. Rhopalocera. *Entomologisk Tidskrift* 50(3/4): 153-168.
- Austin, T. B. 2018. Notes on the field identification of the intricate satyr, *Hermeuptychia intricata* (Nymphalidae), and its ecology in South Carolina. *Journal of the Lepidopterists' Society* 72(4): 307–313.
- Barcant, M. 1970. *Butterflies of Trinidad and Tobago*. London: Collins, 314 pp., 28 pls.
- Barnes, W. & A. W. Lindsey. 1922. A review of some generic names in the order Lepidoptera. *Annals of the Entomological Society of America* 15(1): 89–99.
- Bayern, T. von. 1901. Von Ihrer königl. Hoheit der Prinzessin Therese von Bayern auf einer Reise in Südamerika gesammelte Insekten. III. Lepidopteren. *Berliner Entomologische Zeitschrift* 46(2/3): 235–289.
- Bayern T. von. 1908. *Reisestudien aus dem westlichen Südamerika*. Berlin: Dietrich Reimer (Ernst Vohsen), 1: xix + 380 pp., 3 pls., 4 maps; 2: xiii + 340 pp., 3 pls., 2 maps.
- Beccaloni, G. W., Á. L. Viloria, S. K. Hall & G. S. Robinson. 2008. *Catalogue of the hostplants of the Neotropical butterflies. Catálogo de las plantas huésped de las mariposas neotropicales*. m3m: Monografías 3er cer 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.
- Beebe, C. W. 1951. Migration of Nymphalidae (Nymphalinae), Brassolidae, Morphidae, Libytheidae, Satyridae, Riodinidae, Lycaenidae and Hesperidae (butterflies) through Portachuelo Pass, Rancho Grande, north-central Venezuela. *Zoologica* 36(1): 1–16, 2 pls.
- Benmesbah, M., Á. L. Viloria & J. Muriene. [2021]. Taxonomic notes on *Euptychia modesta* Butler, 1867, *Neonympha alcinoe* C. Felder & R. Felder, 1867 and *Euptychia pamela* Hayward, 1957 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyriinae), 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.
- Biezanko, C. M. 1960. Satyridae, Morphidae et Brassolidae da Zona Sueste do Rio Grande do Sul (Contribuição ao conhecimento da fisiografia do Rio Grande do Sul). *Arquivos de Entomologia. Escola de Agronomia "Eliseu Maciel"* (A) 4: [i] + 1–12, 1 pl.
- Biezanko, C. M., A. Ruffinelli & D. Link. 1974. Plantas y otras sustancias alimenticias de las orugas de los lepidópteros uruguayos. *Revista do Centro de Ciências rurais* (Santa Maria, Rio Grande do Sul) 4(2): 107–147.
- Boisduval, J. B. 1870. *Considérations sur des lépidoptères envoyés du Guatemala à M. de l'Orza*. Rennes: Oberthür et fils, 1 + 100 pp.

- Boisduval, J. B. & J. E. Le Conte. 1835. *Histoire générale et iconographie des lépidoptères et des chenilles de l'Amérique septentrionale*. Paris: Méquignon-Marvis; Crochard; Roret, (11-22): 101–196, pls. 31–65.
- Braby, M. F. 1995. Reproductive seasonality in tropical satyrine butterflies: strategies for the dry season. *Ecological Entomology* 20: 5–17.
- Brakefield, P. M. & T. B. Larsen. 1984. The evolutionary significance of dry and wet season forms in some tropical butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 22: 1–12.
- Brimley, C. S. 1921. Key to the butterflies of North Carolina. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society* 37(1-2): 73–79.
- Brown, K. S., Jr. 1992. Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal. pp. 142–187. In: Morellato, L. P. C. (ed.): *História natural da Serra do Japi. Ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil*. Campinas: Editora da Unicamp/Fapesp.
- Brown, K. S., Jr., A. V. L. Freitas, B. von Schoultz, A. O. Saura & A. Saura. 2007. Chromosomal evolution of South American frugivorous butterflies in the satyroid clade (Nymphalidae: Charaxinae, Morphinae and Satyrinae). *Biological Journal of the Linnean Society* 92(3): 467–481.
- Bryk, F. 1953. Lepidoptera aus dem Amazonasgebiete und aus Peru gesammelt von Dr. Douglas Melin und Dr. Abraham Roman. *Arkiv för Zoologi* (N. S.) 5(1): 1–268, 9 figs.
- Burmeister, H. 1878-[1881]. *Description physique de la République Argentine d'après des observations personnelles et étrangères. 5. Lépidoptères. Première partie. Contenant les diurnes, crépusculaires et bombycoïdes*. Buenos Aires / Paris / Halle: P. E. Coni / F. Savy, E. Anton, vi + 526 pp.; *Atlas*: (1): [i-ii], 1–40, pls. 1–13; (2): [iii-iv], 41–60, pls. 14–24; (3): 61–64, pl. [25].
- Butler, A. G. 1867. 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. 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. [1870]a. *Catalogue of diurnal Lepidoptera described by Fabricius in the collection of the British Museum*. London: Taylor and Francis, v + 303 pp., 3 pls.
- Butler, A. G. 1870b. On new or recently described species of diurnal Lepidoptera. *Entomologist's Monthly Magazine* 6(71): 250–252, pl. 1.
- Butler, A. G. 1877a. On new species of the genus *Euptychia*, with a tabular view of those hitherto recorded. *Journal of the Linnean Society of London (Zoology)* 13(67): 116–128, pl. 12.
- Butler, A. G. 1877b. On the Lepidoptera of the Amazons collected by James W. H. Trail, Esq., during the years 1873 to 1875. *Transactions of the Entomological Society of London* 1877(2): 105–156, pl. 3.
- Butler, A. G. & H. Druce. 1874. List of the butterflies of Costa Rica, with descriptions of new species. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1874(3): 330–370.
- Calhoun, J. V. 1997. Updated list of the butterflies and skippers of Florida. *Holarctic Lepidoptera* 4: 39–50.
- Calhoun, J. V. 2018. John Abbot, Jacob Hübnér and *Oreas helicta* (Nymphalidae: Satyrinae). *News of the Lepidopterists' Society* 60(4): 159–163.
- 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.
- Capronnier, J.-B. 1881. Note sur les époques d'apparition des lépidoptères diurnes de l'Amérique du Sud recueillis dans la province de Rio-Janeiro, par M. Thobie, en 1877. *Annales de la Société Entomologique de Belgique* 25: 94–105.
- Cardé, R. T., A. M. Shapiro & H. K. Clench. 1970. Sibling species in the *eurydice* group of *Lethe* (Lepidoptera: Satyridae). *Psyche* 77(1): 70–103.
- Chacón, I. A. 1988. Lista de mariposas diurnas (Rhopalocera) del Refugio Nacional de Fauna Silvestre 'Tapanti'. pp. 71–73. In: Meza, T. A. (ed.). *Áreas silvestres de Costa Rica*. San José: Editorial Alma Mater.
- 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.
- Chambers, V. T. 1879. Annual address of V. T. Chambers, Esq.; President Cincinnati Society of Natural History. *Journal of the Cincinnati Society of Natural History* 2(2): 71–92.
- Clark, A. H. 1905. Notes on the butterflies of Margarita Island, Caracas, and Carupano, Venezuela. *Psyche* 12(1): 1–12, pl. 1.
- Clark, A. H. 1932. Butterflies of the District of Columbia and vicinity. *Bulletin of the United States National Museum* 157: x + 338 pp., 64 pls.
- Clark, A. H. & L. F. Clark. 1951. The butterflies of Virginia. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 116(7): vii + 239 pp., frontisp., 30 pls.
- 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.
- Cock, M. J. W. 2017. The butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea) of Tobago, West Indies: an updated and annotated checklist. *Insecta Mundi* 539: 1–38.
- Cong, Q. & N. V. Grishin. 2014. A new *Hermeuptychia* (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae) is sympatric and synchronic with *H. sosybius* in southeast US coastal plains, while another new *Hermeuptychia* species – not *hermes* – inhabits south Texas and northeast Mexico. *ZooKeys* 379: 43–91.
- Convey, P. 1990. Butterflies of the Paria Peninsula, NE Venezuela. *British Journal of Entomology and Natural History* 3(4): 167–171.
- Córdoba-Alfaro, J. [2012]. Diversidad de mariposas (Lepidoptera: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae) en Mansiones

- de Montes de Oca, San José, Costa Rica. *Brenesia* 75/76: 121–123.
- Cosmo, L. G., E. P. Barbosa & A. V. L. Freitas. 2014. Biology and morphology of the immature stages of *Hermeuptychia atalanta* (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.) 50(1): 82–88.
- Comstock, J. A. & L. Vázquez. 1961. Estudios de los ciclos biológicos en lepidópteros mexicanos. *Anales del Instituto de Biología de México* 31(1/2): 349–448.
- Cramer, P. 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*. Amsteldam / Utrecht: S. J. Baalde / Barthelemy Wild and J. Van Schoonhoven & Comp., 3(23/24): 129–176, pls. 265–288; 4(25/26): 1–28, pls. 289–304.
- D'Abrebra, B. 1988. *Butterflies of the Neotropical Region. Part V. Nymphalidae (Conc.) & Satyridae*. Victoria, Black Rock: Hill House, [viii] + pp. 679–877.
- Davis, F. L. 1928. *Notes on the butterflies of British Honduras*. London: Old Royalty Book Publishers (Henry Walker), 101 pp. + [i], 1 pl.
- Denton, S. F. 1900. *As nature shows them. Moths and butterflies of the United States, east of the Rocky Mountains. With over 400 photographic illustrations in the text and many transfers of species from life. Part II. The butterflies*. Boston: Bradlee-Whiddon, xvi + pp. 163–361, [46] pls.
- Dessuy, M. B. & A. B. de Morais. 2007. Diversidade de borboletas (Lepidoptera, Papilionoidea e Hesperioidea) em fragmentos de floresta estacional decidual em Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 24(1): 108–120.
- DeVries, P. J. 1983. *Euptychia hermes* (Nimfa [sic] Café de Zacate, Grass Nymph). pp. 722–723. In: Janzen, D. H. (ed.). *Costa Rican natural history*. Chicago: The University of Chicago Press.
- 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, N.J.: Princeton University Press, [ii] + xxii + 327 pp. + [i]; 50 pls.
- Distant, W. L. 1876. 1876. Remarks on the Rhopalocera of Costa Rica. *Proceedings of the Entomological Society of London* 1876(3): x–xiv.
- Dognin, P. 1891. *Lépidoptères de Loja et environs (Equateur). Descriptions d'espèces nouvelles*. Paris: Imprimerie F. Levé, 2: 27–65, pls. 3–6.
- Dongmo, M. A. K., T. C. Bonebrake, R. Hanna & A. Fomena. 2018. Seasonal polyphenism in *Bicyclus dorothea* (Lepidoptera: Nymphalidae) across different habitats in Cameroon. *Environmental Entomology* 47(6): 1601–1608.
- Doubleday, E. [1845]. *List of the specimens of lepidopterous insects in the collection of the British Museum. Part I*. London: Edward Newman, v + 150 pp.
- Druce, H. 1876. List of the butterflies of Peru, with descriptions of new species. With some notes by Edward Bartlett. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1876(1): 205–250, pls. 17–18.
- Dyar, H. G. [1903]. A list of North American Lepidoptera and key to the literature of this order of insects. *Bulletin of the United States National Museum* 52: xix + 723 pp.
- Dyar, H. G. 1913. Results of the Yale Peruvian Expedition of 1911. Lepidoptera. *Proceedings of the United States National Museum* 45(2006): 627–649.
- Dyar, H. G. 1914. Report on the Lepidoptera of the Smithsonian Biological Survey of the Panama Canal Zone. *Proceedings of the United States National Museum* 47(2050): 139–350.
- Edwards, W. H. 1872. *Synopsis of North American butterflies*. Volume I. Philadelphia: The American Entomological Society, vi + 52 pp.
- Edwards, W. H. 1877. Description of preparatory stages of *Neonympha sosybius*. *The Canadian Entomologist* 9(12): 229–231.
- Edwards, W. H. 1883. Description of the preparatory stages of *Neonympha canthus* Linn. (except the chrysalis). *The Canadian Entomologist*, 15(4): 64–69.
- Edwards, W. H. 1884. Revised catalogue of the diurnal Lepidoptera of America north of Mexico. *Transactions of the American Entomological Society* 11(3/4): 245–338.
- Eimer, G. H. T. & C. Fickert. 1897. *Orthogenesis der Schmetterlinge. Ein Beweis bestimmt gerichteter Entwicklung und Ohnmacht der natürlichen Zuchtwahl bei der Artbildung. Zugleich eine Erwiderung an August Weismann*. Leipzig: Wilhelm Engelmann, xvi + 513 pp., 2 pls.
- Emery, E. de O., K. S. Brown, Jr. & C. E. G. Pinheiro. 2006. As borboletas (Lepidoptera, Papilionoidea) do Distrito Federal, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 50(1): 85–92.
- Emmel, T. C. 1970. The population biology of the Neotropical satyrid butterfly *Euptychia hermes*. I. Interpopulation movement, general ecology, and population sizes in lowland Costa Rica (dry season, 1966). *Journal of Research on the Lepidoptera* 7(3): 153–165.
- Erichson, W. F. [1849]. Insecten. pp. 553–617. In: Schomburgk, R.: *Reisen in Britisch-Guiana in den Jahren 1840-1844. Im Auftrag Sr. Majestät des Königs von Preussen. Versuch einer Fauna und Flora von Britisch-Guiana. Nach Vorlangen von Johannes Müller, Ehrenberg, Erichson, Klotzsch, Troschel, Cabanis und andern*, 3. Leipzig: J. J. Weber.
- 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, de-*

- scriptionibus, observationibus*. Flensburgi et Lipsiae: Officina Libraria Kortii, [iv] + [xii] + [xvi] + 832 pp.
- Fabricius, J. C. 1776. *Genera insectorum eorumque characteres naturales secundum numerum, figuram, situm et proportionem omnium partium oris adiecta mantissa specierum nuper detectarum*. Chilonii, Mich. Friedr. Bartsch, [xvi] + 310 pp.
- Fabricius, J. C. 1781-[1782]. *Species insectorum exhibentes eorum differentias specificas, synonyma avctorum, loca natalia, metamorphosin adiectis observationibus, descriptionibus*. Tom. II. Hamburgii et Kilonii: Carol. Ernest. Bohnii, 517 pp. + [i].
- Fabricius, J. C. 1784. *Briefe aus London vermischten inhalts*. Dessau und Leipzig: Buchhandlung der Celebrten, 348 pp.
- Fabricius, J. C. 1787. *Mantissa insectorum sistens species nuper detectas adiectis synonymis, observationibus, descriptionibus, emendationibus*. Tom. II. Hafniae: Christ. Gottl. Proft, [i] + 382 pp.
- Fabricius, J. C. 1793. *Entomologia systematica emendata et aucta. Secundum classes, ordines, genera, species adjectis synonymis, locis, observationibus, descriptionibus*. Tom. III. Pars I. Hafniae: C. G. Proft, Fil. et Soc., [vi] + 488 pp.
- Fabricius, J. C. 1796. *Index alphabeticus in J. C. Fabricii entomologiam systematicam, emendatam et auctam, ordines, genera et species continens*. Hafniae: Christian Gottlieb Proft et Storch, 175 pp.
- Fagua, G. 1999. Variación de las mariposas y hormigas de un gradiente altitudinal de la Cordillera Oriental (Colombia). pp. 317–362. In: Amat, G. D., M. G. Andrade & F. Fernández (eds.). *Insectos de Colombia. Volumen II*. (Colección Jorge Álvarez Lleras, 13). Bogotá: Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.
- Felder, C. & R. Felder. 1862. Specimen faunae lepidopterologicae riparum fluminis Negro superioris in Brasilia septentrionali. *Wiener Entomologische Monatschrift* 6(3): 65–80, (4): 109–126, (6): 175–192, (7): 229–235.
- Forster, W. 1964. Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Boliviens XIX. Lepidoptera III. Satyridae. *Veröffentlichungen der Zoologischen Staatssammlung München* 8: 51–188, pls. 27–35.
- French, G. H. 1886. *The butterflies of the eastern United States*. Philadelphia: J. B. Lippincott Company, 408 pp.
- Frentiu, F. D., G. D. Bernard, M. P. Sison-Mangus, A. V. Z. Brower & A. D. Briscoe. 2007. Gene duplication is an evolutionary mechanism for expanding spectral diversity in the long-wavelength photopigments of butterflies. *Molecular Biology and Evolution* 24(9): 2016–2028.
- Gaede, M. 1931. Familia Satyridae. In: Strand, E. (ed.). *Lepidopterorum Catalogus* 43: 1–320; 46: 321–544; 48: 545–759.
- García-Pérez, J. F., L. A. Ospina-López, F. A. Villa-Navarro & G. Reinoso-Florez. 2007. Diversidad y distribución de mariposas Satyrinae (Lepidoptera: Nymphalidae) en la cuenca del río Coello, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 55(2): 645–653.
- Garwood, K. & R. Lehman. 2011. *Butterflies of Central America. A photographic checklist of common species. Volume I: Ptilionidae, Pieridae & Nymphalidae*. McAllen, TX: Edition RiCalé Publishing, x + 304 pp.
- Gerhard, B. 1878. *Systematisches verzeichniss der Macro-Lepidopteren von Nord-Amerika. Nach den neuesten und besten Quellen zusammengestellt*. Leipzig / Berlin: R. Friedländer & Sohn, [ii] + xvi + 196 pp. + [iv].
- Gernaat, H. B. P. E., B. G. Beckles & T. van Aniel. 2012. *Butterflies of Suriname. A natural history*. Amsterdam: KIT Publishers, 680 pp., 52 pls.
- Gerstaecker, A. 1867. Bericht über die wissenschaftlichen Leistungen im Gebiete der Entomologie während der Jahre 1865–1866. Zweite Hälfte. pp. 305–533. In: Troschel, F. H. *Archiv für Naturgeschichte. Drei und Dreissigster Jahrgang. Zweiter Band*. Berlin: Nicolaeische Verlagsbuchhandlung.
- Gerstaecker, A. 1869. *Bericht über die wissenschaftlichen Leistungen im Gebiete der Entomologie während der Jahre 1865–1866. (Zweite Hälfte)*. Berlin: Nicolaische Verlagsbuchhandlung, [ii] + 192 pp.
- Glantz, M. 1982. *Viajes en México; crónicas extranjerías*. 2 vols. México, D. F.: CONAFE / Fondo de Cultura Económica, I: 324 pp.; II: 680 pp.
- Glassberg, J. 2007. *A swift guide to the butterflies of Mexico and Central America*. USA: Sunstreak Books Inc., 266 pp.
- Glassberg, J. 2012. *A swift guide to the butterflies of North America*. USA: Sunstreak Books Inc., 416 pp.
- Glassberg, J. 2018. *A swift guide to the butterflies of Mexico and Central America*. [2nd ed.]. Morristown: Sunstreak Books, Inc. [vi] + 266 pp.
- Gmelin, J. F. [1790]. *Caroli a Linné. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima tertia, aucta, reformata*. Lipsiae: Georg Emanuel Beer, 1(5): [iv] + pp. 2225–3020.
- 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*. Paris: veuve Agasse, 9(2).
- Godman, F. D. C. 1901. *Biologia Centrali-Americana. Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera*. London: Dulau & Co., Bernard Quaritch, 1(164): 645–668, pls. 104–105.
- Godman, F. D. C. & O. Salvin. 1880a. *Biologia Centrali-Americana. Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera*. London: Dulau & Co., Bernard Quaritch, 1(6): 73–88, pl. 8.
- Godman, F. D. C. & O. Salvin. 1880b. A list of diurnal Lepidoptera collected in the Sierra Nevada of Santa Marta, Colombia, and the vicinity. *Transactions of the Entomological Society of London* 1880(3): 119–132, pls. 3–4.
- Gosse, P. H. 1880. The butterflies of Paraguay and La Plata. *Entomologist* 13(208): 193–205, pl. 2.
- Gottsberger, G. & I. Silberbauer-Gottsberger. 2006. *Life in the Cerrado. A South American tropical seasonal ecosystem. Vol. II. Pollination and seed dispersal*. Ulm: Reta Verlag, 383 pp. + [i].

- Grossbeck, J. A. 1917. Lepidoptera. In: F. E. Watson (ed.). Insects of Florida. IV. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 37(1): 1–147.
- Hancock, E. G. 2015. The shaping role of Johan Christian Fabricius: William Hunter's insect collection and entomology in Eighteenth-Century London. pp. 151–163. In: Hancock, E. G., N. Pearce & M. Campbell (eds.). *William Hunter's world: the art and science of Eighteenth-Century collecting*. Series: The histories of material culture and collecting, 1700–1950. Ashgate Publishing: Farnham, Surrey.
- Hanson, P. E. & K. Nishida. 2016. *Insects and other arthropods of Tropical America*. Ithaca, NY: Cornell University Press / Comstock Publishing Associates, vii + 375 pp.
- Hanula, J. L. & S. Horn. 2011. Removing an exotic shrub from riparian forests increases butterfly abundance and diversity. *Forest Ecology and Management* 262: 674–680.
- Harris, T. W. 1862. *A treatise on some of the insects injurious to vegetation*. 3rd ed. Boston: William White, xi + 640 pp., 8 pls.
- Hayward, K. J. 1951. Catálogo sinonímico de los ropalóceros argentinos excluyendo "Hesperiidae". *Acta Zoologica Lilloana* 9: 85–281.
- Hayward, K. J. 1957. Nuevas *Euptychia* de Bolivia (Lepidoptera Satyridae). *Revista Chilena de Entomología* 5: 107–121.
- Hayward, K. J. 1958a. Satíridos argentinos (Lep. Rhop. Satyridae) II. Los géneros (continuación). *Acta Zoologica Lilloana* 15: 161–181.
- Hayward, K. J. 1958b. Satíridos argentinos (Lep. Rhop. Satyridae) III. Guía para su clasificación. *Acta Zoologica Lilloana* 15: 199–296, 8 pls.
- Hayward, K. J. 1958c. Dibujos de los genitales masculinos de algunos satíridos neotropicales (Lep. Rhop. Satyridae). *Acta Zoologica Lilloana* 16: 61–81.
- Hayward, K. J. 1960. Insectos tucumanos perjudiciales. *Revista Industrial y Agrícola de Tucumán* 42(1): 3–144.
- Hemming, A. F. 1937. *Hübner. A bibliographical and systematic account of the entomological works of Jacob Hübner and of the supplements thereto by Carl Geyer, Gottfried Franz von Fröblich and Gottlieb August Wilhelm Herrich-Schäffer*. London: Royal Entomological Society, 1: xxxiv + 605 pp., frontisp.; 2: ix + [1] + 270 pp.
- Herbst, J. F. W. 1796. In: Jablonsky, C. G. *Natursystem aller bekannten in und ausländischen Insekten als eine Fortsetzung der von Buffonschen Naturgeschichte. Nach dem System des Ritters Carl von Linné. Der Schmetterlinge achter Theil mit 49 illuminirten Ruffertafeln*, vol. 8. Berlin: Rath's Pauli, [viii] + 304 pp., pls. 182–230.
- Herrera, M. 1923. *Guía para visitar la colección de los arácnidos, miriápodos e insectos con especial indicación de los artrópodos nocivos al hombre y a la agricultura*. México: Secretaría de Agricultura y Fomento, 200 pp., 59 láms.
- Herrich-Schäffer, G. A. W. 1865. Lepidopterorum Index systematicus. *Correspondenz-Blatt des Zoologisch-Mineralogischen Vereines in Regensburg* 19(5): 63–76, (6): 84–92, (7): 100–108.
- Holland, W. J. 1898. *The butterfly book. A popular guide to a knowledge of the butterflies of North America*. New York: Doubleday & McClure Co., xx + 382 pp., 48 pls.
- Hope, T. W. 1845. The auto-biography of John Christian Fabricius, translated from the Danish, with additional notes and observations. *Transactions of the Entomological Society of London* 4 (suppl.): i-xvi + [portrait].
- Hübner, J. [1811]. *Sammlung exotischer Schmetterlinge*. Augsburg: Jacob Hübner, 1: pls. [36, 70, 87, 91, 101, 124, 129, 177, 183, 207, 210].
- Hübner, J. [1819]. *Verzeichniss bekannter Schmettlinge [sic]*. Augsburg: Jacob Hübner, (2-8): 17–128.
- Hübner, J. 1823. *Zuträge zur Sammlung exotischer Schmettlinge, bestehend in Bekundigung einzelner Fliegmuster neuer oder rarer nichteuropäischer Gattungen*. Augsburg: Jacob Hübner, 2: 1–40.
- ICZN [International Commission on Zoological Nomenclature]. 1999. *International Code of Zoological Nomenclature / Code International de Nomenclature Zoologique*. 4th ed. London: The International Trust for Zoological Nomenclature, xxx + 306 pp.
- Iserhard, C. A. & H. P. Romanowski. 2004. Lista de espécies de borboletas (Lepidoptera, Papilionoidea e Hesperioidea) da região do vale do rio Maquiné, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 21(3): 649–662.
- Jones, W. 1785. *Papiliones Nymphales Gemmati et Phalerati delineati et picti Guglielmo Jones 1785*. [London], vol. V: [119] pp.; vol. VI: [140] pp. [MSS in the Oxford University Museum of Natural History Archives and Library Collection, filed as *Jones' Icones Volume V [WJ/B/1/5]* and *Volume VI [WJ/B/1/6]*. Available at: <http://www.jonesicones.com/>].
- Kaminski, L. A., A. A. Schantz, E. C. Teixeira, C. A. Iserhard & H. P. Romanowski. 2001. Lista preliminar de espécies de borboletas do Parque Estadual de Itapuã, RS. pp. 195–200. In: Bager, A. (ed.). *1º Simpósio de áreas protegidas. Pesquisa e desenvolvimento sócio-econômico*. Pelotas: Universidade Católica de Pelotas.
- Kaye, W. J. 1904. A catalogue of the Lepidoptera Rhopalocera of Trinidad. With an Appendix by J. Guppy. *Transactions of the Entomological Society of London*, 1904(2): 159–224, pls. 17–18.
- Kirby, W. F. 1871. *A synonymic catalogue of diurnal Lepidoptera*. London: John Van Voorst, vii + 690 pp.
- Kirby, W. F. 1877. *A synonymic catalogue of diurnal Lepidoptera. Supplement*. London: John Van Voorst, viii + pp. 691–883.
- Kirby, W. F. 1880. Catalogue of the Lepidoptera (Rhopalocera, Sphingidae, Castniidae and Uraniidae) in the Museum of Science and Art, Dublin, with remarks on new or interesting species. *Scientific Proceedings of the Royal Dublin Society (N.S.)* 2(5): 292–340.
- Koçak, A. Ö & M. Kemal (eds.). 2007. Results of the International Projects of the CESA on the Lepidoptera of the World. I. *Centre for Entomological Studies Ankara, Memoirs*, 3/4: v + 1–1989, 49 pls. + [i].

- Koçak A. Ö & M. Kemal. 2015. Annotated list of the lepidopterological taxa in the info-system of the Cesa. Part I. *Centre for Entomological Studies Ankara, Memoirs*, 7: 1–4792, 1 tab.
- Kochalka, J. A., D. Torres, B. R. Garcete & C. Aguilar. 1996. Lista de invertebrados de Paraguay pertenecientes a las colecciones del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay, pp. 69–283. *In*: Romero, M. (ed.). *Colecciones de flora y fauna del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay*. San Lorenzo: Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay.
- Lamas, G. 1969. Lista de ropalóceros (Lepidoptera) peruanos citados en la obra “Die Gross-Schmetterlinge der Erde” de Adalbert Seitz. *Biota* 7(58): 265–328.
- Lamas, G. 1997. Lepidoptera of the Cordillera del Cóndor, pp. 90–98, 212–230. *In*: Schulenberg, T. S. & K. Awbrey (eds.). The Cordillera del Cóndor region of Ecuador and Peru: a biological assessment. *RAP Working Papers* 7: 1–231.
- 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 láms.
- Lamas, G. 2004. Nymphalidae. Satyrinae. Tribe Satyrini. Subtribe Euptychiina. pp. 217–223. *In*: Lamas, G. (ed.). Check-list: Part 4A. Hesperioidea – Papilionoidea. *In*: Heppner, J. B. (ed.). *Atlas of Neotropical Lepidoptera. Volume 5A*. Gainesville: Association for Tropical Lepidoptera / Scientific Publishers.
- Lewis, L. H. 1973. *Butterflies of the World*. Chicago: Follett, xvi + 312 pp., 208 pls.
- Linnaeus, C. 1763a. *In*: Johansson, B. *Centuria insectorum rariorum quam consent. Experimentiss. Fac. Med. In Regia Academia Upsaliensi, preside nobilissimo atque celeberrimo D:o Doct. Carolo von Linné, équite aurat. de Stella Polari. S:a R:a M:tis Sveciae Archiatro. Medicin. et Botan. Professore Reg. et Ord. Acad. Scient. Upsal. Hol. Paris. Petropol. Berol. Bernens. Londin. Angl. Imper. Edinb. Monspel. Tolos. et Florent. Membro. Publico examine submittit Boas Johansson, calmariensis. In audit. Carol. Maj. D. XXIII. Junii. Anni MDC-CLXIII*. Upsalæ, [vi] + 32 pp.
- Linnaeus, C. 1763b. *In*: Johansson, B. 1763b. CXXI. Centuria insectorum rariorum, quam, præside D. D. Car. von Linné, proposuit Boas Johansson, calmariensis. Upsalæ 1763. Junii. 23. pp. 384–415. *In*: Linnaeus, C. *Amoenitates Academicæ; seu dissertationes variæ physicae, medicae, botanicae, antehac seorsim editae, nunc collectæ et auctæ cum tabulis aeneis. Volumen sextum*. Holmiæ: Laurentii Salvii, 6.
- Linnaeus, C. 1767. *Systema naturae. Tom. I. Pars II. Editio duodecima reformata*. Holmiæ: Laur. Salvii, 1(2): [ii] + 533–1328 + [36] pp.
- Llorente-Bousquets, J. E.; M. A. Luis-Martínez & I. Vargas-Fernández. 2006. Apéndice general de Papilionoidea: lista sistemática, distribución estatal y provincias biogeográficas. pp. 945–1009. *In*: Morrone, J. J. & J. E. Llorente (eds.). *Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana*. México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Longstaff, G. B. 1908. On some of the butterflies of Tobago. *Transactions of the Entomological Society of London* 1908(1): 53–57.
- Longstaff, G. B. 1912. *Butterfly-hunting in many lands. Notes of a field naturalist*. London: Longmans, Green and Co, xx + 729 pp., 16 pls.
- Mabilde, A. P. 1896. *Borboletas do Estado do Rio Grande do Sul. Guia prática para os principiantes colleccionadores de insectos contendo a descrição fiel de perto de 1000 borboletas com 280 figuras lithographadas em tamanho, formas e dezenhos conforme o natural. Estudo sobre a vida de insectos do Rio Grande do Sul e sobre a caça, classificação e a conservação de uma colleção, mais ou menos regular*. Pôrto Alegre: Typographia Gundlach & Schuldt, 240 pp., 24 pls.
- Matos-Maraví, P. F., C. Peña, K. R. Willmott, A. V. L. Freitas & N. Wahlberg. 2013. Systematics and evolutionary history of butterflies in the “*Taygetis* clade” (Nymphalidae: Satyrinae: Euptychiina): towards a better understanding of Neotropical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66: 54–68.
- McDunnough, J. H. 1938. Check list of the Lepidoptera of Canada and the United States of America. Part 1. Macrolepidoptera. *Memoirs of the Southern California Academy of Science* 1: 3–272.
- Maes, J. M. 1999. Mariposas del volcán Casita, departamento de Chinandega, Nicaragua. *Encuentro* (Managua) 31(51): 10–22.
- Manara, B. 1994. *25 mariposas de Caracas*. Caracas: Alcaldía de Caracas, Fondo Editorial Fundarte, 85 pp.
- Marchiori, M. O. & H. P. Romanowski. 2006a. Species composition and diel variation of a butterfly taxocene (Lepidoptera, Papilionoidea and Hesperioidea) in a restinga forest at Itapuá State Park, Rio Grande do Sul, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 23(2): 443–454.
- Marchiori, M. O. & H. P. Romanowski. 2006b. Borboletas (Lepidoptera, Papilionoidea e Hesperioidea) do Parque Estadual do Espinilho e entorno, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 23(4): 1029–1037.
- Marín, M. A., C. F. Álvarez, C. E. Giraldo, T. W. Pyrcz, S. I. Uribe & R. Vila. 2014. Mariposas en un bosque de niebla andino periurbano en el valle de Aburrá, Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85(1): 200–208.
- Marín, M. A., A. López, A. V. L. Freitas & S. I. Uribe. 2009. Caracterización molecular de Euptychiina (Lepidoptera: Satyrinae) del norte de la Cordillera Central de los Andes. *Revista Colombiana de Entomología* 35(2): 235–244.
- Marín, M. A., A. López & S. I. Uribe. 2012. Interspecific variation in mitochondrial serine transfer RNA (UCN) in Euptychiina butterflies (Lepidoptera: Satyrinae): structure and alignment. *Mitochondrial DNA* 23(3): 208–215.
- Marín, M. A., C. Peña, A. V. L. Freitas, N. Wahlberg & S. I. Uribe. 2011. From the phylogeny of the Satyrinae butterflies to the systematic of Euptychiina (Lepidoptera: Nymphalidae): history, progress and prospects. *Neotropical Entomology* 40(1): 1–13.

- Marín, M. A., C. Peña, S. I. Uribe & A. V. L. Freitas. 2017. Morphology agrees with molecular data: phylogenetic affinities of Euptychiina butterflies (Nymphalidae: Satyrinae). *Systematic Entomology* 42(4): 768–785.
- Marín, M. A., T. Zacca, S. Nakahara, E. de P. Barbosa, M. Espeland, B. Huertas, G. Lamas, K. R. Willmott & A. V. L. Freitas. 2019. An overview of the Euptychiina (Satyrinae) diversity, pp. 76–98, 1 fig. *In*: Guarín, J. H., C. E. Giraldo & J. L. Jaramillo (eds.). *Memorias & Resúmenes. Congreso Sociedad Colombiana de Entomología*. Medellín: Sociedad Colombiana de Entomología.
- Mayer, W. 1961. *Early travelers in Mexico 153 to 1816*. México, D. F.: Editorial Cultura, ix + 176 pp. + [ii].
- Ménétriés, E. 1829. Observations sur quelques lépidoptères du Brésil. *Nouveaux Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou* 1: 181–196, pls. 5–7.
- Miller, L. D. 1968. The higher classification, phylogeny and zoogeography of the Satyridae (Lepidoptera). *Memoirs of the American Entomological Society* 24: [6] + iii + 174 pp.
- Miller, L. D. 1976. Revision of the Euptychiini (Satyridae). 3. *Megisto* Hübner. *Bulletin of the Allyn Museum* 33: 1–23.
- Miller, L. D. & F. M. Brown. 1981. A catalogue /checklist of the butterflies of America north of Mexico. *Memoir. The Lepidopterists' Society* 2: vii + 280 pp.
- Möschler, H. B. 1876. Exotisches. Synonymic list of the butterflies of North America north of Mexico by Samuel H. Scudder. Part I. Nymphales. *Entomologische Zeitung* 37(1-3): 32–42.
- Möschler, H. B. 1877. Beiträge zur Schmetterlings-Fauna von Surinam. *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* 26(1): 293–352, pls. 3–4.
- Mombert, J. I. 1869. *An authentic history of Lancaster County in the State of Pennsylvania*. Lancaster, PA: J. E. Barr & Co., [ii] + viii + 617 pp. + [i]; [1] map, [1] pl. + [i] + 175 pp. + [iii]
- Morales, M. D. 1986. Viajeros extranjeros y descripciones de la ciudad de México, 1800-1920. *Andamio. Historias* 14: 105–144.
- Morris, J. G. 1860. Catalogue of the described Lepidoptera of North America. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 3(2): viii + 68 pp.
- Morris, J. G. 1862. Synopsis of the described Lepidoptera of North America. Part I. Diurnal and crepuscular Lepidoptera. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 4(133): xxvii + 358 pp.
- Murray, D. & D. P. Prowell. 2004. Molecular phylogenetics and evolutionary history of the neotropical Satyrinae Subtribe Euptychiina (Nymphalidae: Satyrinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34: 67–80.
- Nakahara, S., D. Tan, G. Lamas, A. Parus & K. R. Willmott. 2016. A distinctive new species of *Hermeuptychia* Forster, 1964 from the Eastern Tropical Andes (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Tropical Lepidoptera Research* 26(2): 77–84.
- Opler, P. A. & A. D. Warren. 2002. *Butterflies of North America. 2. Scientific names list for butterfly species of North America, north of Mexico*. Fort Collins: Colorado State University, C. P. Gillette Museum of Arthropod Diversity, [2] + 79 pp.
- Peixoto, P. E. C. & W. W. Benson. 2009. Daily activity patterns of two co-occurring tropical satyrine butterflies. *Journal of Insect Science* 9(54): 1–14.
- Pelham, J. 2008. A catalogue of the butterflies of the United States and Canada, with a complete bibliography of the descriptive and systematic literature. *The Journal of Research on the Lepidoptera* 40: i-xiii, 1–652.
- Peña, C., S. Nylin, A. V. L. Freitas & N. Wahlberg. 2010. Biogeographic history of the butterfly subtribe Euptychiina (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). *Zoologica Scripta* 39: 243–258.
- Peña, C., S. Nylin & N. Wahlberg. 2011. The radiation of Satyrini butterflies (Nymphalidae: Satyrinae): a challenge for phylogenetic methods. *Zoological Journal of the Linnean Society* 161(1): 64–87.
- Piñas Rubio, F. 2004. *Mariposas del Ecuador. Vol. 11b. Familia: Nymphalidae. Subfamilia: Satyrinae*. Quito: Compañía de Jesús, v + 90 pp. + CD [692 figs.].
- Poole, R. W. & R. E. Lewis. 1996. *Nomina Insecta Nearctica: a checklist of the insects of North America, vol. 3: Diptera, Lepidoptera, Siphonaptera*. Rockville: Entomological Information Services, 1143 pp.
- Prado, B. R., C. Pozo, M. Valdez-Moreno & P. D. M. Hebert. 2011. Beyond the colours: Discovering hidden diversity in the Nymphalidae of the Yucatan Peninsula in Mexico through DNA barcoding. *PLoS ONE* 6(11)(e27776): 1–11.
- Prittowitz, O. von. 1865. Beitrag zur Fauna des Corcovado. *Stettiner Entomologische Zeitung*, 26(4/5): 123–143; (10/12): 307–325.
- Pulido, H. & M. G. Andrade. 2009. Las mariposas de la Serranía de Perijá. pp. 509–559, 704–706, figs. 37–46, tab. 84. *In*: Rangel, J. O. (ed.). *Colombia. Diversidad biótica VIII. Media y baja montaña de la Serranía de Perijá*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales.
- Pulido, H. & D. A. Párrales. 2011. Listado de especies de las mariposas diurnas (Hesperioidea y Papilionoidea) de Arcahuco (Boyacá, Colombia). *Boletín Científico. Museo de Historia natural. Universidad de Caldas* 15(2): 191–200.
- Racheli, T. & L. Racheli. 2001. An annotated list of Ecuadorian butterflies (Lepidoptera: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae). *Fragmenta Entomologica* 33(2): 213–380.
- Raguso, R. A. & J. E. Llorente-Bousquets. 1997. Papilionoidea. pp. 257–291. *In*: González, E., R. Dirzo & R. C. Vogt (eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*. México, D. F.: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Reakirt, T. [1867]. Descriptions of some new species of diurnal Lepidoptera. Series II. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 18(4): 331–336.
- Ribeiro, V. de M. 1931. Lepidópteros de Matto Grosso. Material colligido pelos senhores General Cândido Rondón, Prof.

- Alípio de Miranda-Ribeiro e Emil Stolle. *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro* 7(1): 31–52.
- Richards, A. G. 1931. Distributional studies on southeastern Rhopalocera. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society* 26(5): 234–255.
- Rick. 2014. Two new satyrid species described in U. S. <https://leplog.wordpress.com/page/43/>
- Riley, N. D. & A. G. Gabriel. 1924. *Catalogue of the type specimens of Lepidoptera Rhopalocera in the British Museum. Part I. Satyridae*. London: Oxford University Press, 62 pp.
- Ríos-Málaver, I. C., C. A. Ollarte-Quiñonez & Á. L. Viloria. [2021]. 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. *Anartia, Publicación del Museo de Biología de La Universidad del Zulia* 31: 78–101.
- Romanowski, H. P., C. A. Iserhard, M. O. Marchiori, L. A. Kaminski, E. C. Teixeira, F. Camargo & A. L. G. Paz. 2003. Lista de espécies inventariadas através do projeto “As borboletas do Rio Grande do Sul”. pp. 2-9. In: Bager, A. (ed.). *2º Simpósio de Áreas Protegidas. Conservação no âmbito do Cone Sul*. Pelotas: Universidade Católica de Pelotas.
- Sanders, C. B. 1904. The collections of William John Burchell, D. C. L., in the Hope Department, Oxford University Museum. IV. On the Lepidoptera Rhopalocera collected by W. J. Burchell in Brazil, 1825-1830. *Annals and Magazine of Natural History* (7)13(76): 305–323.
- Schantz, A. A., L. A. Kaminski, E. C. Teixeira, C. A. Iserhard & H. P. Romanowski. 2001. Lista de espécies de borboletas do Parque Estadual do Turvo, RS. pp. 213–217. In: Bager, A. (ed.). *1º Simpósio de áreas protegidas. Pesquisa e desenvolvimento sócio-econômico*. Pelotas: Universidade Católica de Pelotas.
- Scopoli, I. A. 1777. *Introductio ad Historiam Naturalem sistens Genera Lapidum, Plantarum, et Animalium hactenus detecta, characteribus essentialibus donata, in tribus divisa, subinde ad leges naturae*. Prague: Wolfgangum Gerle, [vii] + 506 + 34 pp.
- Scudder, S. H. 1875. Synonymic list of the butterflies of North America, North of Mexico. Part I. Nymphales. *Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences* 2: 233–269.
- Scudder, S. H. 1889. *The butterflies of the eastern United States and Canada with special reference to New England*. 3 vols. Cambridge, [USA]: Published by the Author, I: xxiv-i- 766 pp., frontisp.; II: xii + pp. 767–1774, frontisp., 1 map; III: i–viii, pp. 1775–1958, frontisp., pls. 1–89, 3 maps.
- See, J., S. Nakahara & G. Gallice. 2018. Immature stages of *Splendeuptychia quadrina* (Butler, 1869) (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Tropical Lepidoptera Research* 28(2): 49–53.
- Seraphim, N., A. V. L. Freitas, Silva-Brandão, K. L. 2009. Caracterização do complexo de espécies *Hermeuptychia hermes*: o que o DNAmít pode nos dizer sobre essa borboleta?. *Resumos do 55º Congresso Brasileiro de Genética* (Águas de Lindóia, SP, Brasil), pp. 331 [abstract].
- Seraphim, N., M. A. Marín, A.V. L. Freitas & K. L. Silva-Brandão. 2014. Morphological and molecular marker contributions to disentangling the cryptic *Hermeuptychia hermes* species complex (Nymphalidae: Satyrinae: Euptychiina). *Molecular Ecology Resources* 14(1): 39–49 + [11] pp. [supplementary material].
- Shannon, W. C. 1898. Appendix IX. Report on the insects collected in Central America. pp. 355–360. In: Macomb, M. M. *Report of surveys and explorations made by Corps No. 1 in Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua and Costa Rica. 1891-1893*. Washington, D. C.: Intercontinental Railway Commission.
- Sharpe, E. M. 1890. On a collection of Lepidoptera made by Mr. Edmund Reynolds on the rivers Tocantins and Araguaya and in the province of Goyaz, Brazil. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1890(3): 552–577, pl. 46.
- Sharpe, J. 1914. Preliminary list of butterflies of the vicinity of Charleston. *Bulletin of the Charleston Museum* 10(4): 33–36.
- Silva, J. 1944. *Viajeros franceses en México*. México, D. F.: Editorial América, 290 pp.
- Silva-Brandão, K. L., M. L. Lyra, T.V. Santos, N. Seraphim, K. C. Albernaz, V.A.C. Pavinato, S. Martinelli, F. L. Cónsoli & C. Omoto. 2011. Exploitation of mitochondrial nad6 as a complementary marker for studying population variability in Lepidoptera. *Genetics and Molecular Biology* 34(4): 719–725.
- 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.
- Skinner, H. 1898. *A synonymic catalogue of the North American Rhopalocera*. Philadelphia: American Entomological Society, xvi + 100 pp. + xiv.
- Staudinger, O. 1887. *I. Theil. Exotische Tagfalter in systematischer Reihenfolge mit Berücksichtigung neuer Arten*. In: Staudinger, O. & E. Schatz. 1884-1892. *Exotische Schmetterlinge*. Fürth: G. Löwensohn. 1 (17): 175–234, pls. 81–95.
- Strecker, H. 1878. *Butterflies and moths of North America with full instructions for collecting, breeding, preparing, classifying, packing for shipments, etc. A complete synonymical catalogue of Macrolepidoptera with a full bibliography to which is added a glossary of terms and an alphabetical and descriptive list of localities*. Diurnes. Reading, PA: Press of B. F. Owen, [iv] + ii + 283 pp. + [i].
- Tan, D. & A. Lucky. 2016. Carolina Satyr *Hermeuptychia sosybius* (Fabricius, 1793) (Insecta: Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae: Satyrini: Euptychiina). *Document EENY660* (Gainesville, Fl.), 5 pp.
- Teston, J. A. & E. Corseuil. 2008. Ninfalídeos (Lepidoptera, Nymphalidae) ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil. Parte VI. Nymphalinae e Satyrinae. *Biociências* (Porto Alegre) 16(1): 42–51.
- Tobar, D. E., J. O. Rangel & M. G. Andrade. 2002. Diversidad de mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) en la parte

- alta de la cuenca del Río El Roble (Quindío-Colombia). *Caldasia* 24(2): 393–409.
- Travassos-Filho, L. P. & M. Carrera. 1946. Segunda expedição científica a Pôrto Cabral, margem paulista do Rio Paraná. *Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo* 5(2): 89–133.
- Tuxen, S. L. 1967. *The entomologist J. C. Fabricius. Annual Review of Entomology* 12: 1–15.
- Van den Berghe, E. P., B. Murray, M. Schweighofer & J. Hale. 1995. Mariposas de la Laguna de Apoyo, Nicaragua. *Revista Nicaragüense de Entomología* 34: 33–39.
- Vane-Wright, R. I. 2007. Johann Christian Fabricius, classifier of insect diversity (1745–1808). pp. 182–185. *In: Huxley, R. (ed.). The great naturalists*. London: Thames & Hudson.
- Vega, G. 2004. Fauna de mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) de la cuenca del río Savegre, Costa Rica. *Brenesia* 61: 109–124.
- Verloren, H. 1837. *Catalogus systematicus Lepidopterorum, quae in opere Cramerii descripta sunt, secundum methodum Latreillii. Secundum ordinem tabularum*. Utrecht: Johannes Altheer, 280 pp.
- Viloria, Á. L. 1990. *Taxonomía y distribución de los Satyridae (Lepidoptera: Rhopalocera) en la Sierra de Perijá, frontera colombo-venezolana*. Maracaibo: La Universidad del Zulia, Facultad Experimental de Ciencias, xxxviii + 296 pp. [thesis].
- Viloria, Á. L. & J. Robinson. MS. *American Satyrinae (Insecta: Lepidoptera: Nymphalidae) described by J. C. Fabricius and its type material in the Zoology Museum of the University of Glasgow*.
- Warren A. D., K. J. Davis, N. V. Grishin, J. P. Pelham & E. M. Stangeland. 2012. Interactive Listing of American Butterflies. <http://www.butterfliesofamerica.com>
- Warren, A. D., D. Tan, K. R. Willmott & N. V. Grishin. 2014b. Refining the diagnostic characters and distribution of *Hermeuptychia intricata* (Nymphalidae: Satyrinae: Satyrini). *Tropical Lepidoptera Research* 24(1): 44–51.
- Warren, A. D., K. R. Willmott & N. V. Grishin. 2014a. Subtle satyrs: differentiation and distribution of the newly described *Hermeuptychia intricata* in the Southeastern United States (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *News of The Lepidopterists' Society* 56: 83–85.
- Weidemeyer, J. W. 1863-1864. Catalogue of North American butterflies. *Proceedings of the Entomological Society of Philadelphia* 2(2): 143–154; (4): 513–542.
- Westwood, J. O. 1851. pp. 363-374, 375-386, pl. 67. *In: Doubleday, E. The genera of diurnal Lepidoptera: comprising their generic characters, a notice of their habits and transformations, and a catalogue of the species of each genus, 2*. London: Longman, Brown, Green & Longmans.
- Weymer, G. 1895. Exotische Lepidopteren. VII. Beitrag zur Lepidopterenfauna von Rio Grande do Sul. *Stettiner Entomologische Zeitung* 55(10/12): 311–333.
- Weymer, G. 1910-1912. 4. Familie: Satyridae. *In: Seitz, A. (ed.). Die Gross-Schmetterlinge der Erde*. Stuttgart: A. Kern, 5: 173–280.
- Weymer, G. & J. P. Maassen. 1890. *Lepidopteren gesammelt auf einer Reise durch Colombia, Ecuador, Perú, Brasilien, Argentinien und Bolivien in den Jahren 1868-1877 von Alphons Stübel*. Berlin: A. Asher & Co, [ii] + xi + 182 pp., 9 pls.
- Whittaker, P. L. 1983. Notes on the satyrid butterfly populations of Corcovado National Park, Costa Rica. *Journal of the Lepidopterists' Society* 37(2): 106–114.
- Zacca, T., M. M. Casagrande, O. H. H. Mielke, B. Huertas, E. P. Barbosa, A. V. L. Freitas & K. R. Willmott. 2020. 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.

Nota bene: This article was already fully corrected and integrated to the other parts of this journal at the time when the following paper was published on line (March 10th, 2021). I consider that the results presented by its authors are congruent with the systematic arrangement herein proposed, although our nomenclatural approaches are different:

- Tan, D., A. Parus, M. Dumbar, M. Espeland & K. R. Willmott. 2021. Cytochrome *c* oxidase subunit I barcode species delineation methods imply critically underestimated diversity in 'common' *Hermeuptychia* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. Zlab007 <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlab007>

Non-invasive imaging reveals new cranial element of the basal ornithischian dinosaur *Laquintasaura venezuelae*, Early Jurassic of Venezuela

Imágenes no invasivas revelan nuevo elemento craneal del dinosaurio ornitisquio basal *Laquintasaura venezuelae*, Jurásico Temprano de Venezuela

Carlos Manuel Herrera-Castillo, Jorge D. Carrillo-Briceño & Marcelo R. Sánchez-Villagra

Universität Zürich, Paläontologisches Institut und Museum, Karl-Schmid-Straße 4, 8006 Zürich, Switzerland.

Correspondence: cmhc1995@gmail.com; jorge.carrillo@pim.uzh.ch; m.sanchez@pim.uzh.ch

(Received: 17-03-2021 / Accepted: 25-05-2021 / Online: 15-10-2021)

ABSTRACT

We report and describe the new left premaxillary bone of the basal ornithischian *Laquintasaura venezuelae* coming from a bonebed of the La Quinta Formation in the Andes of Venezuela. Previous dating of the bonebed based on U-Pb zircon analysis suggested an earliest Jurassic (Hettangian) maximum age. To our knowledge, for the first-time high-resolution computer tomography scanning was applied to rocks of this site to search for fossils, leading to the discovery reported here and the promise of this method to cope with unprepared blocks from the same site. We created a three-dimensional model of the fossil and show that the left premaxilla of *L. venezuelae* presents the unusual characteristic of a seven dental grooves count. This number is known only in other two basal thyreophorans such as *Huayangosaurus taibaii* and *Gargoyleosaurus parkpini*. This is consistent to the general trend reported for ornithischian evolution to lose premaxillary teeth, which suggests that *Laquintasaura* represents the plesiomorphic state of the character, with a high tooth count. Only with new anatomical data on *Laquintasaura* can we generate robust hypothesis of its evolutionary relationships, which address some of the earliest history of dinosaurs and their occurrence in the otherwise poorly documented equatorial areas of the globe.

Keywords: Andes, premaxilla, computer tomography, anatomy.

RESUMEN

Se registra y describe un nuevo hueso premaxilar izquierdo del ornitisquio basal *Laquintasaura venezuelae* proveniente de un lecho fosilífero de la Formación La Quinta en los Andes de Venezuela. La datación previa de este lecho fosilífero, basada en el análisis de circón U-Pb, sugirió una edad máxima del Jurásico temprano (Hettangiana). Por primera vez se aplicó una tomografía computarizada de alta resolución a las rocas de este sitio, lo que llevó al descubrimiento que se informa aquí, ratificando las potencialidades de este método para hacer frente a bloques no preparados y a la identificación de fósiles. Hemos creado un modelo tridimensional del fósil y mostramos que el premaxilar izquierdo de *L. venezuelae* presenta la característica inusual de un recuento de siete surcos dentales. Este número se conoce sólo en otros dos tireóforos basales, tales como *Huayangosaurus taibaii* y *Gargoyleosaurus parkpini*. Este descubrimiento es consistente con la tendencia general observada en la evolución de los ornitisquios a perder los dientes premaxilares, lo que sugiere que *Laquintasaura* representa el estado plesiomórfico del carácter, con un alto recuento de dientes. Sólo con nuevos datos anatómicos sobre *Laquintasaura* podemos generar hipótesis sólidas de sus relaciones evolutivas, que aborden parte de la historia más temprana de los dinosaurios y su aparición en las áreas ecuatoriales del mundo, mismas que de otro modo estarían mal documentadas.

Palabras clave: Andes, premaxila, tomografía computarizada, anatomía.

INTRODUCTION

Understanding the early diversification of dinosaurs benefits from new discoveries of fossils and investigations of their palaeobiology (Serenó 1999, 2010, Irmis 2011, Baron *et al.* 2017, Langer *et al.* 2010, 2017, Padian 2017, and references therein). Their fossil record suggests that this clade dates back to the Triassic (Serenó 1999, Serenó *et al.* 1993, Nesbitt & Sues 2020, Tanner *et al.* 2004), with a geographical origin in Laurasia (Baron *et al.* 2017) and/or in Gondwana (Lee *et al.* 2018). The oldest known dinosaur *Nyasasaurus parringtoni*, of an African provenance (Tanzania), supports a southern Pangaeian origin (Nesbitt *et al.* 2013). The appearance of dinosaurs in the Triassic was an important event in the history of life, marking the onset of a faunal diversification that dominated worldwide terrestrial ecosystems for almost 230 Myr. (Langer *et al.* 2010, Nesbitt *et al.* 2013). The phylogenetic relations within members of the three major Dinosauria clades Theropoda, Sauropodomorpha, and Ornithischia, have been a subject of debate (Baron *et al.* 2016, 2017, Padian 2017, Langer *et al.* 2017). The early evolution of the Ornithischian clade is critical in this regard. The exclusion of *Pisanosaurus mertii* from Ornithischia (Agnolín & Rozadilla 2017, Baron *et al.* 2019) implies the absence of members of this group during the Triassic, which raises questions regarding the origin of the clade (Baron 2019). For example, Baron (2019) proposed that the solution to the gap in the fossil record of ornithischians might be solved through a reinterpretation of their phylogenetic position as being nested within Theropoda or Sauropodomorpha.

Laquintasaura venezuelae, as the earliest securely dated representative of the ornithischians (Barrett *et al.* 2014), finds itself in the middle of the debate. Previous studies suggested that at the Triassic-Jurassic boundary ecosystems near the palaeoequatorial region were inhospitable for early dinosaurs (Tanner *et al.* 2004, Irmis 2011, Ezcurra 2010). Nevertheless, the geographic location where *L. venezuelae* was found challenged this idea (Barrett *et al.* 2014), being congruent with the hypothesis that the earliest diverging ornithischian lineages (e.g., heterodontosaurids, *Laquintasaura* and *Lesothosaurus*) occurred in Gondwanan (Lee *et al.* 2018). The phylogenetic position of *L. venezuelae* falls in a polytomy at the base of the ornithischian tree according to Barrett *et al.* (2014), more recently resolved to a higher definition at the base of the Thyreophora group, as a sister taxon to *Scutellosaurus* (Baron *et al.* 2016, Raven & Maidment 2017). Presence of premaxillary teeth, convergently reduced in many derived forms of the inner clades, is consistent with a basal position of *Laquintasaura* on the ornithischian tree of life

(Nabavizadeh & Weishampel 2016). Details of premaxillary anatomy would further provide relevant anatomical information.

Here we describe a new premaxillary bone attributable to *L. venezuelae*, which comes from a sandy siltstone block collected in 1993, housed in the collection of the University of Zulia (Maracaibo, Venezuela). For the first time CT scan and a 3D model was carried out in remains of the *L. venezuelae*. The presence of recognizable apomorphies sheds new light on the anatomy of *L. venezuelae*, and its potential significance in understanding its phylogenetic position.

MATERIALS AND METHODS

Referred material

The new premaxillary bone MBLUZ P-4882 described herein, and other hundreds of new postcranial elements (currently under study), including all the specimens referred in Barrett *et al.* (2008, 2014), come from a sandy siltstone block collected by MRSV and collaborators in December 1993 from a single bonebed (see below section) of the La Quinta Fm. (Fig. 1). The specimens reported here are housed at the Museo de Biología de la Universidad del Zulia (MBLUZ P-). Thanks to the permissions issued by the authorities of the MBLUZ, and the Instituto del Patrimonio Cultural de Venezuela (IPC, certificates N° 002/15, and 071/15), rock blocks were brought on loan to the University of Zurich (Switzerland) for preparation and study. The fossil preparation ended in 2017, and it resulted in abundant disarticulated skeletal remains, most of them still embedded in the block matrix. This is the case of the premaxillary bone MBLUZ P-4882, which we have scanned using a Nikon XT H 225 ST at the University of Zurich. A 3D model of the maxillary bone was performed using the image segmentation software Mimics (Materialise NV, Leuven, Belgium, 1992-2015). Due to the lack of contrast between the bones and the surrounding sediment, the segmentation was performed layer by layer, differentiating the bone from the matrix by hand.

Geological settings and the “bonebed findings”

The La Quinta Formation consists mainly of continental red beds and volcanic rocks that were deposited in a series of restricted tectonic basins associated with the breakup of Pangaea during the early Mesozoic and in the Andes of Venezuela (Schubert *et al.* 1979, Maze 1984, Schubert 1986). The dinosaur bonebed is located on the right bank of the Río La Grita, near the Sector Llano de Cura, close to a road cut between the towns of La Grita and



Figure 1. The La Quinta Fm. bonebed and its geographical location. a) Location map. b-c). Outcrop of the bonebed. In the picture (c), Marco Badaracco, Cathy Villalba and Sylvia Lim in the bonebed in 1993 (photo by MRSV).

Seboruco, Táchira state (Fig. 1). This bonebed is characterized by a medium to poorly sorted sandy siltstone with angular to sub-angular clast and pebbles (Moody 1997). The bonebed section is located directly opposite the type section of the La Quinta Fm. (Schubert *et al.* 1979, Schubert 1986), possibly separated by one or more faults (Russell *et al.* 1992, Moody 1997, Barrett *et al.* 2008). Because of this faulting, precise stratigraphic placement of the bonebed has been difficult, with interpretations ranging likely from the middle to upper portion of the La Quinta Fm. (Barrett *et al.* 2008). Dating based on U-Pb zircon analy-

sis suggests an earliest Jurassic (Hettangian) maximum age for the bonebed (Barrett *et al.* 2014, Langer *et al.* 2014).

A couple of French paleontologists discovered the bonebed and first dinosaur remains from Venezuela in the 1980s. These specimens were originally attributed to *Lesothosaurus* sp. based on the similarities of few cranial elements (Russell *et al.* 1992). These first remains were represented by a premaxillary and a maxillary tooth, and a left quadrate bone fragment (Russell *et al.* 1992, fig. 4). For many years these remains described by Russell *et al.* (1992) were housed in Paris, and in the late 1990s under the co-

ordination MRSV, all the specimens returned to Venezuela and were deposited at the Museo de Biología de la Universidad del Zulia (MBLUZ) (see acknowledgments section in Barrett *et al.*, 2008). Oblivious to the previous work by the French team, and due to the potentialities of the La Quinta Fm., MRSV carried out a reconnaissance trip in 1989 to locate vertebrate material visiting the type section of this unit together with the Venezuelan geologist Oscar Odreman, whom he had met at the Latinamerican herpetological congress that took place in Mérida that year. Vertebrate fossils could not be found. Posteriorly in 1992 and 1993, MRSV organized three expeditions (Sánchez-Villagra & Clark 1994). The first in early 1992 resulted in the relocation of the bonebed first discovered by the French team, thanks to the good eye and expertise of James Clark, a dinosaur expert who visited Venezuela and recognized fossils where Marcelo Sánchez would have not. They collected some plaster jackets, one of which was transported by Marcelo Sánchez to Buenos Aires to learn and conduct preparation of it there, under the kind supervision of Dr. Guillermo Rougier and his team; there first contacts with Fernando Novas were made. Work during three months resulted in different blocks with exposed fossils that were transported back to Venezuela, to the Laboratorio de Paleobiología of Omar Linares at the Universidad Simón Bolívar (USB-PB), where Sánchez-Villagra had conducted his Licenciatura thesis. These fossils housed have remained since then without being studied to our knowledge. Another trip was coordinated by MRSV in the company of Omar Linares from the Universidad Simón Bolívar, which ended up a failed attempt to reach La Quinta outcrops, as in the middle of the way to Táchira from Caracas the car loaned by MRSV's father broke down (total loss, see acknowledgments section in Barrett *et al.* 2008). Before starting doctoral studies in the USA, MRSV learned that he could not have access to the materials he had collected and prepared in Buenos Aires before (housed in the Universidad Simón Bolívar), and given the commitment to SVP and the need to report to them, he had to coordinate a whole new expedition. In the December 1993, MRSV invited Marco Tulio Badaracco, Cathy Villalba and her US-American friend Sylvia Lim to travel from Caracas to Táchira. This team collected abundant rock blocks from the fossiliferous bonebed (Fig. 1b-c), which were deposited in the MBLUZ, in coordination with John Moody. Preparation anew of fossils from one of the blocks resulted in the report at SVP by Sánchez-Villagra and Clark (1994). The premaxillary bone MBLUZ P-4882 described herein, all the specimens described in Sánchez-Villagra and Clark (1994), Barrett *et al.* (2008, 2014), and Barrett and Sánchez-Villagra (2012), as well as

hundreds of new specimens under study, come from this 1993 expedition, which includes to-date still unprepared blocks in the MBLUZ collections. In 2000, Fernando Novas and MRSV obtained a grant from the Jurassic Foundation to study the materials in Maracaibo, which was started with a visit by Fernando Novas to the collection in LUZ. Eventually, this project could be brought to completion in 2008 with the publication led by Paul Barrett from the Natural History Museum in London, where MRSV was based when the project was reactivated in 2005 (Barrett *et al.* 2008). Further studies led to the description of *Laquintasaura* in 2014 by Barrett *et al.*

In 1994, John Moody from MBLUZ led an expedition to La Quinta Fm. that resulted in the collection of abundant rock blocks from the bonebed section, which led to the first report of an indeterminate theropod dinosaur in the unit (Moody 1996, 1997). Additional theropod materials (a partial femur and two partial teeth) from the La Quinta type locality, were also collected in 1996 by geologists of the Instituto Universitario de Tecnología de Maracaibo (IUTM). These specimens were loaned and prepared by John Moody in MBLUZ, and posteriorly returned to the collections of the IUTM (Moody, personal communication). Posteriorly, Langer *et al.* (2014) described the theropod *Tachiraptor admirabilis* based on specimens coming also from the bonebed.

The only remain of dinosaurs in Venezuela that has not been collected in the bonebed or in the type locality of the La Quinta Fm. is a leg bone fragment been attributed to a dinosaur of big size (see Sachs 1991); although the remain was considered not diagnostic enough to explain in more detail its phylogenetic position. This specimen was collected by the geologist Oscar Odreman in the surrounding of the La Fundación town (Táchira state), in an outcrop of the La Quinta Fm. (Sachs 1991); however, no other precise stratigraphic a location information exist about. The fossil was donated by Odreman to MRSV, who deposited it in 1992 in the Universidad Simón Bolívar, Laboratorio de Paleobiología (USB-PB).

TAXONOMIC DESCRIPTION

DINOSAURIA Owen, 1842

ORNITHISCHIA Seeley, 1887

Laquintasaura venezuelae Barrett *et al.*, 2014

Description and remarks

The specimen MBLUZ P-4882 (Fig. 2b-g) corresponds to a left premaxilla of approximately 38 mm in length (from the anterior most part of the bone until the posterolateral process), attached to the vomer, which is

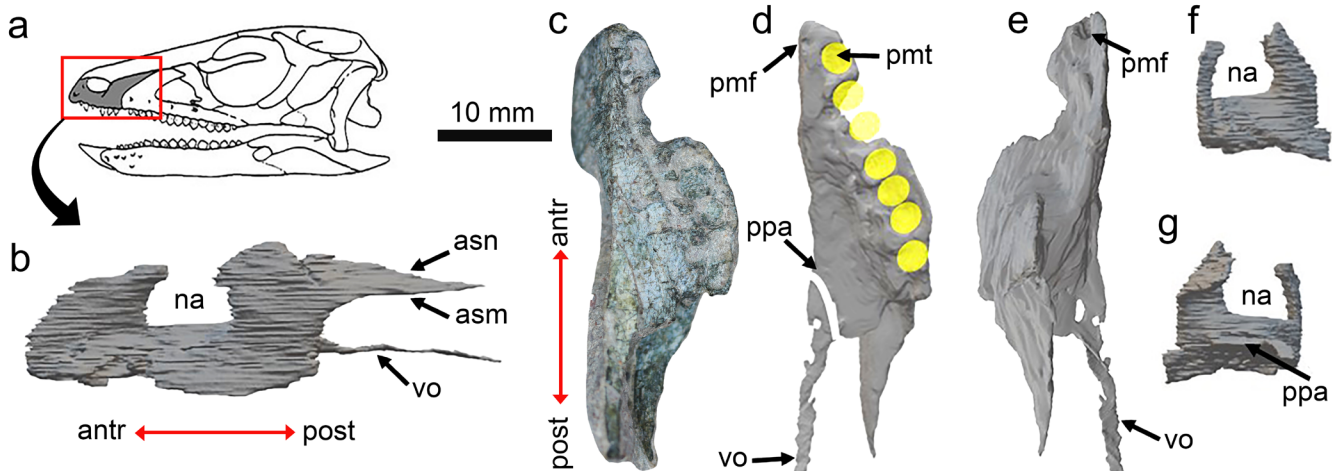


Figure 2. a-g) Original (c) and 3D model (b, d-g) of the left premaxilla MBLUZ P-4882 of *Laquintasaura venezuelae*. Drawing of skull (a) based on *Lesothosaurus*, and modified after Crompton & Attridge (1986). Abbreviations: antr (anterior), asm (articular surface of the maxilla), asn (articular surface of the nasal), na (nares), ppa (premaxillary palate), pmf (premaxillary foramen), pmt (premaxillary teeth grooves), post (posterior), vo (vomer). Views: anterior (f), dorsal (e), left lateral (b), posterior (g), ventral (c-d).

dorsoventrally flattened and anteroposteriorly elongated, attached to the premaxilla by a diagonal suture. MBLUZ P-4882 is still embedded in the block matrix, and it is only observable in ventral view (Fig. 2c). The rostral premaxillary border is rugose in the midline, a characteristic that is diagnostic of Ornithischia (Weishampel *et al.* 2007). A premaxillary foramen is present, perforating the premaxilla from the ventral surface, anterior to the first premaxillary tooth alveoli, to the dorsal surface, anterior most part of the bone (Fig. 2d-e). The external naris size is small and entirely overlying the premaxilla, as opposed to nares extending over the maxilla. The posterolateral process of the premaxilla contacts only with the nasal and maxilla. The premaxillary palate is horizontal and connected to the vomer by a diagonal suture. As in other ornithischians, it is flat and extends caudally passed the last premaxillary tooth. No signs of a fossa-like depression positioned on the premaxilla-maxilla boundary is found.

Seven dental grooves are well preserved in MBLUZ P-4882 (Fig. 2c-d). This figure contrasts with that of other basal ornithischians, which are characterized by fewer teeth, for example five in *Scelidosaurus* (Norman 2020) and *Emausaurus* (Weishampel *et al.* 2007), six in *Lesothosaurus* (Sereno 2010, Porro *et al.* 2015) and *Scutellosaurus* (Weishampel *et al.* 2007). Only the basal stegosaurid *Huayangosaurus taibaii* from the Middle Jurassic, and the ankylosaurid *Gargoyleosaurus parkpini* from the Upper Jurassic are found to have a premaxillary tooth count of seven (Sereno & Zhimin 1992, Carpenter *et al.* 1998). The prosauropod *Plateosaurus* is reported to have four or five premaxillary teeth (Prieto-Márquez & Norell 2011), and

none of the silesaurids are observed to have more than four premaxillary teeth (Müller & García 2020). In MBLUZ P-4882, the first premaxillary tooth is positioned adjacent to the symphysis (Fig. 2d).

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Premaxillary dentition is a trait commonly observed in basal thyreophorans (Nabavizadeh & Weishampel 2016). The common number of teeth observed in this group is five or six, as seen in basal ornithischians *Scelidosaurus harrisonii* (Norman 2020), *Emausaurus* (Weishampel *et al.* 2007), *Lesothosaurus diagnosticus* (Sereno 2010, Porro *et al.* 2015), and *Scutellosaurus* (Weishampel *et al.* 2007). Given the phylogenetic position of *Laquintasaura* at the base of the thyreophoran tree, it is of interest to understand how the premaxillary tooth count evolved in the group. The premaxillary dentition is also present in the basal stegosaur *Huayangosaurus taibaii* (tooth count seven) (Sereno & Zhimin 1992), and nodosaurids such as *Silvisaurus* (tooth count eight or nine) (Eaton 1960), *Pawpawsaurus* (tooth count six) (Lee 2010), *Gargoyleosaurus parkpini* (tooth count seven) (Carpenter *et al.* 1998, Kilbourne *et al.* 2005), *Tatankacephalus cooneyorum* (Parsons & Parsons 2009) and *Sauropelta* (Lee 2010). In contrast, other derived nodosaurids such as *Edmontonia*, *Panoplosaurus*, and ankylosaurids lack premaxillary teeth (Lee 2010, Nabavizadeh & Weishampel 2016). The same is true for *Stegosaurus* and other derived stegosaurids (Sereno & Zhimin 2010, Nabavizadeh & Weishampel 2016).

In ornithischians the premaxillary dentition has been convergently lost in the derived taxa in each subclade. This has been attributed either to the development of an elongate diastema in some groups, or to the development of a much broader oral margin of the premaxilla with a denticulate edge of its own (Nabavizadeh & Weishampel 2016). The information provided by the study of MBLUZ P-4882 suggests that *L. venezuelae* presents the plesiomorphic characteristic of a high premaxillary tooth count (7), coherent with the narrow oral margin and lack of premaxillary-maxillary diastema. This makes *Laquintasaura* the oldest genus to have this characteristic, which, given its position at the base of the Thyreophora clade, implies that this is the plesiomorphic state from which the lesser premaxillary tooth count of evolved. This morphological trend may relate to the evolution of new feeding mechanisms (Nabavizadeh & Weishampel 2016).

The bonebed of the La Quinta Fm. offers to date the only known dinosaur remains from the earliest Jurassic of the region. Despite the disarticulated nature of the remains and the granularity of the sandy sediments where those are embedded, some bones have been preserved, including some fragile structures, such as the vomer found in the premaxilla of MBLUZ P-4882. These remains are of interest to understand the evolution of early dinosaurs. As described, the presence of the seven-tooth count on the premaxilla is congruent with other discoveries that indicate that the presence of premaxillary teeth is common among basal ornithischians (Nabavizadeh & Weishampel 2016). Knowledge of the general morphology of a dinosaur as *L. venezuelae* helps understanding the early evolution and diversification of ornithischian and offers another data point with which to analyse the history of the group.

From the La Quinta Fm. bonebed, two dinosaur species have been named, *Laquintasaura venezuelae* (Barrett *et al.* 2014), and the small theropod *Tachiraptor admirabilis* (Langer *et al.* 2014). The remains attributable to *L. venezuelae* are abundant in the bonebed, especially postcranial elements. Barrett *et al.* (2008, 2014) referred few cranial bones of la *L. venezuelae*. Among these a right premaxilla (MBLUZ P-5014) missing all teeth was mentioned but not described or illustrated (Barrett *et al.* 2014, electronic supplementary material). The left premaxilla MBLUZ P-4882 (Fig. 2b-g) described herein sheds new light on the anatomy of the Venezuelan basal ornithischian.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank Tito Barros and Gilson Rivas and the Universidad del Zulia for their valuable support and

for the invitation to submit a paper to ANARTIA. We thank Dinorah Cruz at Isabel De Jesús at the Instituto del Patrimonio Cultural de Venezuela for kindly providing permits. Upon insistence of JDCB, MRSV included in this manuscript a telegraphic account of the long saga of trips to Táchira, missed opportunities and failures that involved the early collection of study of what later became *Laquintasaura*. MRSV thanks the Society of Vertebrate Palaeontology (SVP) for the support via the Patterson Award and Jim Clark, whose keen eye and expertise made the beginning of this project possible, and who helped MRSV justify to the SVP the delays in reporting to the SVP. Later, Paul Barrett brought this project to salvation with his dedicated study of the many isolated bones. Many thanks to John Moody for the revision of the manuscript and all his constructive suggestions and corrections.

REFERENCES

- Agnolín, F. L. & S. Rozadilla. 2017. Phylogenetic reassessment of *Pisanosaurus mertii* Casamiquela, 1967, a basal dinosauriform from the Late Triassic of Argentina. *Journal of Systematic Paleontology* 16(10): 853–879.
- Baron, M. G. 2019. *Pisanosaurus mertii* and the Triassic ornithischian crisis: could phylogeny offer a solution? *Historical Biology* 31(8): 967–981.
- Baron, M. G., D. B. Norman & P. M. Barrett. 2017. A new hypothesis of dinosaur relationships and early dinosaur evolution. *Nature* 543: 501–506.
- Baron, M. G., D. B. Norman & P. M. Barrett. 2016. Postcranial anatomy of *Lesothosaurus diagnosticus* (Dinosauria: Ornithischia) from the Lower Jurassic of southern Africa: implications for basal ornithischian taxonomy and systematics. *Zoological Journal of the Linnean Society* 179(1):125–168.
- Barrett, P. M., R. J. Butler, R. Mundil, T. M. Scheyer, R. B. Irmis & M. R. Sánchez-Villagra. 2014. A palaeo-equatorial ornithischian and new constraints on early dinosaur diversification. *Proceedings of the Royal Society B* 2014, 281(1791): 20141147.
- Barrett, P. M. & Sánchez-Villagra MR. 2012. Los Dinosaurios del Táchira. In Sánchez-Villagra, M. R., ed., *Venezuela Paleontológica: Evolución de la diversidad en el pasado*: St. Gallen, Printwork Art GmbH, p. 111–117.
- Barrett, P. M., R. J. Butler, F. E. Novas, S. C. Moore-Fay, J. M. Moody, J. M. Clark & M. R. Sánchez-Villagra. 2008. Dinosaur remains from the La Quinta Formation (Lower or Middle Jurassic) of the Venezuelan Andes. *Paläontologische Zeitschrift* 82(2): 163–177.
- Carpenter, K., C. Miles & K. Cloward. 1998. Skull of a Jurassic ankylosaur (Dinosauria). *Nature* 393: 782–783.
- Crompton, A. W. & J. Attridge. 1986. Masticatory apparatus of the larger herbivores during Late Triassic and Early Jurassic

- times. In Padian, K. ed., *The Beginning of the Age of Dinosaurs*: Cambridge University Press, p. 223–236.
- Eaton, T. H. 1960. A new armored dinosaur from the cretaceous of Kansas. *Vertebrata* 8: 1–24.
- Ezcurra, M. D. 2010. Biogeography of Triassic tetrapods: evidence for provincialism and driven sympatric cladogenesis in the early evolution of modern tetrapod lineages. *Proceedings of the Royal Society B* 277:2547–2552.
- Irmis, R. B. 2011. Evaluating hypotheses for the early diversification of dinosaurs. *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh* 101(3-4): 397–426.
- Kilbourne, B., B. Rouge & K. Carpenter. 2005. Redescription of *Gargoyleosaurus parkpinorum*, a polacanthid ankylosaur from the Upper Jurassic of Albany County, Wyoming. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 237(1): 111–160.
- Langer, M. C., M. D. Ezcurra, J. S. Bittencourt, F. E. Novas. 2010. The origin and early evolution of dinosaurs. *Biological Reviews* 85(1): 55–110.
- Langer, M. C., A. D. Rincón, J. Ramezani, A. Solórzano, O. W. M. Rauhut. 2014. New dinosaur (Theropoda, stem-Averostra) from the earliest Jurassic of the La Quinta formation, Venezuelan Andes. *Royal society Open science* 1: 140184.
- Langer, M. C., M. D. Ezcurra, O. W. M. Rauhut, M. J. Benton, F. Knoll, B. W. McPhee, F. E. Novas, D. Pol & S. L. Brusatte. 2017. Untangling the dinosaur family tree. *Nature* 551(7678): pp. E1–E3.
- Lee, M. S., M. G. Baron, D. B. Norman & P. M. Barrett. 2018. Dynamic biogeographic models and dinosaur origins. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 109: 325–332.
- Lee, Y.-N. 2010. A new nodosaurid ankylosaur (Dinosauria: Ornithischia) from the Paw Paw Formation (Late Albian) of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16(2): 232–245.
- Maze, W. B. 1984. Jurassic La Quinta Formation in the Sierra de Perijá, northwestern Venezuela: Geology and tectonic environment of red beds and volcanic rocks. *Geological Society of America Memoirs* 162: 263–282.
- Moody, J.M. 1996. Tafonomía de restos de dinosaurios jurásicos de Táchira, Venezuela. *VII Jornadas científicas, Facultad Experimental de Ciencias, Universidad del Zulia, Maracaibo, Venezuela. 08-12 Julio, pp. 24–25.*
- Moody, J.M. 1997. Theropod teeth from the Jurassic of Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Geólogos* 22 (2): 37–42.
- Müller, R. T. & M. S. García. 2020. A paraphyletic ‘Silesauridae’ as an alternative hypothesis for the initial radiation of ornithischian dinosaurs. *Biology Letters* 16(8): 20200417.
- Nabavizadeh, A. & D. B. Weishampel. 2016. The Prementary Bone and Its Significance in the Evolution of Feeding Mechanisms in Ornithischian Dinosaurs. *The Anatomical Record* 299(10): 1358–1388.
- Nesbitt, S. J. & H.-D. Sues. 2020. The osteology of the early-diverging dinosaur *Daemonosaurus chauliodus* (Archosauria: Dinosauria) from the Coelophys Quarry (Triassic: Rhaetian) of New Mexico and its relationships to other early dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 191(1): 150–179.
- Nesbitt, S. J., P. M. Barrett, S. Werning, C. A. Sidor, A. J. Charig. 2013. The oldest dinosaur? A Middle Triassic dinosauriform from Tanzania. *Biology Letters* 9: 20120949.
- Norman, D. B. 2020. *Scelidosaurus harrisonii* from the Early Jurassic of Dorset, England: cranial anatomy. *Zoological Journal of the Linnean Society* 188(1): 1–81.
- Owen, R. 1842. Report on British fossil reptiles. *Report of the British Association for the Advancement of Science* 11: 60–204.
- Padian, K. 2017. Dividing the dinosaurs. *Nature* 543: 494–495.
- Parsons, W. L. & K. M. Parsons. 2009. A new ankylosaur (Dinosauria: Ankylosauria) from the Lower Cretaceous Cloverly Formation of central Montana. *Canadian Journal of Earth Sciences* 46(10):721–738.
- Porro, L. B., L. M. Witmer & P. M. Barrett. 2015. Digital preparation and osteology of the skull of *Lesothosaurus diagnosticus* (Ornithischia: Dinosauria). *PeerJ*, p. 3:e1494.
- Prieto-Márquez, A. & M. A. Norell. 2011. Redescription of a Nearly Complete Skull of *Plateosaurus* (Dinosauria: Sauripodomorpha) from the Late Triassic of Trossingen (Germany). *American Museum Novitates* 3727:1–58.
- Raven, T. J. & S. C. Maidment. 2017. A new phylogeny of Stegosauria (Dinosauria, Ornithischia). *Palaeontology* 60(3): 401–408.
- Russell, D. E., O. O. Rivas, B. Battail & D. A. Russell. 1992. Découverte de Vertébrés fossiles dans la Formation de La Quinta, Jurassique du Vénézuéla Occidental. *Comptes Rendus de L’Académie des Sciences* 314(2):1247–1252.
- Sachs, S. 1991. Dinosaurier in Venezuela. *Dinosaurier Magazin Heft* ¾: 3–5.
- Sánchez-Villagra, M.R. & J. M., Clark. 1994. An ornithischian from the Jurassic of the Venezuelan Andes. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14(3-Suppl.): 44A.
- Schubert, C. 1986. Stratigraphy of the Jurassic La Quinta Formation, Mérida Andes, Venezuela: Type section. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 137: 391–411.
- Schubert, C., R. S. Sifontes, V. E. Padron, J. R., Velez & P. A. Loiza. 1979. Formación La Quinta (Jurásico) Andes meridionales; geología de la sección tipo. *Acta Científica Venezolana* 30 (1): 42–55.
- Seeley, H. G. 1887. On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society of London* 43: 165–171.
- Sereno, P. C. 1999. The Evolution of Dinosaurs. *Science* 284(5423): 2137–2147.
- Sereno, P. C. 2010. *Lesothosaurus*, “Fabrosaurids,” and the early evolution of Ornithischia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11(2): 168–197.
- Sereno, P. & D. Zhimin, D. 1992. The Skull of the Basal Stegosaur *Huayangosaurus taibaii* and a Cladistic Diagnosis of Stegosauria. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12(3): 318–343.
- Sereno, P. C., C. A. Forster, R. R. Rogers & A. M. Monetta. 1993. Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of Dinosauria. *Nature* 361(6407): 64–66.

Tanner, L. H., S. G. Lucas & M. G. Chapman. 2004. Assessing the record and causes of Late Triassic extinctions. *Earth Science Reviews* 65:103–139.

Weishampel, D. B., P. Dodson & H. Osmólska. 2007. *The Dinosauria*. Berkeley and Los Angeles, California: University of California Press; second Edition.

On a second invasive frog (Anura: Leptodactylidae) from San Andrés, Colombian Caribbean islands

Sobre la segunda rana invasora (Anura: Leptodactylidae) de San Andrés, Caribe insular colombiano

María Victoria Cubillos-Abrahams^{1,2} & Andrés Camilo Montes-Correa^{2,3}

¹Grupo de Investigación en Ecología Neotropical (GIEN), Universidad del Magdalena, Santa Marta, Magdalena, Colombia. mavcubillos@gmail.com

²Fundación GECOS, Santa Marta, Magdalena, Colombia.

³Grupo de Investigación en Manejo y Conservación de Fauna, Flora y Ecosistemas Estratégicos Neotropicales (MIKU), Universidad del Magdalena, Santa Marta, Magdalena, Colombia. andresc.montes@gmail.com

(Received: 17-07-2021 / Accepted: 28-09-2021 / Online: 15-10-2021)

Islands are optimal model systems to understand evolutionary processes such as colonization, speciation, and extinction. Their size and distance to the continent are key factors that shape island biodiversity (Zunino & Zullini 2003, Whittaker & Fernández-Palacios 2007). Human have aided the displacement of species to localities that could have otherwise not taken place through natural dispersal across geographical barriers (Ríos & Vargas 2003). Invasive species, particularly in islands, can cause significant ecological changes in the trophic web structure and habitat composition, including severe impacts on native species and ecosystems (Gutiérrez-Bonilla 2006). Invasive species are included among the severe threats that habitats face (*i.e.*, overexploitation of natural resources, urban development, pollution, ecosystem modification, among others; see Russel & Kueffer 2019).

The Archipiélago de San Andrés, Providencia, and Santa Catalina (Colombian Caribbean islands) is part of the Western Caribbean, an insular ecoregion recognized by its high diversity and endemism (Hedges *et al.* 2019). Among the Colombian Caribbean islands, San Andrés is a coral reef island, which is the largest, most diverse, and more impacted by anthropogenic disturbance (Caicedo-Portilla 2014). This is located 483 km northwest of the Colombian Caribbean coast and 190 km east of the Caribbean coast of Central America (Fig. 1). The island is part of the dry tropical zoniobiome (Hernández-Camacho & Sánchez 1992),

with an iso-megathermal warm climate and unimodal rainfall regime (rainfall season from May to November, the driest periods from March to April, Vargas-Cuervo 2004). The natural ecosystems of San Andrés include tropical dry and mangrove forests, but the predominant coverage are small remnants of the original forest, surrounded by pastures, crops, and shrubs (Caicedo-Portilla 2014).

The herpetofauna of San Andrés has been previously documented with a list of 19 terrestrial species (17 reptiles and two anurans; Dunn 1945, Dunn & Saxe 1950, Tamsitt & Valdivieso 1963, Valdivieso & Tamsitt 1963, McNish 2011, Cubillos-Abrahams *et al.* 2021). The potential origin of the island species was recently summarized by Cubillos-Abrahams *et al.* (2021). Before this publication, the only species of frog documented in San Andrés in literature and museums was *Leptodactylus insularum* Barbour, 1906. Nevertheless, *Eleutherodactylus planirostris* (Cope, 1862) was documented for the first time in 2018 (Cubillos-Abrahams *et al.* 2021). A recent expedition to San Andrés (March and June 2021) found hundreds of a leptodactylid frog that did not correspond to the native species *L. insularum*. A detailed examination of specimens and advertisement calls allowed us to identify them as the white-lipped thin-finger frog, *Leptodactylus fragilis* (Brocchi, 1877), a widely distributed species, ranging from southern to northern South America (Heyer *et al.* 2006, Mendez-Narváez *et al.* 2009) and recently reported as

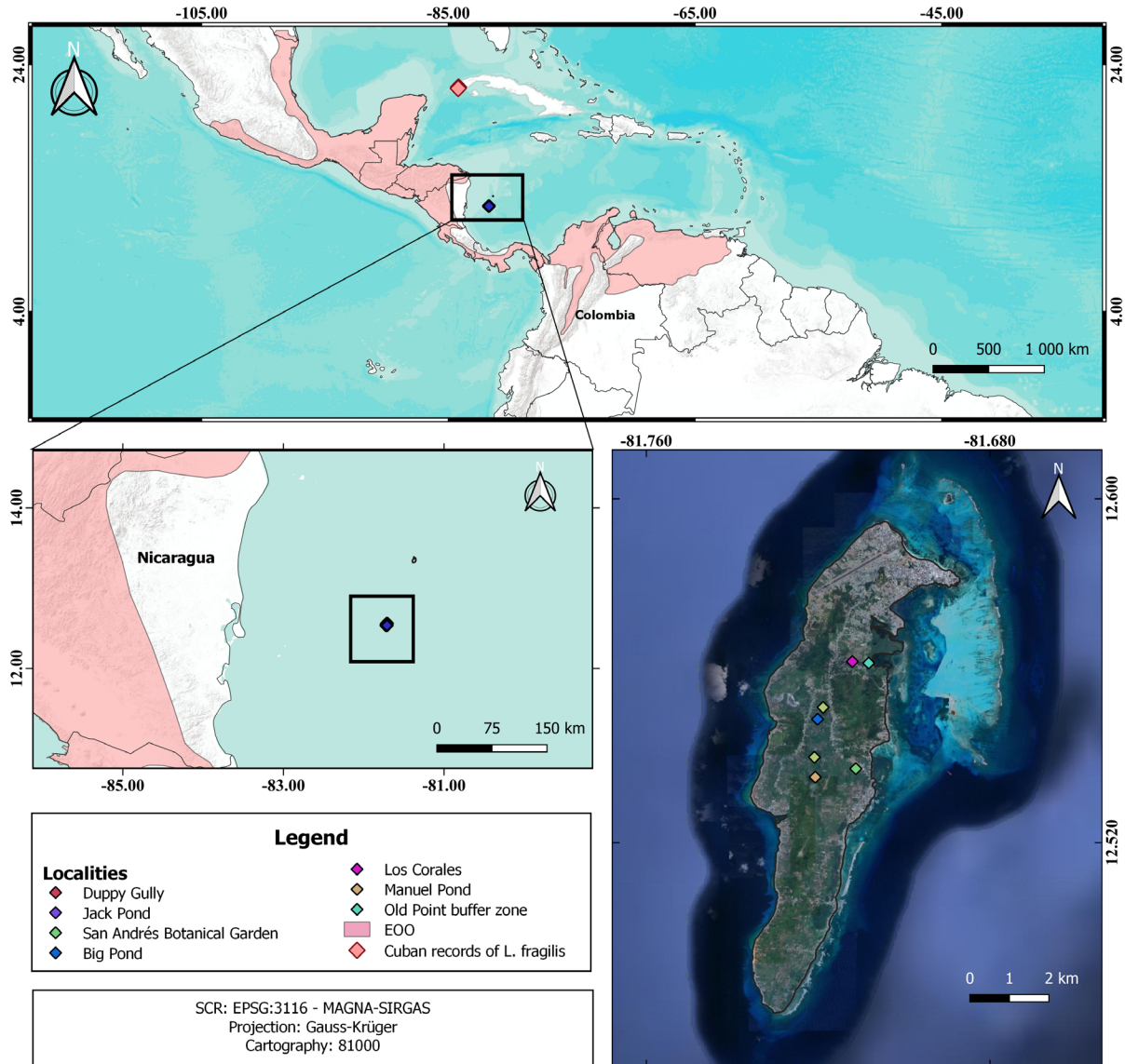


Figure 1. Geographic distribution of *Leptodactylus fragilis*, based on occurrences from GBIF (2021), the extent of occurrences (EOO) from UICN Red List (Heyer et al. 2010), and the recent record from Cuba by Rodríguez-Cabrera et al. (2018).

an introduced species to Cuba (Rodríguez-Cabrera *et al.* 2018). In Colombia, the species is distributed on the continental Caribbean lowlands, inter-Andean valleys, and the western portion of the Orinoquian savannahs (Acosta-Galvis 2021). Here, we report for the first time the presence of the white-lipped thin-finger frog *L. fragilis* from San Andrés, in the Colombian Caribbean islands. In addition, we report and describe some aspects of the species natural history in San Andrés.

Leptodactylus fragilis was recorded at seven localities in the central area of the island. All the localities are part of semi-rural to rural areas characterize by the presence of forest remnants, shrubs, pastures, and build-up areas.

Taxonomic determination was initially based on the dichotomous key of Cuentas *et al.* (2002) for the anurans of northern Colombia. Subsequently, the identity of the species was confirmed by verifying the descriptions by Heyer *et al.* (2006) and de Sá *et al.* (2014). Specimens collected were euthanized following the ASIH guidelines using a chemical anesthetic, later fixed in a formalin solution (10%) and finally maintained in alcohol (70%). All vouchers are deposited at the amphibian collection of the Centro de Colecciones Científicas at the Universidad del Magdalena (CBUMAG), Santa Marta, Colombia, with the following collection numbers: CBUMAG: ANF: 01188-89, 01199-201, 01203-04.

Herein, we report the new records of *Leptodactylus fragilis*: Colombia, departamento Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina: San Andrés (Fig. 1): Los Corales (12°33'43.7" N, 81°42'43.4" W, 21 m asl.; CBUMAG: ANF: 01188-89 [Fig. 2A], CBUMAG: ANF: 01199-201), buffer zone of Old Point Mangrove Regional Park (12°33'42.4" N, 81°42' 29.7" W, 4 m asl.), Jack Pond (12°33'05.3" N, 81°43'07.9" W, 50 m asl.), Big Pond (12°32'55.4" N, 81°43'12.5" W, 44 m asl.; CBU-MAG: ANF: 01203-04), Duppy Gully (12°32'23.5" N, 81°43'15.2" W, 32 m asl.), Manuel Pond (12°32'06.8" N, 81°43'14.5" W, 32 m asl.), and Botanical Garden of San Andrés (12°32'13.9"N, 81°42'40.5" W, 28 m asl.). At these new localities, specimens were found sharing their habitat with *E. planirostris* and *L. insularum* in pastures, pond shores, tropical dry and mangrove forests edges. In San Andrés, the species is found on different substrates, *i.e.*, mud, leaf-litter, wet grasses, roots, bare soil, and cattle footprints and droppings. *Leptodactylus fragilis* vocalizes throughout all the night, but apparently, the peak of vocalizations is in the early hours (19:00–21:00 h). The advertisement calls of *L. fragilis* was so deafening that generally we did not hear advertisement calls of *L. insularum*. In fact, the species was abundant and exceeding by far *L. insularum* in all localities.

We found hundreds of individuals in the surroundings of water sources such as Jack Pond, Manuel Pond, and Big Pond, the latter is permanent pond. Seasonal water bodies are heavily sedimented and have a large mass of floating macrophytes (*Pistia stratiotes*), which almost completely cover the muddy lake beds exposed during the dry season. This seems to be an important microhabitat for *L. fragilis*, although it was also frequently found in the leaf-litter of remnants vegetation surrounding the water bodies. In localities without ponds, such as the Botanical Garden of San Andrés, Los Corales, and the buffer zone of Old Point Regional Park, the specimens gathered in humid shelters, *e.g.*, wet surfaces due to water leaks, irrigation zones, drainage gutters, greenhouses, and gardens. During rainy days, specimens were found at the edges of tropical dry forest.

We recorded the reproductive activity of *Leptodactylus fragilis* from the beginning to the end of the fieldwork period. We heard the advertisement call and found foam nests with tadpoles in the driest time of the year (March to April). Foam nests were deposited in humid cavities at the floor level (Fig. 2B), under fallen logs, boards, boulders, and coral rocks, which were not in direct contact with water. We observed parental care in four foam nests that involves the males sitting next to the nest within the burrow.

Specimens were identified as *Leptodactylus fragilis* by the following combination of characters (Heyer *et al.*



Figure 2. Adult specimen (A, CBUMAG: ANF: 1189) and foam nest (B) of *Leptodactylus fragilis* from Los Corales, San Andrés, Colombia.

2006, de Sá *et al.* 2014): relatively small size (maximum size in snout-vent length [SVL]: 44 mm in females, 43 mm in males), head longer than wide, spatulated snout, bulging in lateral view and rounded canthus rostralis. Two to four longitudinal folds, two weak dorsolateral and two discontinuous lateral. Lateral fringes of toes absent. All specimens had a white stripe on the upper lip and a dark supratympanic fold. Two lateral vocal sacs, from pigmented grayish to heavily dark. *Leptodactylus fragilis* is easily distinguished from *L. insularum* (morphological characters of *L. insularum* in parenthesis) by its considerable smaller size (maximum size 120 mm SVL), snout shape spatulated, rounded in lateral view (not spatulated), absence of lateral fringes in toes (lateral fringes present), and the paired lateral vocal sacs (single subgular vocal sac). Likewise, *L. fragilis* can be distinguished from *Eleutherodactylus planirostris* (morphological characters of *E. planirostris* in parenthesis) by a considerably larger size (maximum size: 23.2 mm SVL) and the absence of digital ornamentation (lateral fringes present, digital discs slightly expanded and truncated, with pads and circumferential groove).

The record of *L. fragilis* in San Andrés represents the third known anuran, the second invasive frog species, and the ninth non-native herp documented from the Colombian Caribbean islands (Cubillos-Abrahams *et al.* 2021). *Leptodactylus fragilis* is a very adaptable species with a high invasive potential in San Andrés (and other Caribbean islands, see Rodríguez-Cabrera *et al.* 2018), since as suggested by its high relative abundance (0.81 individuals/hours/observers, Cubillos-Abrahams & Montes-Correa, unpublished data). Given that this species can reproduce even in the driest season (*i.e.* using artificial water sources, the small remnants of seasonal water bodies, or the only one permanent pond), we assume that the species could have a continuous reproductive cycle throughout the year. The latter is rare in amphibians found in tropical dry forests in northern Colombia, which exhibit explosive breeding events mediated by the availability of water resources (Vargas-Salinas *et al.* 2019). The reproductive cycle of *L. fragilis* appears to be somewhere between a prolonged and explosive breeding pattern (*sensu* Wells 2007, Vargas-Salinas *et al.* 2019), because reproductive activity was extended throughout the study (from the driest season to the beginning of rainfalls), frogs densely gathered in reproductive habitats of variable stability (both temporary to permanent water bodies or humid shelters), and males vocalized permanently every night at all sampling sites.

The response of amphibians to water scarcity in tropical dry forest depends on a constant interaction of physiological, ecological, and behavioral strategies (Urbina-Cardona *et al.* 2014). Five ecological and behavioral strategies of tropical dry forest frogs from northern Colombia were described to tolerate desiccation in dry periods (Cuentas *et al.* 2002), two active strategies (horizontal and vertical movements towards microhabitats with optimal humidity) and three passive ones (staying in water bodies or humid shelters, and estivation). According to Cuentas *et al.* (2002), *L. fragilis* remains in the surroundings of water bodies, and they did not obtain records of the species during prolonged dry periods (which could suggest that there is a process of estivation). However, we found specimens of *L. fragilis* at the time of maximum drought densely grouped around permanent water bodies, in the wet mud of seasonal water bodies, and in humid areas not necessarily related to the presence of water bodies. Therefore, it seems that *L. fragilis* displays a wide range of ecological and behavioral responses to desiccation, which could be influenced by the variation of climatic conditions both in natural and non-native distribution area. Laying eggs in a foam nest is a *Leptodactylus* frog trait that improves tadpole survival against desiccation, a common threat in tropical dry

forests, and even in South temperate areas (among other functions, see Gould 2021). Terrestrial and underground foam nests were previously considered as a synapomorphic character for the *Leptodactylus fuscus* species group, but recognition of the derived or primitive condition for the genus *Leptodactylus* depends on the discovering what kind of nesting prevails in the members of the genus *Hydrolaetare* (Heyer 1969, see de Sá *et al.* 2014). This reproductive mode can provide adaptive advantages compared to species (like *L. insularum*) that lay their eggs on the water surface (Gould 2021).

The invasive populations of *L. fragilis* in San Andrés show high abundance, ecological tolerance to multiple habitats, and reproduce successfully in all sites where it was recorded. For all the above, we consider that the invasive population of this species in San Andrés is in the “spread stage” (category D2) according to the framework for biological invasions proposed by Blackburn *et al.* (2011). This stage is assigned to self-sustaining non-native populations which survive and reproduce at a significant distance from the original point of introduction. In the non-native population of *L. fragilis* established in Cuba (Rodríguez-Cabrera *et al.* 2018), the invasion is at an intermediate stage (between establishment and dispersal stages *sensu* Blackburn *et al.* 2011). Although the species may be locally abundant, it has not dispersed enough to increase its extent of occurrence significantly. On the other hand, the extent of occurrence of *L. fragilis* in San Andrés (2.68 km²) occupies 22.3% of the total area of the island, and it is likely that this is greater than documented here. Therefore, it is evident that the invasive potential of *L. fragilis* is greater in small islands.

Future research is critically need it to understand the ecological aspects of *L. fragilis* and how it shares its ecological niche with the native *L. insularum*, to determine if the apparent reproductive advantages and greater relative abundance of *L. fragilis* may threaten the survival of *L. insularum* in San Andrés. Similarly, it is important to assess if the invasion of *L. fragilis* has any effect on the acoustic niche of *L. insularum*, as estimated in Cuba with the endemic toad *Peltophryne empusa* Cope, 1862 (del Castillo-Domínguez *et al.* 2021). In the same way, genetic studies are required to determine the origin of this invasive *L. fragilis* population. Cuban population of *L. fragilis* is the product of a recent invasion from northern South America facilitated by trade between the countries of Cuba and Venezuela (Rodríguez-Cabrera *et al.* 2018). Since San Andrés is a free port and receives merchandise from multiple Central American countries, as well as continental Colombia, the populations of *L. fragilis* could come from almost anywhere in their natural distribution range.

ACKNOWLEDGMENTS

This study is a preliminary result of the project “¿Cómo es la vida en un paraíso tropical? Ecología de la herpetofauna terrestre de San Andrés, islas del Caribe colombiano”, which was subscribed as the degree project of MVCA at Universidad del Magdalena. Collection activities are supported by framework permit for specimen collection of the Universidad del Magdalena, granted in resolution 1293 (2014) of the Autoridad Nacional de Licencias Ambientales (ANLA). Thanks to the Abrahams family, Gustavo Baker, and Benigno Yépez for allowing us to conduct fieldwork at their homes. We are grateful to Jairo Medina and Rafael Mora for their logistic support at the Botanical Garden of San Andrés. Special mentions go to Carlos Hawkins, Daniela Chaparro, Michelle Navarro, Mauricio Cabrera, Natalia Uribe, and Benigno Yépes for their filed assistance. Thanks to Jhulyana López-Caro and Liliana Saiboyá-Acosta for her comments on an early version of our manuscript and perform the Figure 1, respectively. We are very grateful to Roberto Guerrero Flórez by receiving and safeguarding the specimens collected during the execution of this project at the Centro de Colecciones Científicas de la Universidad del Magdalena. We finally thank three anonymous reviewers for helping us to improve a preliminary version of this note with their valuable suggestions and corrections.

REFERENCES

- Acosta Galvis, A. R. 2021. *Lista de los anfibios de Colombia*. <http://www.batrachia.com> [Consulted on 8th June 2021].
- Blackburn, T. M., P. Pyšek, S. Bacher, J. T. Carlton, R. P. Duncan, V. Jarošík, J. R. U. Wilson & D. M. Richardson. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 333–339.
- Caicedo-Portilla, J. R. 2014. Redescubrimiento de *Mabuya berengerae*, *Mabuya pergravis* (Squamata: Scincidae) y *Coniophanes andresensis* (Squamata: Colubridae) y evaluación de su estado de amenaza en las islas de San Andrés y Providencia, Colombia. *Caldasia* 36: 181–201.
- Cubillos-Abrahams, M. V., A. C. Montes-Correa & L. E. Vera-Pérez. 2021. First record of the greenhouse frog *Eleutherodactylus planirostris* (Anura, Eleutherodactylidae) from San Andrés, Colombian Caribbean islands. *Caribbean Journal of Science* 51: 136–145.
- Cuentas, D., R. Borja, J. D. Lynch & J. M. Renjifo. 2002. *Anuros del departamento del Atlántico y norte de Bolívar*. Barranquilla: Censys 21, 117 pp.
- de Sá, R. O., T. Grant, A. Camargo, W. R. Heyer, M. L. Ponsa & E. Stanley. 2014. Systematics of the Neotropical genus *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 (Anura: Leptodactylidae): phylogeny, the relevance of non-molecular evidence, and species accounts. *South American Journal of Herpetology* 9: S1–S128.
- del Castillo-Domínguez, S. L., C. A. Mancina-González, E. Bandera-Fernández, L. Pérez-Peala, F. Cézilly & R. Alonso-Bosch. 2021. Predicting the invasion of the acoustic niche: Potential distribution and call transmission efficiency of a newly introduced frog in Cuba. *Perspectives in Ecology and Conservation* 19: 90–97.
- Dunn, E. R. 1945. The amphibians and reptiles of the Colombian Caribbean Islands San Andres and Providencia. *Caldasia* 3: 363–365.
- Dunn, E. R. & L. H. Saxe, Jr. 1950. Results of the Catherwood-Chaplin West Indies Expedition, 1948. Part V. Amphibians and reptiles of San Andrés and Providencia. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 102: 141–165.
- GBIF Backbone Taxonomy. 2021. *Leptodactylus fragilis* (Brocchi, 1877) Checklist dataset. <https://doi.org/10.15468/39omei>. [accessed via GBIF.org on 17th July 2021].
- Gould, J. 2021. Safety bubbles: a review of the proposed functions of froth nesting among anuran amphibians. *Ecologies* 2: 112–137.
- Gutiérrez Bonilla, F. D. P. 2006. *Estado de conocimiento de especies invasoras. Propuesta de lineamientos para el control de los impactos*. Bogotá DC: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt, 156 pp.
- Hedges, S. B., R. Powell, R. W. Henderson, S. Hanso & J. C. Murphy. 2019. Definition of the Caribbean Islands biogeographic region, with checklist and recommendations for standardized common names of amphibians and reptiles. *Caribbean Herpetology* 67: 1–53.
- Hernández-Camacho, J. & H. Sánchez. 1992. Biotas terrestres de Colombia. pp. 153–174. In: G. Halffter (ed.). *La diversidad biológica de Iberoamérica*. México DF: CYTED, Acta Zoológica Mexicana.
- Heyer, W. R. 1969. The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution* 23: 421–428.
- Heyer, M. M., W. R. Heyer & R. O. de Sá. 2006. *Leptodactylus fragilis* White-lipped Thin-toed Frog. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 830: 1–2.
- Heyer, W. R., A. Acosta-Galvis, A. Mijares, F. Solís, R. Ibáñez, G. Hammerson, J. M. Savage, L. D. Wilson, F. Bolaños, G. Chaves & J. Sunyer. 2010. *Leptodactylus fragilis*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2010: e.T57127A11587519. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-2.RLTS.T57127A11587519.en>. [Downloaded on 17th July 2021].
- Losos, J. B. & R. E. Ricklefs. 2010. Preface. pp. xi – xiv. In: Losos, J. B. & R. E. Ricklefs (eds.). *The theory of island biogeography revisited*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- McNish, T. 2011. *La fauna del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, Colombia, Sudamérica*. Bogotá: Colombo Andina de Impresos S. A., 210 pp.
- Méndez-Narváez, J., J. J. Ospina-Sarria & W. Bolívar-García. 2009. Amphibia, Anura, Leptodactylidae, *Leptodactylus fragilis*: distribution extension, Colombia. *Check List* 5: 460–462.

- Ríos, H. & O. Vargas. 2003. Ecología de las especies invasoras. *Pérez Arbelaezia* 14: 119–148.
- Rodríguez-Cabrera, T. M., L. Y. García-Padrón, A. R. Acosta-Galvis, R. O. de Sá & R. Alonso-Bosch. 2018 First record of the genus *Leptodactylus* (Anura: Leptodactylidae) in Cuba: *Leptodactylus fragilis*, a biological invasion?. *Journal of Natural History* 52: 29–30.
- Russel, J. C. & C. Kueffer. 2019. Island biodiversity in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources* 44: 31–60.
- Tamsitt, J. R. & D. Valdivieso. 1963. The herpetofauna of the Caribbean Islands San Andres and Providencia. *Revista de Biología Tropical* 11: 131–139.
- Urbina-Cardona, J. N., C. A. Navas, I. González, M. J. Gómez-Martínez, J. Llano-Mejía, G. F. Medina-Rangel & A. Blanco-Torres. 2014. Determinantes de la distribución de los anfibios en el bosque seco tropical de Colombia: herramientas para su conservación. pp. 166–193. *In*: Pizano C. & H. García (eds.). *El bosque seco tropical en Colombia*. Bogotá DC: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Valdivieso, D. & J. R. Tamsitt. 1963. A checklist and key to the amphibian and reptiles of Providencia and San Andres. *Caribbean Journal of Science* 3: 77–79.
- Vargas-Cuervo, G. 2004. Geología y aspectos geográficos de la isla de San Andrés, Colombia. *Geología Colombiana* 29: 73–89.
- Vargas-Salinas, F., T. Angarita-Sierra, A. M. Ospina-L., A. A. Rocha-Úsuga & L. A. Rueda-Solano. 2019. Comunicación y ecología reproductiva. pp. 248–295. *In*: Vargas-Salinas, F., J. A. Muñoz-Ávila & M. E. Morales-Puentes (eds.). *Biología de los anfibios y reptiles en el bosque seco tropical del norte de Colombia*. Tunja: Editorial UPTC.
- Wells, K. D. 2007. *The ecology and behavior of amphibians*. Chicago: The University of Chicago Press, 1148 pp.
- Whittaker, R. J. & J. M. Fernández-Palacios. 2007. *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*. Oxford: Oxford University Press, 416 pp.
- Zunino, M. & A. Zullini. 2003. *Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución*. México DF: Fondo de Cultura Económica, 496 pp.

Description of two previously unknown anuran vocalizations from the Caribbean rainforests of Costa Rica

Descripción de dos vocalizaciones de anuros previamente desconocidas del bosque húmedo caribeño de Costa Rica

Stanley Salazar¹, Andrés Camilo Montes-Correa² & César L. Barrio-Amorós³

¹DOSEL SA, Rain Forest Adventures, La Esperanza, Horquetas, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica.

²Grupo de Investigación en Manejo y Conservación de Fauna, Flora y Ecosistemas Estratégicos Neotropicales (MIKU), Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia.

³CRWild / Doc Frog Expeditions, Uvita, Puntarenas, Costa Rica.

Correspondence: César L. Barrio-Amorós: cbarrioamoros@crwild.com

(Received: 05-05-2021 / Accepted: 28-06-2021 / Online: 15-10-2021)

The small Central American country of Costa Rica is known to have one of the highest diversities of amphibians per surface area on the planet, with 215 species in 51.100 km² (Savage 2002, Leenders 2016). Despite being one of the best-studied countries in Latin America for its amphibians fauna, with a long tradition of foreign and national herpetologists regularly publishing about them (summarized in Savage 2002, Leenders 2016), many aspects regarding the taxonomy and natural history of most amphibians remain poorly understood or completely unknown.

Two species of anurans from the Caribbean versant of Costa Rica, the hylid *Ecnomiophyla sukia* Savage and Kubicki, 2010 (Fig 1A) and the craugastorid *Craugastor megacephalus* (Cope 1876, Fig 2A), are the subjects of this work. While the male advertisement call (AC) of *E. sukia* has been previously described (Savage & Kubicki 2010), herein we document for the first time the female call (FC) of this species. With the FC described herein, *E. sukia* is now known to be one of the few hylids to have female calling behavior. The advertisement call of *C. megacephalus* is also documented here for the first time. We classify our recorded calls of *E. sukia* and *C. megacephalus* according to the functional categories proposed by Wells (2007) for the acoustic repertory of anurans. To describe the FC of *E. sukia* and AC of *C. megacephalus*, recorded vocalizations were extracted from the original sound files that were gen-

erated in the field (using a cell phone Wavepad app of Android in wav format), and analyzed with PRAAT 6.0.13 for Windows (Boersma & Weenink 2007). For the FC of *E. sukia* the following parameters were measured, note duration (in seconds –s–), inter-note interval (s), rate of notes per second (notes/s), and dominant frequency (Hz) were measured. Means (x) and standard deviations (SD) were calculated for each call trait. For the AC of *C. megacephalus*, the following characters were measured: call duration in seconds (s), inter-call interval (s), call repetition rate per minute (calls/m), dominant frequency (Hz), and visible harmonics. Our terminology follows that proposed and revised by Köhler *et al.* (2017) for call traits. Oscillograms and spectrograms were obtained with the Seewave package (Sueur *et al.* 2008) for the R platform.

The fringe-limbed treefrogs of the genus *Ecnomiophyla* are some of the most mysterious and elusive anurans in the Neotropics (Kubicki & Salazar 2015). *Ecnomiophyla sukia* was described in 2010 (Savage & Kubicki 2010) from the Atlantic versant of Costa Rica based on a few specimens from Guayacán de Siquirres and Fila Asunción, both localities in Limón Province. The known advertisement call consists of 13 to 20 staccato barks repeated after a time gap of up to or more than an hour. The AC of *E. sukia* was described from a single male in captivity; it consisted of 15-16 separate notes with a dominant frequency of 1.15 kHz

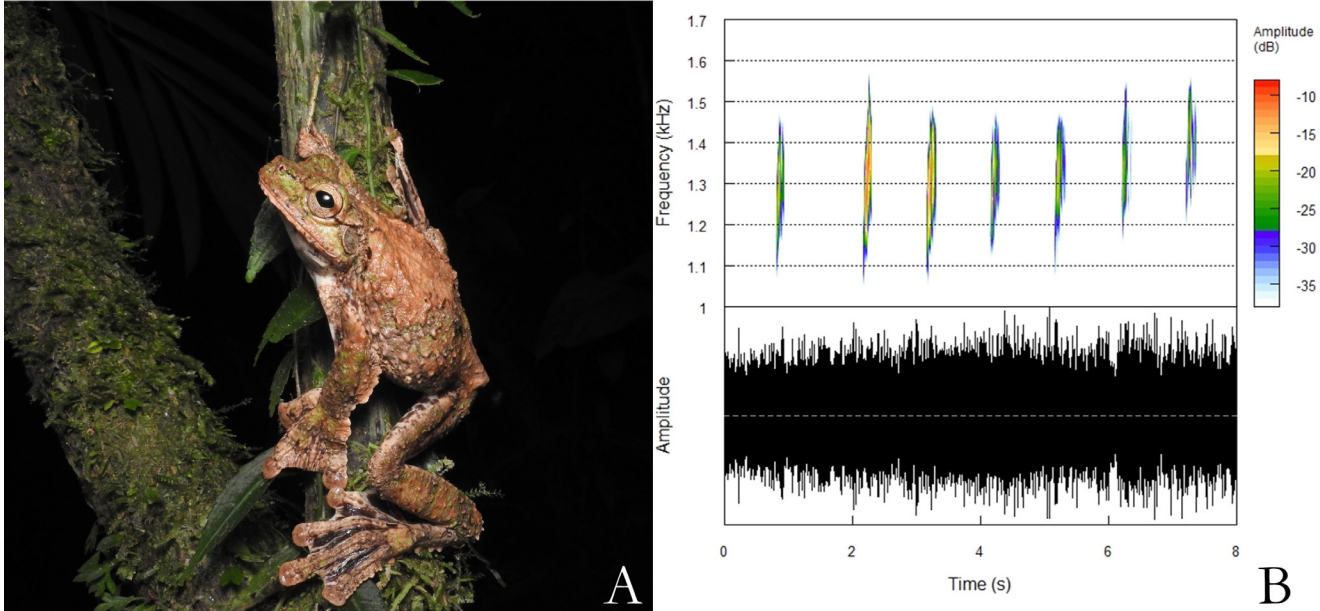


Figure 1. Calling female of *Ecnomiophyla sukia* (A) and the courtship call (B).

(Savage & Kubicki 2010). Vocalizations used for the description of the AC for this taxon were taken at 22.15h and 22.52h (Savage & Kubicki 2010). Until now, a female vocalization has never been described for any species of the genus *Ecnomiophyla* (Duellman, 2001, Mendelson *et al.* 2015, Wells 2007). Our description of the FC of *E. sukia* (Fig. 1B) is based on a single vocalization emitted by an individual located approximately 17 m above the ground in the forest canopy (thus the low quality of the recording) at Finca la Guacamaya, near Santa Clara (N 10.219, W 83.949). Due to the distance of the female individual from the cellphone microphone at the time she emitted the recorded vocalization analyzed herein, the overall quality is less than optimal, but of sufficient enough intensity to perform our analysis. This call consists of a series of seven tonal short notes (call duration = 6.643 s; note duration = 0.222–0.295 s, $X = 0.257$ s, $SD = 0.031$ s) emitted in an inter-note of 0.710–1.145 s ($X = 0.9808$, $SD = 0.167$) and a note repetition rate of 1.054 notes/s. Bandwidth ranges between 822–1749 Hz, with a dominant frequency of 1274.97–1337.14 Hz ($X = 1305.18$, $SD = 20.01$), and an apparent ascendant modulation frequency. This vocalization does not have detectable harmonics. The FC of *E. sukia* is like that of a bird, differing from the dog-like AC reported by Savage & Kubicki (2010). The AC of *E. sukia* described by Savage & Kubicki (2010) is very similar to the FC; in general terms, the FC and AC of *E. sukia* share the same structure of a series of short tonal short notes. Even though the AC and FC have notes of similar duration (AC = 0.220–0.252 s, FC = 0.222–0.295), the AC has twice as

many notes (AC = 15–16 notes, FC = 7 notes) in shorter intervals (AC = 0.287–0.302 s, FC = 0.710–1.145 s), so the rate of repetition of the notes is higher (AC = 1.93–1.94 notes/s, FC = 1.054 notes/s). Additionally, the dominant frequency of the AC is slightly lower than that of the FC (AC = 1150 Hz, FC = 1274.97–1337.14 Hz). Female *E. sukia* call more often than males, and therefore, they are easier to find in the high vegetation. Females of *E. sukia* have been observed vocalizing from the bark of the trunk and branches of trees, in addition to the surrounding vegetation in the canopy, while males have only been seen calling from in and around reproductive tree holes (pers. obs. SS). The peak of activity is during dusk and early hours of the night (17–19 h). When the weather is drier and there is a fair amount of moonlight, females of *E. sukia* can be heard calling even until midnight. As many as 20 different females have been heard calling from the margins of a single forest clearing (pers. obs. SS), but none seemed to be specifically calling in a reciprocal fashion to male vocalizations, which are much more sporadic. A single female individual was recorded while vocalizing and subsequently collected on 04 June 2015 at Finca la Guacamaya in Sarapiquí, Heredia province. It was calling from a site in the canopy located 17 m above the ground. The sex of this individual of *E. sukia* was confirmed after its collection by the examination of its internal organs by Brian Kubicki.

Few female anurans are known to produce vocalizations (Wells 2007). Several functions of female calling have been proposed, including easing males to locate them by stimulating an increase of calling from close males, identification

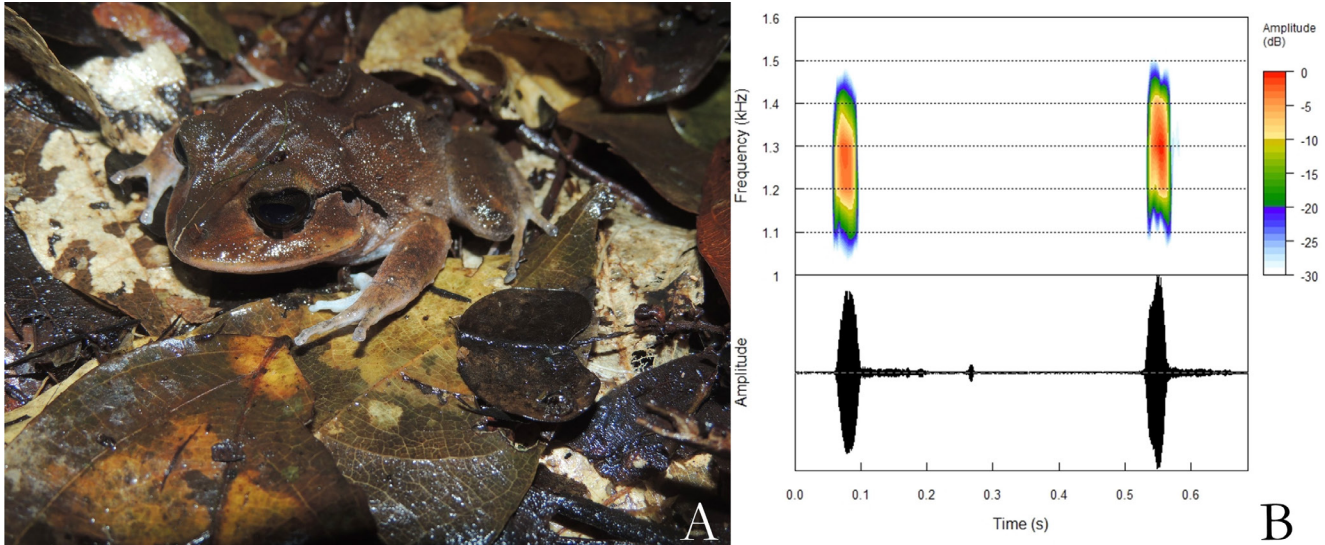


Figure 2. Calling male of *Craugastor megacephalus* (A) and the advertisement call (B).

of territorial and satellite males, and identification of other females as competitors (Emerson & Boyd 1999). The case reported herein is the first FC described from the genus *Ecnomiophyla*, although, we are aware of at least one other species producing it (Víctor Jiménez-Arcos, pers. comm.). Currently, we are not sure about the function of the female vocalization in this species.

Some species of the genus *Craugastor* are very secretive or have suffered extensive declines (Savage 2002, Leenders 2016). Their elusive habits are not well-known, and most act as sit and wait predators. An intermittent and untraceable call was heard a multitude of times in the forest by SS at Finca la Guacamaya, near Santa Clara (N 10.219, W 83.949), but we were unable to locate the source of the vocalization, until a single recording was made at a horizontal distance of about seven meters; the individual responsible for this call was located under the leaf-litter, it was a male *C. megacephalus*. Male *C. megacephalus* are typically difficult to locate, compared to juveniles (which are the most common) and females (common in certain areas), and are always hidden under leaf litter or rotten logs. The hours of calling activity are restrained to dusk. *Craugastor megacephalus* males appear to be actively calling during the drier months (March through May) of the Caribbean versant of Costa Rica. The description of the AC of *C. megacephalus* is based in a series of nine calls. The AC of *C. megacephalus* consists of a single tonal short note (call duration = 0.038–0.052 s, $X = 0.042$ s, $SD = 0.004$ s, Fig. 2B) emitted at irregular intervals. Notes can be emitted with pauses between them of less than a half second or as infrequent as having pauses lasting more than ten seconds (inter-call interval = 0.492–13.755 s, $X = 8.640$ s,

$SD = 5.282$ s). The call series last 69.5 s, with a repetition rate of 7.7 calls/minute. The prevalent bandwidth ranges between 286–2870 Hz, with a dominant frequency of 1050.11–1205.23 Hz ($X = 1154.82$ Hz, $SD = 52.45$ Hz). In addition, the AC of *C. megacephalus* exhibits two visible harmonics, the first at 1550.59–1844.45 Hz ($X = 1730.50$ Hz, $SD = 87.51$ Hz), and the second at 2088.81–2436.32 Hz ($X = 2311.94$ Hz, $SD = 110.32$ Hz).

According to Savage and Myers (2002), no advertisement calls of any member of the *Craugastor gulosus* species group (*sensu* Hedges *et al.* 2008) is known. Padial *et al.* (2014) situated *C. megacephalus* in a more comprehensive *Craugastor punctariolus* species group. One of the characteristics of the former is the absence of vocal slits and a vocal sac. Nevertheless, the absence of these organs does not necessarily represent the inability to vocalize (which has also been evidenced for other groups such as the former *Craugastor laticeps* species group; Ibáñez *et al.* 2012, Salazar-Zúñiga & García-Rodríguez 2014). The description of the AC of *C. megacephalus* included herein opens new perspectives for future bioacoustic studies, as well as questions about the evolution of acoustic communication of craugastorid frogs.

ACKNOWLEDGEMENTS

SS wants to thank Brian Kubicki for his help in determining the sex of the female specimen of *Ecnomiophyla sukia* mentioned in the publication. He also was a mindful referee, which along with another anonymous one helped to improve this work.

REFERENCES

- Boersma, P. & D. Weenink. 2013. Praat, a system for doing phonetics by computer. *Glott International* 5: 341–345.
- Cope, E. D. 1876. On the Batrachia and Reptilia of Costa Rica. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 8: 93–154.
- Duellman, W. E. 2001. *Hylid frogs of Middle America*. 2 vols. [2nd ed.]. [St. Louis, Mo]: Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Contributions to Herpetology, xv + x + 1159 pp., 92 pls.
- Emerson, S. B. & S. K. Boyd. 1999. Mating vocalizations of female frogs: control and evolutionary mechanisms. *Brain Behavior Evolution* 53: 187–97.
- Hedges, S. B., W. E. Duellman & M. P. Heinicke. 2008. New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. *Zootaxa* 1737: 1–182.
- Ibáñez, R., C. A. Jaramillo & F. A. Solís. 2012. Description of the advertisement call of a species without vocal sac: *Craugastor gollmeri* (Amphibia: Craugastoridae). *Zootaxa* 3184: 67–68.
- Köhler, J., M. Jansen, A. Rodríguez, P. J. R. Kok, L. F. Toledo, M. Emmrich, F. Glaw, C. F. B. Haddad, M. O. Rödel & M. Vences. 2017. The use of bioacoustics in anuran taxonomy: theory, terminology, methods, and recommendations for best practice. *Zootaxa* 4251: 1–124.
- Kubicki, B. & S. Salazar. 2015. Discovery of the Golden-eyed Fringe-limbed Treefrog, *Ecnomiophyla bailarina* (Anura: Hylidae), in the Caribbean foothills of southeastern Costa Rica. *Mesoamerican Herpetology* 2: 76–86.
- Mendelson, J. R., III, A. Eichenbaum & J. A. Campbell. 2015. Taxonomic review of the populations of the Fringe-limbed Treefrogs (Hylidae: *Ecnomiophyla*) in Mexico and nuclear Central America. *South American Journal of Herpetology* 10: 187–194.
- Padial, J. M., T. Grant & D. R. Frost. 2014. Molecular systematics of terraranas (Anura: Brachycephaloidea) with an assessment of the effects of alignment and optimality criteria. *Zootaxa* 3825: 1–132.
- Salazar-Zúñiga, J. A. & A. García-Rodríguez. 2014. Advertisement call of *Craugastor noblei*: another calling species of the *Craugastor gollmeri* group (Anura: Craugastoridae). *Phyllo-medusa* 13: 67–70.
- Savage, J. M. 2002. *The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas*. Chicago: University of Chicago Press, 934 pp.
- Savage, J. M. & C. W. Myers. 2012. Frogs of the *Eleutherodactylus biporcatus* group (Leptodactylidae) of Central America and northern South America, including rediscovered, resurrected, and new taxa. *American Museum Novitates* 3357: 1–21.
- Savage, J. M. & B. Kubicki. 2010. A new species of fringe-limb frog, genus *Ecnomiophyla* (Anura: Hylidae), from the Atlantic slope of Costa Rica, Central America. *Zootaxa* 2719: 21–34.
- Sueur, J., T. Aubin & C. Simonis. 2008. Seewave: a free modular tool for sound analysis and synthesis. *Bioacoustics* 18: 213–226.
- Wells, K. D. 2007. *The ecology and behavior of amphibians*. Chicago: The University of Chicago Press, 1148 pp.

Freshwater molluscs of Venezuela and their medical and veterinary importance

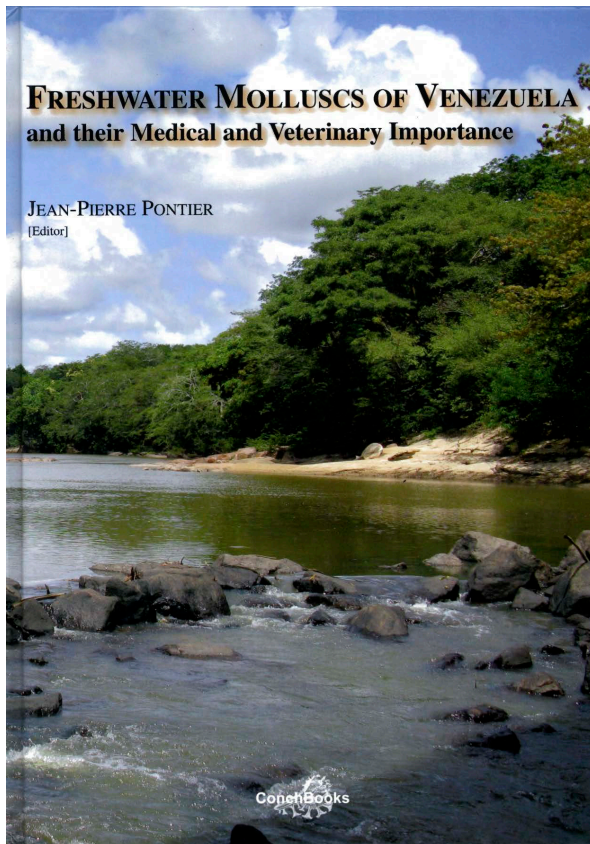
Pontier, Jean-Pierre (ed.)

2015. Harxheim: Conchbooks, 228 pp.
[116 figs., 110 pls.].

ISBN: 978-3-939767-61-9 (hardback, 30 x 21 cm).

EUR 78,00. Distribuido por ConchBooks:

<https://www.conchbooks.com/>



Contents: Preface (by Philippe Jarne); Abstract; 1. Introduction (by J.-P. Pontier); 2. General presentation of Venezuela (by M.-E. Grillet & F. Del Ventura); 3. Species richness and distribution data (by M.-E. Grillet, F. Del Ventura & J.-P. Pontier); 4. List and status of species; 5. Brief history of the studies on freshwater molluscs of Venezuela (by

J.-P. Pontier); 6. Conchological terminology of gastropods (by J.-P. Pontier); 7. Conchological terminology of bivalves (by R. Martínez & H. Piñango); 8. Illustrated keys to the Gastropoda families (by J.-P. Pontier), 8.1. Illustrated key to the Pulmonata, 8.2. Illustrated key to Cycloneritimorpha and other groups; 9. Illustrated keys to the Bivalvia (by R. Martínez & H. Piñango); 10. Description of species, 10.1 Gastropoda (by J.-P. Pontier), 10.1.1. Family Neritidae, 10.1.2. Family Ampullariidae (by J.-P. Pontier & O. Noya), 10.1.3. Family Pachychilidae (by J.-P. Pontier & O. Noya Alarcón), 10.1.4. Family Thiaridae (by J.-P. Pontier & O. Noya), 10.1.5. Family Cochliopidae (by J.-P. Pontier, O. Noya & B. Alarcón de Noya), 10.1.5.1. The human paragonimiasis in Venezuela, 10.1.5.2. Cochliopid nails acting as intermediate hosts of paragonimiasis in Venezuela, 10.1.6. Family Lymnaeidae (by J.-P. Pontier, C. González, O. Noya & B. Alarcón de Noya), 10.1.6.1. Cattle fascioliasis in Venezuela, 10.1.6.2. Human fascioliasis in Venezuela, 10.1.6.3. Lymnaeid snails acting as intermediate hosts of fascioliasis in Venezuela, 10.1.7. Family Physidae (by J.-P. Pontier & O. Noya), 10.1.8. Family Planorbidae (by J.-P. Pontier, O. Noya, B. Alarcón de Noya & A. Théron), 10.1.8.1. Schistosomiasis in Venezuela, 10.1.8.2. Planorbid snails acting as intermediate hosts of schistosomiasis in Venezuela; 10.2. Bivalvia (by R. Martínez, H. Piñango & J.-P. Pontier), 10.2.1. Family Mycetopodidae, 10.2.2. Family Hyriidae, 10.2.3. Family Cyrenidae, 10.2.4. Family Dreissenidae, 10.2.5. Family Sphaeriidae; 11. Acknowledgements; 12. References.

La primera impresión que tuve al escudriñar las páginas de este libro fue que faltaban en él algunas especies de moluscos muy comunes en las montañas andinas de Venezuela, en cuyas alturas he estado trabajando por años, dedicado al estudio de otros invertebrados. Sin embargo, habiendo conocido sobre el excepcional profesionalismo de su autor principal y editor, así como también la trayectoria científica de los ocho contribuyentes venezolanos, comencé a dudar de mis propias dudas. Volví sobre la portada a leer bien el título, cayendo en cuenta de que en relación a sus hábitos ecológicos, los moluscos se clasifican –más o menos arbitrariamente– en marinos y no-marinos. Estos últimos todavía se dividen en dulceacuícolas y terrestres. Este libro trata estrictamente la fauna dulceacuícola de Venezuela. Los géneros que previamente tuve en mi mente, por ejemplo *Plekocheilus* Guilding, 1828 (Gastropoda: Amphibulimidae), cuya abundancia es proverbial en los páramos, son moluscos pulmonados terrestres, y junto con las babosas pertenecen a un ámbito que está fuera del alcance de esta obra. Recordé además una discusión que tuve en mis años de estudiante, con un coleccionista de conchas de moluscos terrestres, cuando orgullosamente le presenté como regalo un bello ejemplar venezolano (probablemente una especie de *Pachychilus* Lea & Lea, 1851) y no mostró emoción alguna, desdeñando la joya conchológica como un gasterópodo dulceacuícola. Por lo tanto, es importante tener presente que además de lo que está muy bien estudiado en este libro hay otras especies de gasterópodos no marinos en nuestro territorio, muchas de las cuales han sido estudiadas por otros especialistas (*e. g.*, Martens 1873, Ernst 1876, Baker 1923, 1925, 1926, 1927, 1930, Richards & Hummelinck 1940, Arias 1952, 1953, 1959; Thompson 1957, Hass 1962, Weyrauch 1967, Breure 1975, 1976a, 1976b, 2009a, 2009b, 2012, 2020; Fernández de Valera 1982, Salinas 1982, Martínez Escarbassiere 1991, Ordosgoitti 1999, Breure & Schlögl 2010, Aubrecht *et al.* 2012 y Salvador *et al.* 2021).

Este libro dirigido por Jean-Pierre Pontier (actualmente en la École Pratique de Hautes Études en la Université de Perpignan, Francia), buen conocedor no sólo de la fauna de moluscos acuáticos de Venezuela, sino también de Guayana Francesa y de las Antillas, impresiona bien por la manera en que se encuentra organizado. Se inicia con una sección introductoria en la que el lector no especialista se encontrará rápidamente informado sobre las generalidades de los moluscos, los rasgos resaltantes de aquellos grupos dentro de los mismos que no viven en el medio marino, con inmediata referencia a los que ocupan los ambientes dulceacuícolas de Venezuela, repartidos en ecorregiones definidas. En pocas páginas los autores aportan datos precisos sobre la riqueza de esta malacofauna venezolanas (49

especies de gasterópodos, en ocho familias, y 16 de bivalvos, en cinco familias) y su distribución. La lista taxonómica de las páginas 17 y 18 es el preámbulo al cuerpo del libro, el cual prosigue en el mismo orden el tratamiento descriptivo por familias, géneros y especies, intercalando textos con láminas fotográficas compuestas con imágenes tridimensionales de las conchas que representan con creces cada una de las especies. Las fotos individuales son muy nítidas y bien contrastadas sobre un fondo negro. En algunos casos se ilustran los huevos, y también los animales completos, fotografiados en vivo. Se proporcionan numerosos dibujos a línea de estructuras anatómicas blandas, diagnósticas de los taxones estudiados (generalmente órganos sexuales masculinos). Abundan por otra parte las escenas de las localidades naturales, semiurbanas o urbanas en donde es posible encontrar los representantes de esta diversidad animal, con frecuentes detalles de sus microhabitats. Se intercalan para cada especie mapas de distribución nacional. Estos mapas son útiles para discernir visualmente lo que es común de lo que es raro o endémico.

La cobertura geográfica de las muestras llevadas a cabo para este estudio (2005-2013) es impresionante (663 localidades, p.10, fig. 2), pero esto no excluye que otras especies de moluscos dulceacuícolas puedan ser descubiertas en Venezuela, particularmente cuando sean mejor exploradas las regiones de occidente correspondientes a la Sierra de Perijá y las ciénagas de Juan Manuel en el delta del río Catatumbo, el piedemonte apureño del macizo del Tamá y los llanos adyacentes de Apure occidental; así mismo casi la totalidad e inmensidad de los estados Bolívar y Amazonas, con la promesa de algunos nuevos endemismos en la provincia biogeográfica del Pantepui, en la que ya se conoce bastante sobre caracoles terrestres. Muchas veces las distribuciones conocidas de los organismos reflejan el sesgo de la accesibilidad (vías de penetración) hacia los territorios estudiados. Nuestros moluscos no escapan de tal limitación.

La comprensión biogeográfica de las aguas dulces obedece básicamente a la lógica de cuencas hidrográficas, por lo que la descripción general del territorio venezolano ofrecida en este tratado prioriza esta noción en función de la presencia de los moluscos en los cuerpos de agua del país. Viene por ello a ser muy útil para complementar en el futuro cualquier esfuerzo por interpretar sintéticamente una biogeografía moderna de Venezuela, en lo que corresponda a las aguas, y en la que habrá que estudiar la congruencia de los patrones de distribución de estos y otros invertebrados acuáticos, así como de peces, plantas acuáticas y algas.

El valor agregado a este manual taxonómico lo tiene el aporte biomédico en lo referente al reconocimiento de al menos tres familias de Gastropoda, cuyos miembros son vectores intermediarios de otros invertebrados de agua

dulce, parásitos que infectan mamíferos de cría y humanos (gusanos platelmintos de la clase Trematoda), principalmente sirviendo como reservorio temporal y transporte de alguna fase del desarrollo de los mismos: Cochliopidae (vectores de las duelas del género *Paragonimus* Braun, 1899, causantes de la infección pulmonar denominada paragonimiasis), Lymnaeidae (vectores de *Fasciola hepatica* Linnaeus, 1758, otra duela o gusano aplanado que medra en el tejido hepático y produce las fascioliasis vacuna y humana) y Planorbidae (vectores de *Schistosoma mansoni* Sambon, 1907, productor de la esquistosomiasis humana o bilharziasis, otra infección hepática o generalizada en otras vísceras que genera síntomas diversos de enfermedad perniciosa). Se discute aquí sobre estas relaciones simbióticas aparentemente mediadas por procesos coevolutivos y sobre las especies de pequeños caracoles y parásitos cuya interacción ha sido reconocida en Venezuela como causa de transmisión de estas enfermedades. Hay referencias de interés filogenético en el tratamiento singular y más extenso que se hace de estas tres familias de gasterópodos, información que tiene relevancia por la especificidad que se ha advertido entre las especies de parásitos y las de sus vectores. Grillet *et al.* (2016) concluyeron un artículo posterior en el cual reunieron la información sobre la distribución geográfica de las especies de moluscos venezolanos que tienen importancia médica.

La última parte de esta bonita obra sintetizadora, gráficamente digna de encomio, científicamente concisa, y un ejemplo sin precedente de colaboración entre los miembros de una pequeña comunidad de especialistas, se dedica a los bivalvos, que forman un grupo dentro del cual sospecho que puedan sobrevenir otros descubrimientos en Venezuela. Hay regiones remotas del país en cuyas montañas, todavía mal exploradas a mediana y gran altitud, es posible hallar los hábitats arenosos propicios para el desarrollo de las curiosas almejas de agua dulce. Llegan hasta los páramos, muy por encima de los 3.000 metros.

Me llamó la atención que no se incluyera en este trabajo las descripciones de algunas especies seguramente inéditas, como las que se mencionan e identifican con el epíteto "sp." y que se consideran posibles endémicos venezolanos dentro de los géneros *Pomacea* Perry, 1811 (Ampullariidae) y *Doryssa* H. & A. Adams, 1854 (Pachychilidae). Podría imaginar que los autores pensaron en reservar la correspondiente tarea para uno o varios artículos cortos propios de las revistas taxonómicas especializadas (que no son pocas en malacología), o probablemente para monografías futuras, en las que pudiera llevarse a cabo la revisión de algunos géneros. Sin embargo, como taxónomo he detectado que la inclusión de descripciones de especies nuevas en libros de este tipo y formato es siempre una buena estrategia para

expandir su difusión. Los hace más apetecibles entre los especialistas y aficionados, y definitivamente imprescindibles en las bibliotecas personales e institucionales.

Las referencias bibliográficas que añado a continuación corresponden a las obras citadas arriba, principalmente dedicadas a nuestros moluscos terrestres. Se solapa en parte y complementa la lista de fuentes de información al final del libro de Pontier y colaboradores, la cual es exhaustiva. Creo que con este libro se completa un inventario con el que no contábamos. Ya estamos en condiciones de organizar por primera vez una lista razonablemente completa del Phylum Mollusca en Venezuela.

REFERENCIAS

- Arias, S. 1952. Algunos moluscos de la Región Baruta – El Hattillo. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 12(31): 45–65.
- Arias, S. 1953. Algunos moluscos de la región de Perijá. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 13(35): 245–258.
- Arias, S. 1959. *Arion subfructus* (Draparnaud) (Pulmonata, Stylommatophora), un molusco paleártico adaptado en Venezuela. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 19(52): 23–26.
- Aubrecht, R., C. L. Barrio-Amorós, A. S. H. Breure, C. Brewer-Carías, T. Derka, O. A. Fuentes-Ramos, M. Gregor, J. Kodada, L. Kováčik, T. Láncoz, N. M. Lee, P. Liščák, J. Schlögl, B. Šmída & L. Vlček. 2012. Venezuelan tepuis: their caves and biota. *Acta Geologica Slovaca AGEOS – Monograph*. Bratislava: Comenius University, 168 pp.
- Baker, H. B. 1923. The mollusca collected by the University of Michigan-Williamson Expedition in Venezuela. Part I. Curaçao. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 137: 1-59, pls. 1–5.
- Baker, H. B. 1925. The mollusca collected by the University of Michigan-Williamson Expedition in Venezuela. Part III. Pupillidae to Oleacinidae. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 156: 1-56, pls. 6–11.
- Baker, H. B. 1926. The mollusca collected by the University of Michigan-Williamson Expedition in Venezuela. Part IV. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 167: 1-49, pls. 12–19.
- Baker, H. B. 1927. The mollusca collected by the University of Michigan-Williamson Expedition in Venezuela. Part V. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 182: 1-36, pls. 20–26.
- Baker, H. B. 1930: The mollusca collected by the University of Michigan-Williamson Expedition in Venezuela. Part VI. *Occasional Papers of the Museum of Zoology University of Michigan* 210: 1–95.
- Breure, A. S. H. 1975. Description of a collecting trip in Peru, Ecuador, Colombia and Venezuela. *De Kreukel* 11(7): 83–116.

- Breure, A. S. H. 1976a. *Helicina (Helicina) microdina huberi* subsp. nov., a new land snail from northern Venezuela and Colombia. *Basteria* 40: 143–145.
- Breure, A. S. H. 1976b. Over de landmollusken van het Nationale Park “Henri Pittier”, Venezuela. *Correspondentieblad van de Nederlandse Malacologische Vereniging* 172: 569–572, 585–587.
- Breure, A. S. H. 2009a. New Orthalicidae (Mollusca, Gastropoda) from Venezuelan Guayana: unravelling secrets from the Lost World. *Zootaxa* 2065: 25–50.
- Breure, A. S. H. 2009b. Radiation in land snails on Venezuelan tepui islands. pp. 38. In: Cohen, A. et al. (eds.). *Evolutionary islands: 150 years after Darwin*. Leiden: Netherlands Centre for Biodiversity “Naturalis”. (Abstracts).
- Breure, A. S. H. 2012. Living in isolation: *Plekocheilus (P.) philippeii* spec. nov. from Venezuelan Guayana (Gastropoda, Amphibulimidae). *Basteria* 76 (4–6): 101–106.
- Breure, A. S. H. 2020. Additional data on eastern Pantepui Orthalicoidea land snails (Mollusca, Gastropoda). *Journal of Conchology* 43(5): 481–496.
- Breure, A. S. H. & J. Schlögl. 2010. Additional notes on Orthalicidae from the Chimantá massif, Venezuelan Guayana, with descriptions of new species of *Plekocheilus* Guilding, 1828 (Mollusca: Gastropoda). *Zootaxa* 2416: 51–60.
- Ernst, A. 1876. Enumeración sistemática de las especies de moluscos terrestres y de agua dulce hallados hasta ahora en los alrededores de Caracas y demás partes de la República. pp. 77–85. In: Dirección General de Estadísticas y Censos Nacionales. *Apuntes estadísticos del Distrito Federal formados de orden del Ilustre Americano General Guzmán Blanco, Presidente de la República*. Caracas: Imprenta Federal.
- Fernández de Valera, J. 1982. Contribución al conocimiento de las babosas y sietecueros (Mollusca: Gastropoda) que causan daños a la agricultura en Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía* (Maracay) 12(3–4): 353–386.
- Grillet, M. E., F. Del Ventura, O. Noya, B. Alarcón de Noya & J.-P. Pontier. 2016. Distribución de moluscos (Gastropoda) de importancia médica en Venezuela. *Boletín de Malariología y Salud Ambiental* 56(2): 211–228.
- Hass, F. 1962. Caribbean land molluscs Subulinidae and Oleacinidae. *Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Island* 13(52): 49–60.
- Martens, E. von. 1873. Die Binnenmollusken Venezuela's. pp. 157–225, 2 pls. In: Reichert, K. B. (ed.). *Festschrift zur Feier des Hundertjährigen Bestehens der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin*. Berlin: Ferd. Dümmlers Verlagsbuchhandlung.
- Martínez Escarbassiere, R. 1991. Nota acerca de la presencia de la babosa *Omalonyx (O.) pattersonae* Tillier, 1891 (Gastropoda: Pulmonata: Succinidae) de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 14(2): 65–69.
- Ordosgoitti, A. 1999. Caracoles plagas de cítricas en Yumare, estado Yaracuy. *Agronomía Tropical* 49: 517–525.
- Richards H. G. & P. W. Hummelinck. 1940. Land & freshwater mollusks from Margarita Island, Venezuela. *Notulae Naturae* 62: 1–16.
- Salinas, P. J. 1982. Babosas, *Arion subfuscus* (Mollusca: Arionidae), en los Andes venezolanos y su control. pp. 1219–1230. In: Salinas, P. J. (ed.). *Zoología Neotropical*. Tomo 2. Mérida, Venezuela: Universidad de Los Andes.
- Salvador, R. B., A. Wahab, N. E. Phillips & A. S. H. Breure. 2021. South American and Trinidadian terrestrial Gastropoda in the collection of the Museum of New Zealand Te Papa Tongarewa. *Tuhinga* 32: 64–80.
- Thompson, F. G. 1957. A collection of mollusks from Northern Venezuela. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 591: 1–13.
- Weyrauch, W. K. 1967. Descripción y notas sobre Gastrópodos terrestres de Venezuela, Colombia, Ecuador, Brasil y Perú. *Acta Zoológica Lilloana* 21: 457–499.

Ángel L. Viloria*

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

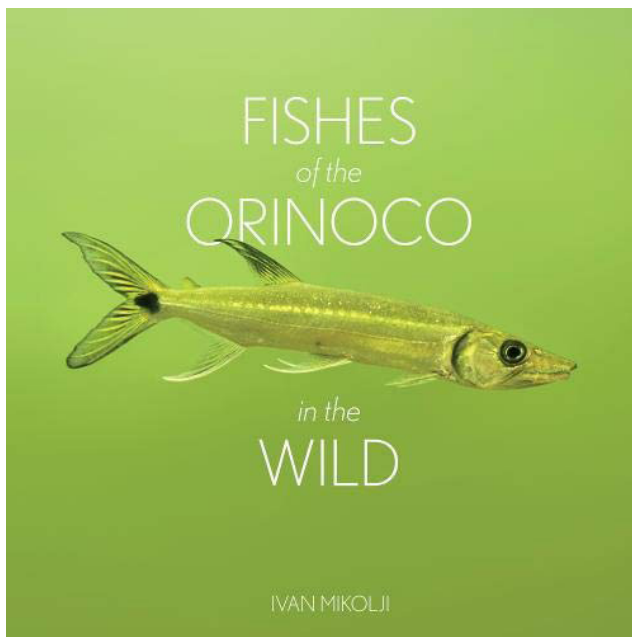
Fishes of the Orinoco in the Wild

Mikolji, Ivan

2020. Delray Beach, FL, USA / Padstow, UK: Mikolji Corp / T J Books, 394 pp. + [ii]

ISBN: 978-1-83853-883-5 (hardback w/dustjacket, 25.5 x 25.5 cm). USD 125.00.

Distribuido por info@mikolji.com



Contents: The Author (by Eduardo Planchart Licea, PhD); Acknowledgments; Foreword (by Nathan Hill); Preface; Introduction; Venezuelan Caribbean Mountain Range; Great Morichales of the Northeast; Llanos; Flooded Savannas; Western Guiana Shield; Lost World; Sierra de La Macarena; Order Beloniformes; Order Characiformes; Order Siluriformes; Order Cyprinodontiformes; Order Perciformes; Order Symbranchiformes; Order Myliobatiformes; Species List in alphabetical order; Abbreviations; Glossary; Patrons.

We had waited for at least a decade for this work to come to light. I met its author, Ivan Mikolji, in 2010. He seemed to me, above all, a brave and daring scientist, capable of diving in the waters of creeks, rivers and lagoons in southern Venezuela without fearing the sudden electric shocks of the *Electrophorus*, the painful spurs of the sting-rays or the terrible bites of the frenzied piranhas. He came to my office at the Venezuelan Institute of Scientific Research accompanied by a mutual friend, my old classmate, Alfredo Pérez, ichthyologist and then professor of fisheries at the Universidad Nacional Experimental de Los Llanos “Ezequiel Zamora”. Ivan presented me with a series of impressive underwater videos, in which I was able to appreciate for the first time in their natural environment many of the colorful fish from the Venezuelan Amazon that I used to acquire in aquarist stores in western Venezuela when I was a child (often at quirky high and bloated prices). He spoke to me with simplicity and humility about how he achieved such impressive and original shots with unsophisticated underwater video cameras. However, I immediately noticed that this new-found character was not at all, neither a fish amateur nor an ordinary photographer. He is a subject who knows nature, the freshwater fishes of his country and the technological resources to carry out his intentions to record them for posterity. I appreciated the occasion positively and promised to explore the possibility of involving Ivan in an institutional project to produce at least one documentary video about the living fauna of freshwater fish in Venezuela. I do seem to recall, however, his brief intention to produce a book with high-quality images of the little-known world he had been exploring. A short time later I stopped occupying the only position that would have allowed me to crystallize the support I

dreamed of for Ivan. However, this did not mean much in the personal and very independent agenda of the author who, at last, has recently managed to produce a magnificently illustrated book in which 151 species of freshwater fish can be seen in their wildest splendor. They represent a no less astonishing variety of 89 genera, distributed in 28 families. In terms of species numbers it means nearly 14% of the recorded ichthyofauna of the greater Orinoco basin, which contains one of the most complex networks of rivers and flooding areas of the American continent.

I will continue to comment on the simplest thing that this book offers, which is the visual enjoyment of unrepeatable images of biological diversity, animal colors, shadows and contrasts and the indescribable mysterious effects that sunlight produces when penetrating translucent waters, yellowish or reddish, of the rivers and pools of the Orinoco basin and other surrounding regions. Some of the orders of fish found in these regions are barely represented by one or two species. Such are the cases of the stingrays (Potamotrygonidae, Myliobatiformes), the needlefish (Belonidae, Beloniformes), the eel *Symbranchus marmoratus* (Synbranchidae, Synbranchiformes) or the peculiar Amazonian leaf fish *Monocirrhus polyacanthus* (Polycentridae, Perciformes), all visible here in sharp images. Other more diverse groups such as the Siluriformes (catfishes in general) and the Characiformes, whose variety seems infinite, have been documented through the most unusual forms, as in the case of certain armored catfish and corydoras among the former, and the precious tetras, some *Serrasalmus* and *Leporinus* among the latter, all rather notable for their highly contrasting coloration. For me, a favorite group of fish, due to their rare beauty and ornamental potential, are the cichlids, equally representatively portrayed in this work.

Many of the photographs taken by Ivan Mikolji in his intrepid endeavor, document not only the species and their habitats but also the distinctive behaviors of some species. I can mention as examples the remarkable gregariousness of certain corydoras (pp. 231, 232-233) and piranhas (pp. 208-209), and the unique vertical positioning of the pencil fishes (pp. 184-187). Likewise, when studying the group of fish represented in this book, we cannot help but be amazed at the astonishing diversity that exists in some of the sites explored by the author, the case of Caño El Pozo in the state of Amazonas in Venezuela, or Caño Verde, in the Department of Vichada in Colombia. The environments of these rivers and of many others, as well as the circumstances in which the photographic record of their ichthyofauna was achieved, or the ethology of the animals, are eventually described in the text with a particular poetic accent that hints at the author's sensibility towards nature

and its romantic inclinations. These are the traits of his artistic side, never detected during our first acquaintance.

I want to mention some photographs that have impressed me quite a bit because of the sharpness with which the static animals are presented in the foreground, contrasted with a background of absolute depth, almost dreamlike. These are the images of *Acestrorhynchus microlepis* (pp. 48-49), *Iguanodectes cf. gracilis* (pp. 174-175) and *Semaprochilodus kneri* (pp. 198-199). Personally, I consider that these images are perfect.

A portfolio type of book like this must be enjoyed (due to its format, size and weight) on a table, wide open. The information, both visual and written, is to be perceived as a whole in the way it is presented in a double page. Some readers might be critical at appreciating the layout and design, in which the main photograph is reproduced filling the entire space of the right page and a third of the area of the left one. This seems to me quite artistic and original for this kind of portfolio. There are a few cases of two pictures presented per double page, but in these instances there is always one main picture shared between two pages. This was the creative choice of the designers and printers, a recognized award winning British independent group (<https://www.tjbooks.co.uk/>).

Every fish species in each photograph is identified in an individual caption, with its Latin name, an author's code, date (month and year when the picture was taken), locality (water body, state, country, biogeographic region), photographic equipment employed and its setting specifications. Latitude and longitude.

In the remaining space of the double page, which is two thirds of the square page to the left, the accompanying illustration is coupled with its species data sheet, which contains its Latin scientific name, taxonomic author and date of description, and its common name in English (when known). Following, a personal description of the experience of the author when observing and photographing the animal, with relevant bionomic notes and geographic distribution information. Then, its classification in descending hierarchical line: order, family, genus and species. Etymology of the scientific name, which often is either curious or very interesting, especially from a historical point of view; geographical distribution known for the species; individual size of the fish species (presumably, maximum total length. In any case just as a reference to give an additional idea to the reader, who might not be familiar with this fauna); pH and temperature range of the water favorable to the species (which means that a lot of these data should have been taken in the field by Ivan Mikolji himself). The data sheet ends with information notes on the sympatry or coexistence of the taxon with other species.

This is a good and original issue, as it gives a reasonable idea of the type of fish community in which the species selected interacts with others, and it is also a good clue to investigate appropriate places and the right spot to search for a particular taxon.

The scientific character of this work is availed by the revision of Donald C. Taphorn, one of the most respected and competent ichthyologists and fish systematists in Venezuela and elsewhere, expert in the freshwater fauna of northern South America, particularly Venezuela (where he used to be a notable staff member of two national universities for more than 20 years) and Colombia (where he has also participated in a number of research projects). Several experienced ichthyologists from the northern South America “cluster” (chiefly from Venezuela and Colombia) have collaborated in this Art-and-Science Project providing their expert knowledge to help Ivan Mikolji with the identification of the species represented in this beautiful pictorial sampler, namely D. C. Taphorn, A. Machado-Allison, C. Lasso, O. Lasso-Alcalá, C. Do Nascimento, W. Streck, F. Magallanes and L. Mesa Salazar. It should be stressed that it is not an easy task to identify through photography some small freshwater fishes from such a vast and biologically diverse area. Many morphological characters used in diagnosing closely related taxa or species from different genera that share similar appearance may not be evident in photos, and only true experts are capable of successfully doing this work.

This book is original also by the fact that it reflects a major effort to present the identity of the aquatic plants depicted with the fishes in the wild. The author consid-

ers plants an important component of the freshwater environment or subaquatic microhabitats to which some particular fish species are evidently associated. This task, not simple or trivial by any means, was well accomplished by Venezuelan botanists Francisco Delascio and Sixto Rodríguez.

The sober curation of the collection of photographs sharply reproduced in this high-quality, well designed and beautifully produced book, was the responsibility of Venezuelan art scholar Eduardo Planchart Licea, a most knowledgeable, noble and affable character. I have personally met him in Caracas, two and a half years ago, during the opening of one of Ivan’s photographic exhibitions, which was not precisely on fishes, but conceived by that synergic duet, Mikolji-Planchart, as a selection of oddly colorful and skillfully framed –documentary, figurative and abstract– scenes of the underworld of our freshwater bodies. There, I understood the need for a curator. The photo sequence I was able to watch and examine, represented a genuine storyboard of a magic play between light and water, unlike any other photographic work I am aware of, in Venezuela. *Fishes of the Orinoco in the wild* has a pinch of that figurative expression in its pages. I wish potential readers can see soon this remarkable production, full of incredible shots and unique compositions that are only possible through the esthetic intuition and the trained eye of Ivan Mikolji, the explorer, the naturalist, the man of technological avant-garde, the photographer, the writer and the artist.

Ángel L. Vilorio*

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

Introducción al estudio de los insectos del trópico americano

Rubio Espina, Edmundo &
Magally Quirós de González.

[2013]. [Capítulos 1-10]. [Maracaibo]: [s/e], xii + 243 pp. + [i].
ISBN 978-0-615-77615-6 (tapa blanda, 27,8 x 21,5 cm).
USD 139.99. Disponible en <https://www.amazon.com>



Contenido: Generalidades de los insectos; 2. Búsqueda, recolección montaje y preservación de insectos; 3. Anatomía funcional externa de los insectos; 4. Anatomía funcional interna; 5. Reproducción, desarrollo embrionario y post-embrionario, metamorfosis; 6. Ecología, diversidad, biogeografía, etología, coevolución; 7. Sistemática zoológica; 8. Phylum Arthropoda, clases Entognatha e Insecta; 9. Superclase Hexapoda en el trópico americano, claves para clases de Hexapoda, órdenes de Entognatha y de Insecta; 10. Taxonomía de los órdenes de las clases Entognatha e Insecta. Glosario e Índice.

Como su título indica, este libro es una introducción completa e idónea al estudio de la clase Insecta (Arthropoda: Hexapoda) en América tropical, la cual abarca en diez capítulos la materia necesaria para un curso universitario de entomología general. Podría decirse que reúne la experiencia de los autores en al menos tres décadas de investigación y enseñanza universitaria (cátedras de entomología, básica y agrícola, de la Facultad de Agronomía de la Universidad del Zulia, Maracaibo, Venezuela). En su prefacio declaran certeramente los seis objetivos primordiales de esta edición: 1. Proponer y desarrollar la terminología apropiada en castellano para nombrar los componentes de la anatomía de los insectos y muchos de los aspectos relacionados con su fisiología, ecología, etología, taxonomía y filogenia; 2. Utilizar como modelos de esta propuesta insectos propios de las regiones tropicales de América, abundantes y fáciles de criar en los laboratorios; 3. Presentar ilustraciones originales y novedosas de las especies estudiadas y de los representantes de las principales familias de los órdenes de insectos vivientes; 4. Poner al día, de manera crítica y comentada las propuestas de la sistemática zoológica para organizar y nombrar la entomofauna hiperdiversa del trópico americano; 5. Resaltar la importancia fundamental del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica en la entomología; y 6. Utilizar las herramientas más novedosas del diseño gráfico y comunicacional para hacer del juego de imágenes una interfase óptima entre el lector y el libro, y así facilitar la comprensión de sus contenidos. Todos estos propósitos son esencialmente pedagógicos y se cumplen sobradamente a través de una redacción precisa, fluida, amena, y en efecto, abundantemente informativa, diagramada con títulos y subtítulos en cinturones de color y con una tipografía variada y de buen tamaño. Sus fuentes

de información son amplias – como corresponde a una disciplina tan vasta y desarrollada como la entomología –, y se encuentran oportunamente citadas en el texto y referidas *in extenso*, por autor en orden alfabético al final de cada capítulo. Éstos abren individualmente con una página saturada de colores, a manera de carátula, que incluye un resumen claro, en letra grande, de su contenido, una ilustración relevante al mismo, y un índice capitular.

De todos los libros en castellano que conozco sobre entomología venezolana y americana en general, muchos enumerados en una ocasión previa (Viloria, 2012a, b), no me quedan dudas de que el presente es el texto universitario en castellano mejor ilustrado, tanto por su profusión de figuras, como por la calidad de las mismas. Los dibujos a línea y otras ilustraciones a color (casi todas pinturas originales de notable detalle y ejecutadas profesionalmente), las fotografías, los diagramas y esquemas, han sido cuidados con minuciosidad y suman una proporción muy grande del esfuerzo invertido en este trabajo. Se hace notable también que se utilizaran herramientas informáticas, softwares para el diseño y retocado, en la introducción de códigos de colores planos para resaltar determinadas estructuras morfológicas o anatómicas en los dibujos a línea, y en la aplicación de leyendas internas de casi todas las figuras. Es necesario mencionar que los dibujos fueron ejecutados principalmente por Ángel Fabricio Rincón, destacado ilustrador científico venezolano, pero también por el primer autor, Edmundo Rubio Espina y por su hijo, Edmundo Rubio Rincón. Son en su conjunto una muestra elegante y encomiable de arte biológico.

En menor proporción también aparecen ilustraciones fotográficas selectas, cuyos créditos se dan individualmente en cada una de sus leyendas. Eventualmente se insertan en recuadros ilustrados rasgos biográficos y retratos de entomólogos eminentes que han contribuido significativamente al estudio de los insectos de la región neotropical. De igual forma, otros compartimientos titulados “¿Sabía Usted?” contienen notas breves que proporcionan un llamado de atención y un descanso a la lectura principal destacando alguna curiosidad de la historia, la biología o la entomología.

Los contenidos de esta obra fueron bien sintetizados y adecuados a los juicios taxonómicos más recientes. El arduo y minucioso trabajo de ilustración se inició hace más de treinta años. Los textos se escribieron, o por lo menos se actualizaron profundamente, durante los dos o tres años previos a su publicación. La selección bibliográfica ha sido confeccionada con cuidado y buen criterio, y podría considerarse fundamentalmente completa para un libro de carácter general; el glosario complementa adecuadamente el tratamiento de la materia objeto de este estudio, y el índice

es poco menos que impecable. Se trata de una edición curada con esmero.

Sus autores estaban urgidos de continuar con el desarrollo de los siguientes volúmenes, para lo cual convocaron la participación de otros profesionales de la entomología venezolana, particularmente los más allegados al Museo de Artrópodos de la Universidad del Zulia (hoy denominado “Dr. Edmundo Rubio Espina”). En una reunión celebrada en Maracaibo a finales de 2013, para discutir el proyecto de continuidad, cuando ya se había publicado el presente volumen, comprendí que se aspiraba a tratar más detalladamente las características y atributos biológicos de cada uno de los órdenes y familias de insectos representados en la región neotropical. Lamentablemente faltó el tiempo y el interés de los concursantes (entre quienes me incluyo). Una serie de tal alcance pudo haber sido un tratado general al estilo de *Insetos do Brasil* de Costa Lima, aunque razonablemente más modesta en su propósito faunístico.

Este libro fue una edición independiente, totalmente gestada por sus autores, desde la primera letra hasta la atractiva diagramación de sus textos a doble columna, sembrados de imágenes ilustrativas. Cuenta con un diseño gráfico precioso y notablemente colorido (mérito de E. Rubio Rincón). Entiendo que este libro, de tamaño carta y de casi una pulgada de espesor, se imprime por demanda (print-on-demand) y puede ser adquirido a través de la plataforma de comercio electrónico Amazon.com. Desafortunadamente su precio es, a mi manera de ver, elevado e inasequible para la mayoría de los venezolanos. Se sabía que iba a ser así por las condiciones que impone la poca justa modalidad de producción y distribución “amazónica”. Para remate, la hipertrofiada compañía se exime en este momento de realizar envíos a Venezuela, país sobre el que pesan sanciones comerciales y en donde ya casi no quedan librerías. Por consiguiente, desde el momento en que nació, este libro fue una rareza, y creo que lo seguirá siendo. De allí que esta reseña sirva por lo menos para dejar constancia histórica de que existe tan singular producción bibliográfica, donde se habla más de nuestros grillos, mariposas, cucarachas y piojos, y no tanto de los de Norteamérica o Europa. Los autores hicieron ingentes esfuerzos para ceder el manejo editorial y la distribución del producto a alguna institución académica venezolana. Intentaban salvar el inconveniente de sufrir un enojoso insulto por el precio francamente grosero, sin proporción con el costo. Sin embargo, ese ofrecimiento generoso no tuvo quien lo acogiera, ni en Maracaibo ni en Caracas. Se siente impotencia escribiendo estas líneas para lectores que por esta razón probablemente nunca tendrán la oportunidad de examinar el libro aquí reseñado.

Así como los autores dedicaron su esfuerzo a la memoria del Dr. José Ramón Labrador (1925-2009), fundador de las dos cátedras de entomología (básica y aplicada) y del Departamento Fitosanitario de la Facultad de Agronomía de la Universidad del Zulia, quiero consagrar aquí mis comentarios elogiosos a este verdadero *primer* de la entomología neotropical, en homenaje póstumo a su primer autor, el Dr. Edmundo Rubio Espina (1943-2018), brillante taxónomo de avispas, el primer entomólogo profesional que conocí, quien con su actitud receptiva, su escepticismo humilde, y su gusto por los insectos, supo ofrecer orientaciones prácticas precisas y apoyo académico temprano a quien esto escribe. Así mismo, a la coautora, Dra. Magally Quirós de González (1951-2015), acaróloga competente y de refinado estilo, mi profesora de Entomología Básica en

el curso que compartí durante un semestre con una cohorte completa de ingenieros agrónomos, como estudiante intruso proveniente de otra carrera.

REFERENCIAS

- Viloria, Á. L. 2012a. Algunos textos fundamentales para la entomología venezolana. *En*: Ramírez Pérez, Jaime: *Diccionario Entomológico Venezolano*. Caracas: Ediciones IVIC, pp. 17–18.
- Viloria, Á. L. 2012b. Algunos textos básicos de faunística entomológica venezolana. *En*: Ramírez Pérez, Jaime: *Diccionario Entomológico Venezolano*. Caracas: Ediciones IVIC, pp. 18–20.

Ángel L. Viloria*

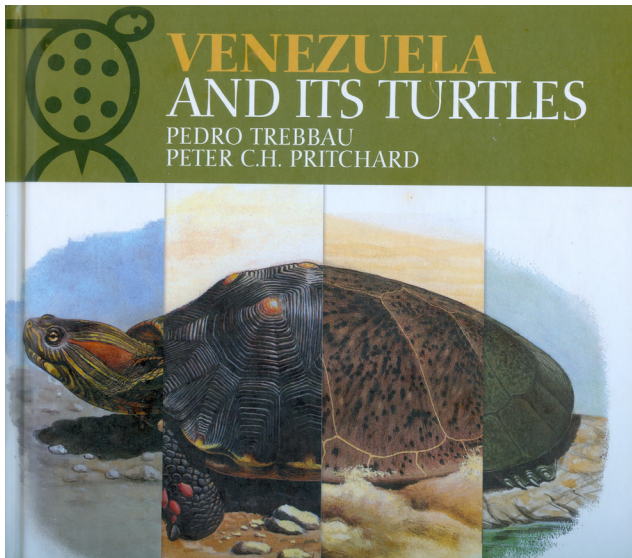
* Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), km 11 carretera Panamericana, Altos de Pipe, estado Miranda, Venezuela.

Venezuela and its turtles

Trebbaú, Pedro & Peter C. H. Pritchard

2018. [Second Reissue]. Madrid: Ediciones La Fauna KPT, 227 pp. + [v].

ISBN: 978-84-09-03544-1. (hardback, 23 × 24.5 cm).

EUR 30.00. Distributed by <http://lafaua.org/> and <https://www.amazon.es/>

Contents: In memoriam Saúl Gutiérrez Eljuri (1960-2012); Acknowledgements; Presentation (by Carlos Rivero Blanco); Foreword (by Vivian P. Páez); Introduction; List of Venezuelan native turtles; Turtle shell nomenclature; Key species of Venezuelan turtles; Species catalogue: Family Podocnemidae, Family Chelidae, Family Emydidae, Family Testudinidae, Family Geoemydidae, Family Kinosternidae, Family Dermochelyidae, Family Cheloniidae; Species possibly present in Venezuela; Species mistakenly attributed to Venezuela; Bibliography – References; Turtles of the past: a look at the Venezuelan fossil records (by Jorge D. Carrillo-Briceño & Marcelo R. Sánchez-Villagra); Bibliography – References; Glossary; List of abbreviations and acronyms; About the authors.

I should say that this, so-called second reissue of *The turtles of Venezuela* (Pritchard & Trebbau 1984), is actually a true third edition of one of the most outstanding monographs of the chelonians of any region of the American continent. It is essential for institutional, private amateur and professional libraries devoted to the vertebrate fauna of Venezuela and South America. It does not only contain the most relevant, complete and updated information on the chelonian reptile taxa so far recorded in the Venezuelan territory (including its adjacent sea portion of the Caribbean and all rivers, lakes and ponds), but also makes a commendable contribution to the art of book printing in relation to the second edition previously published in Spanish in Caracas (Trebbaú & Pritchard 2016). This third edition contains more illustrations, changes the layout and the landscape graphic format of the second one, which nevertheless was very beautiful, but physically awkward to handle. Clearly, this time Ediciones La Fauna KPT aimed to offer its editorial product to the international community market, returning to the original text in English, currently the most read language in science*.

It cannot go unnoticed that from the second edition on, this work appears with the authors in reverse order. The explanation lies in the fact that the German-Venezuelan zoologist, Pedro Trebbau (1929-2021) had already foreseen in 1984 the production of a version of this book with more illustrations and adapted to popular readers.

* *Venezuela and its turtles* has also been published simultaneously by La Fauna KPT in Spanish, with the same size and format (*Venezuela y sus tortugas*. 2018. [2a ed.]. Madrid: Ediciones la Fauna KPT, 227 pp. + [v], ISBN: 978-84-69-79467-8).

It was Trebbau's well known inclination to make zoology available to ordinary people. Accordingly, he took the initiative to deeply update the scientific content of the book, incorporating an appreciable amount of novel information, recent or previously omitted, that has been revealed through field experiences and scientific studies published during the last forty years. For this task, he requested the collaboration of four Venezuelan herpetologists, Tito R. Barros, Omar E. Hernández, Hedely J. Guada and Gilson A. Rivas, who with their recognized experience in nature surveying and their good knowledge of turtles, were kind enough to help worthily to one of the masters of field vertebrate zoology of Venezuela. Trebbau also thought of adding an original appendix that consists of a review on turtles in the fossil record of Venezuela, written by paleontologists Jorge D. Carrillo Briceño and Marcelo R. Sánchez Villagra. All chapters, in addition to being illustrated with the beautiful paintings made by Giorgio Voltolina for the plates of the first edition, include a number of good photographic images provided by more than 30 contributors. Standing out for their imaginative style, there are two precious pictorial reconstructions of fossil taxa in their palaeoenvironments, illustrating the paleontological appendix. These were produced by the biological artist Jorge A. González (pp. 215, 216)

The main involvement of Peter Pritchard (1943-2020) in this editorial project dates back to the 1970s. His career as a world expert on turtles and his friendly initiative provided much more enthusiasm for Trebbau to advance and complete this work. I personally remember the anecdote in which both authors discovered the peculiar western Venezuelan endemic species, *Mesoclemmys zuliae*, while carrying out a routine to take morphometric measurements of captive chelonians in the main pond of the Zoológico Parque Sur de Maracaibo (the zoo of the second largest city in Venezuela). Before his astonished eyes a specimen of this unknown toad-headed turtle appeared. They immediately initiated a guided search, which led them to the discovery of its natural habitat in the swamps and streams of the neighborhood of El Guayabo, in the south of Lake Maracaibo region. Listening to their story produced the greatest possible enthusiasm in younger zoology amateurs because of the evident possibilities for discovery still offered by some underexplored tropical regions.

This book begins with a heartfelt dedication to the memory of Saúl Gutiérrez (1960-2012), a respected colleague dedicated to the science of zoological parks, and a disciple of the first author. A presentation written by Carlos Rivero Blanco brings historical memories with an inevitable tone of admiration to the authors, of whom he

was a close collaborator for several years. Vivian P. Páez (University of Antioquia, Colombia) makes a precise summary of the qualities of the work in a foreword that covers virtually all what is needed to say. It is in fact a concise book review.

Expanding on Páez's opinion in relation to the content of the book, I consider that it introduces the reader very well to the general knowledge of turtles as living beings and to their biology. Later on, it focuses on the physical characteristics of their morphology and anatomy, emphasizing graphically the anatomical nomenclature to describe the carapace plates, which forms the basis of the descriptive terminology used throughout the work. A complete count of the 22 living species of turtles (terrestrial, freshwater and marine) known in the territory of Venezuela is presented, they are included in fifteen genera and eight families. Each taxon is described and illustrated individually, with input of data on its geographical distribution - including a map for each taxon in what corresponds to Venezuela -, its habitat, its diet and its reproductive biology. It is also widely discussed what is known about the exploitation of each species by human populations, for consumption as a source of protein or as a supplier of raw materials for ornaments such as hawkbill, nowadays fallen into disuse due to the supervening threats because of the slaughter for these purposes. This section leads directly to long considerations on the conservation status of each taxon, a subject that the authors handle with great erudition, since they were pioneers on this field.

Towards the end of the book there are a couple of brief but important sections: the first mentions the species of turtles not yet detected, but whose presence is predictable in some part of the territory of Venezuela, as could be inferred from their general distribution; and in the second, explanations are presented on the erroneously cited species for the country.

As expected from a revised and updated edition, the list of bibliographic references at the end is complete and exhaustive. It takes time to build up such a collection of sources. The reader is advised to pay attention to the many little-known papers and monographs in this section.

Finally, a small but very pleasant additional detail refers to an unexpected cultural element. It is the representation of native turtles in philately and notaphily in Venezuela. The book contains reproductions of images of Venezuelan postal stamps and banknotes, whose main motifs are the national emblematic turtles. These are past efforts that have been made to spread popular knowledge of the autochthonous cheloniofauna of Venezuela and to promote its conservation worldwide.

REFERENCES

- Pritchard, P. C. H. & P. Trebbau. 1984. *The Turtles of Venezuela*. Oxford / Ohio: Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Contributions in Herpetology No. 2, viii + 403 pp., 47 pls., 16 maps.
- Trebbau, P. & P. C. H. Pritchard. 2016. *Venezuela y sus tortugas*. [1st ed., thus]. Caracas: Oscar Todtmann Editores, 184 pp.

Ángel L. Vilorio**

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

Ernesto O. Boede W. (1952-2019): Pionero en la medicina veterinaria de fauna silvestre en Venezuela

Ernesto O. Boede W. (1952-2019):
pioneer of wildlife veterinary medicine in Venezuela

Almira Hoogesteijn¹, Rafael Hoogesteijn² & Nancy Sánchez de Boede³

¹*Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del IPN, Unidad Mérida, México.*

²*Panthera Brasil, Campo Grande, Mato Grosso de Sul, Brasil.*

³*Centro Veterinario Los Colorados, Valencia, Venezuela.*

Correspondencia: almirahoo@cinvestav.mx

(Recibido: 29-06-2021 / Aceptado: 13-07-2021 / En línea: 15-10-2021)

El 30 de Junio de 1952 nace en la ciudad de Caracas el hijo menor de Erika y Ernesto Boede, Ernest (Ernesto) Otto Boede Wantzeliuss, precedido por sus hermanos Herman y Eckart. Ernesto realizó su educación escolar entre Venezuela y Alemania, graduándose de bachiller el año 1973. Su adolescencia transcurre en la bella ciudad de Caracas, en donde el Parque Nacional El Ávila juega un papel importante en su necesidad de estar siempre cerca de la naturaleza. La visita a este parque se convierte en una de sus actividades favoritas, realizó excursiones regulares los fines de semana con los compañeros de la Unión Judoka de la que formaba parte. Esta necesidad de caminar en la naturaleza fue una actividad que mantuvo durante toda su vida independientemente de la ciudad en la que viviera. Durante sus estudios en Maracay visitaba regularmente el Parque Nacional Henri Pittier o pasaba las tardes estudiando en el famoso “Paso de Portachuelo” viendo las aves entrar y salir al y del continente a través de uno de los puntos más bajos de la Cordillera de la Costa; ya viviendo en Valencia era visitante regular del cerro de Casupo, en sus mejores momentos lo subía prácticamente todos los días, también visitaba frecuentemente el cerro de la hacienda Guataparó y la hacienda Saint Jean en Borburata.

Al terminar el bachillerato por recomendación de sus padres regresa a Alemania, específicamente a las ciudades de Hamburgo y Fráncfort, entre 1973 y 1975, donde cursó



Figura 1. Ernesto O. Boede Wantzeliuss, 1952-2019.

estudios de Contabilidad, Introducción al Derecho Económico y Administración de Empresas en el Centro Profesional del Sindicato Alemán de Empleados (DAG Schule por sus siglas en Alemán) realizando pasantías en las empresas Kurt Zoellmer, Phillips Alemania y la Deutsch Sud-amerikanische Bank Ag. Completa su formación administrativa con el estudio del idioma inglés en la Bell School of Language en Bath, Inglaterra.

A su regreso de Europa, con mucha convicción se vuelca a su verdadera vocación: la fauna silvestre, expresada en el estudio de las ciencias veterinarias, en la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad Central de Venezuela en la ciudad de Maracay, estado Aragua. Como muchas veces lo manifestó “más vale tarde que nunca”, esta afirmación se mantiene a lo largo de toda su vida profesional. Para el momento en el que realiza sus estudios veterinarios no existía la especialidad de “veterinarios de fauna silvestre”, ni siquiera existía en el pensum de estudio alguna materia que tratara el tema de fauna, salvo un curso en zoología. Su interés por los animales silvestres a veces le valió la burla de profesores y compañeros que expresaban: “a Ernesto le gustan los animales de circo”. Esta desviación de la norma lo convierte en un pionero de la disciplina veterinaria que se encarga del bienestar de la fauna, ya sea en la atención de mascotas exóticas, zoológicos, zocriaderos, y efectivamente, animales de circo. Dadas las limitaciones del pensum de estudio, decide especializarse en producción animal de carne, gana el concurso para ser preparador en la cátedra de genética dirigida para ese momento por el Dr. Dieter Plas-

se. Desde esa plataforma realiza muchos viajes que le dan una experiencia de campo muy completa visitando fincas con el grupo de preparadores. Esta experiencia lo acerca a la realidad y potenciales que existen en el manejo, administración y conservación de la fauna silvestre en Venezuela. Obtiene el título de médico veterinario en 1981.

Un veterinario que se especializa en producción animal por lo general está mucho tiempo moviéndose en el ámbito rural de explotación en explotación. En estas circunstancias, Ernesto aprovechó cada práctica, cada viaje, para observar animales silvestres, conversar con moradores rurales sobre la fauna del lugar, tomar fotos, explorar el ámbito natural de aquellos seres que capturaron su imaginación desde que aprendió a leer. Ernesto era en un explorador de corazón, fascinado por el género de viaje, acompañó a los exploradores europeos que llegaron a la Venezuela del siglo XVIII, a través de sus escritos y pinturas, aquellos que descubrían la libertad del nuevo mundo como Humboldt, Moritz, Appun, Bellerman, Goering, Sievers, Gisors y otros. Estos personajes probablemente le sirvieron de inspiración y ejemplo; así, siempre estuvo interesado en conocer los márgenes de la geografía venezolana y sus habitantes.

Durante sus estudios veterinarios conoce a Nancy Sánchez quien se convierte en su esposa y compañera de vida y aventuras, se casan en 1982 una vez culminados los estudios de carrera. Tienen dos hijos: Federico quien lo secunda en la actividad veterinaria y Oliver que lo sigue en la actividad administrativa.



Figura 2. Ernesto realizando una vasectomía a un jaguar en el Zoológico de Las Delicias, Maracay, estado Aragua, en 1985. A su lado su hijo Federico.

Una de las grandes pasiones de Ernesto fue la fotografía, su colección incluía fotos de paisajes naturales, de fauna en estado silvestre y de la relación hombre ambiente, producto de sus múltiples viajes. Fue un estudioso de ésta y dominó el género, produciendo una muy importante colección de material fotográfico que generosamente compartió con frecuencia con amigos y colegas; muchas de esas fotografías han sido publicadas en revistas de interés científico, y en libros.

Uno de los sitios favoritos para sacar fotografías en Venezuela, fue en el hato “Flores Moradas” administrado por el Señor Werner Putzier en sociedad con dos primos hermanos de la familia Blohm, ubicado cerca de Corozopando, en el estado Guárico. El Sr. Putzier cuidaba celosamente el hato de la entrada de cazadores furtivos y solo permitía la cacería fotográfica o la cacería de venados viejos con una caramera de interés cinegético. Putzier distribuyó estratégicamente molinos de agua para evitar que fauna y ganado tuvieran que ir al río Guárico a tomar agua y fueran presa de cazadores furtivos y cuatrerros. Uno de los molinos vertía su exceso de agua en una laguna cercada rodeada de bosque que servía como abrevadero para la fauna. Junto con Rafael Hoogesteijn construyó un miradero camuflado “el mirador del molino del Guárico” ambos se sentaban en las tardes a ver el grandioso desfile de fauna (aves y mamíferos) que bajaban a beber, aprovechando el momento para sacar lo que Ernesto apodo como “las mejores fotos” de su colección.

Una vez graduado Ernesto comienza a trabajar en una empresa productora de carne de cerdo; esa etapa la des-

cribe como la más oscura de su vida. Desde las cochineras escucha con melancolía el canto de los monos araguatos a los que localiza con añoranza. Quizás esa oscuridad sirvió como catalizador para que tomara la arriesgada y difícil decisión de realizar un cambio profesional radical y hacer aquello que realmente deseaba, trabajar como un veterinario poniendo sus conocimientos al servicio de la fauna, una disciplina profesional prácticamente inexistente en Venezuela para ese momento.

Ernesto empieza su carrera de médico veterinario de animales silvestres como veterinario en jefe del Zoológico de Las Delicias en Maracay, estado Aragua, en el año 1982. Durante su posición como veterinario del zoológico tuvo que resolver problemas de salud de una colección variada, ya que para ese momento, el zoológico tenía elefantes, jirafas, cebras, chimpancés, mandriles, leones, avestruces, antílopes, guanacos, hipopótamos además de los animales propios de la fauna venezolana como jaguares, pumas, diferentes especies de monos, dantas, cocodrilos y afines y una colección de aves sumamente variada y completa. Le tocó resolver un episodio de tétano en la elefanta Lucky (*Elephas maximus indicus*), el escape de osos negros (mezclas entre oso frontino *Tremarctos ornatus* y oso negro asiático *Selenarctos thibetanus*), los cuales tuvo que perseguir durante la noche para tranquilizar con una pistola de dardos con anestesia y devolver a su jaula, sin que estos causaran mayores daños a propiedades o personas. La existencia de estos híbridos fue objeto de una publicación (Mondolfi & Boede 1981). Uno de los aspectos a los que



Figura 3. Rescate de una tonina (*Inia geoffrensis*) en un préstamo del Cajón de Arauca, en 1992. El ejemplar fue llevado a aguas más profundas en operación conjunta entre PROFAUNA y el Ministerio del Ambiente. A Ernesto Boede lo acompañan Tito Barros, editor de *Anartia* (el primero de izquierda a derecha), y dos colaboradores locales.

más se dedicó fue a la mejora de las condiciones de vida de los animales a su cargo, haciendo grandes esfuerzos para introducir actividades a la rutina de los animales, enriquecer las dietas, mejorar las condiciones sanitarias y limpieza, y el hábitat de estos. Para lograr sus aspiraciones creo un excelente ambiente de trabajo, en donde cuidadores y empleados se entusiasmaron con su energía, realizando las labores con camaradería y mucho orgullo. Nunca perdió de vista que el concepto de animales en cautiverio había cambiado profundamente desde el tiempo en el que se inauguró el Zoológico de Las Delicias (1915) al momento en el que asume la responsabilidad de la colección.

Los desarrollos veterinarios en el zoológico lo motivaron a hacer presentaciones en congresos de la Asociación Americana de Veterinarios de Zoológico (AAZV por sus siglas en inglés), viajes que sirvieron para enriquecer sus conocimientos, ampliar contactos y dar a conocer la actividad veterinaria de Venezuela.

Durante este período también desarrolló muchas actividades de extensión y conservación *in situ*, ya que se dedicó junto con otros colegas a estudiar el problema de la depredación de animales domésticos por jaguares; esta actividad continuó a lo largo de su vida. En este período se afianza también su conocimiento sobre manejo y salud de cocodrilos y afines, ya que Las Delicias tenía una colección muy completa de reptiles.

En 1987 se retira del Zoológico de Las Delicias y se muda a Valencia donde junto a Nancy su esposa y otros asociados desarrolla el Centro Veterinario Los Colorados C. A., clínica que ofrece servicios de atención no solo a animales domésticos, sino a animales silvestres y mascotas no convencionales. Durante este período, prácticamente es el único veterinario que ofrece atención a animales silvestres mantenidos como mascotas, como loros, guacamayas, morrocayos, monos e iguanas y varias especies de pequeños felinos manchados. Sus servicios también son requeridos por los circos itinerantes que visitaban la ciudad, confirmándose así que, efectivamente a Ernesto también “le gustaban” los animales de circo.

Una vez en Valencia, a petición de su amiga, la bióloga Esmeralda Mujica-Jorquera se convierte en el médico de cabecera de las toninas (*Inia geoffrensis humboldtiana*) del Acuario de Valencia J. V. Seijas. Esta responsabilidad a través de los años le permite compilar datos relacionados con la nutrición, reproducción, patología y manejo en cautiverio de estos mamíferos. La experiencia compilada culmina con publicaciones clave en la materia (Boede *et al.* 1998, 2018 Bonar *et al.* 2007). La importancia de los trabajos de Ernesto estriba en que los programas de cría en cautiverio prácticamente han sido la única fuente de conocimiento sobre estas especies en materia reproductiva y clínica, da-



Figura 4. Ernesto revisando un nido de Caimán del Orinoco, Hacienda Puerto Miranda, Apure.

tos muy importantes para diseñar planes de conservación. Adicionalmente, los manuales desarrollados con la información detallada sobre los procedimientos de cuidado y manejo han sido vitales para mantener la reproducción de estas especies *ex situ*. En ese sentido el Acuario de Valencia “J. V. Seijas” tuvo un record ejemplar, mantuvo toninas por 41 años (desde 1975), para 1994 tenía un grupo reproductivo establecido con un macho y dos hembras, entre 1994 y 2016 nacieron 8 toninas y se compiló toda la información relacionada con manejo prenatal, nacimientos, lactación, crecimiento y sobrevivencia de las crías.

A pesar de las muchas responsabilidades en el Centro Veterinario, Ernesto es contratado por PROFAUNA-Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales (MARN) donde asume la responsabilidad del manejo sanitario de los zocriaderos comerciales de baba (*Caiman crocodilus*), Morrocoy (*Chelonoidis* spp.) y tortuga del Orinoco (*Podocnemis expansa*) y posteriormente con la cría en cautiverio para la reintroducción al estado silvestre del Caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en los Hatos Masaguaral, Puerto Miranda, El Frío y La Florida, entre otros, donde colaboró con el manejo sanitario, reproductivo, nutricional, de adultos, neonatos y juveniles hasta su liberación, la cual se llevó a cabo en los estados Apure y Guárico. Adicionalmente, es contratado para realizar el rescate, manejo médico-sanitario, traslado y rehabilitación de manatíes (*Trichechus manatus*) y toninas producto de varamiento o decomiso. Esta participación activa con la Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales (FUDECI)-PROFAU-



Figura 5. Primeras translocaciones de jaguares “problema” en Venezuela. Ernesto Boede y Rafael Hoogesteijn con un ejemplar hembra de jaguar capturado cerca de Boca de Aroa, Yaracuy, y llevada al Hato El Frío, Apure, 1988.

NA en sus Programas de Conservación/Reproducción en cautiverio en varios zoológicos permitieron la reintroducción de estas especies a su hábitat original.

Por su experiencia fue invitado a formar parte de acreditadas instituciones de conservación/investigación de fauna a nivel mundial, tales como el Crocodile Specialist Group de la Comisión de Supervivencia de Especies (Species Survival Commission – SSC), de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés), del Grupo de Especialistas en Cocodrilos de Venezuela (GEVC), de la Asociación Venezolana para el Estudio de los Mamíferos (ASOVEM) y de la Asociación Venezolana de Parques Zoológicos y Acuarios (AVZA). Finalmente, llega la afirmación profesional del gremio veterinario, las escuelas de medicina veterinaria reconocen a la fauna como un componente importante del desempeño veterinario, Ernesto es contratado como instructor en el Diplomado de Fauna Silvestre de la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad Centrooccidental “Lisandro Alvarado” (UCLA), en Barquisimeto.

Como parte del equipo de FUDECI y del GEVC, fue instructor en múltiples talleres dictados a estudiantes de las ciencias biológicas, zootecnistas, biólogos y médicos veterinarios sobre nutrición, reproducción, manejo de neonatos y aspectos sanitarios de la cría en cautiverio del Cai-

mán de Orinoco, la tortuga Arrau y el Morrocoy; también atendió muchas consultas profesionales sobre manejo de cocodrilos en zoológicos a nivel internacional.

Otra especie favorita de Ernesto fue el jaguar (*Panthera onca*), su estudio formal de esta especie comienza durante la década de los años 1980; junto con Rafael Hoogesteijn realizó muchos viajes a explotaciones con problemas de depredación por grandes felinos; se empieza a conceptualizar el problema y a llevar registros de cómo la depredación afecta la producción ganadera en el país, de esta colaboración se producen muchas publicaciones (ver Bibliografía anexa). A sugerencia del Dr. Pedro Trebbau se capturan jaguares con un historial de depredación de animales domésticos, con la idea de desarrollar un zoológico de jaguares venezolanos de origen conocido, para reproducirlos en cautiverio, como un programa de apoyo a la conservación de la especie, la creación de un santuario que diera una solución diferente al control letal para estos felinos. En 1992 se organiza un taller para definir las políticas de conservación del jaguar en Venezuela, un evento organizado por FUDECI y PROFAUNA en Caracas, con participantes de los investigadores dedicados a la conservación del felino a nivel continental. Ernesto presenta una ponencia en dicho taller como parte del selecto grupo de investigadores (Hoogesteijn & Boede 1992).

Ernesto conjugó su amor por la fotografía y por la naturaleza a través de su participación en varias filmaciones de fauna, entre ellas, la más célebre, el programa de Expedición producido por Radio Caracas Televisión (RCTV): “El Jaguar, Dios y Demonio”. Ernesto logró que se realizaran tomas únicas de un jaguar semi-cautivo, que no era manso, pero manejable, llamado Agustín. Para filmarlo en condiciones silvestres ingeniosamente transportaba a Agustín en una jaula pequeña al sitio de filmación, en el que previamente se había cerrado un contorno muy grande con una gran malla-ciclón o alfajol. Agustín era soltado en el área cercada, y se hacían las filmaciones necesarias. Llegado el momento de regresar, se le ofrecía su golosina favorita, un plato de carne molida con huevo crudo, atrayéndolo de nuevo a la jaulita, para ser transportado al próximo destino de filmación. Esta técnica permitió que Agustín fuera liberado en una pequeña isla del Río Caroní, sin cerca, allí, se realizaron filmaciones y fotos extraordinarias, en un ambiente de la selva guayanesa. Ernesto muy hábilmente logró junto al equipo de filmación de Expedición dirigido por Máximo Dotta inicialmente y después por Ana Cristina Henríquez (quien también fue guionista), la producción de una de las mejores tomas de jaguares, únicas y extraordinarias en ambientes naturales para ese momento.

Su experiencia es reconocida a nivel internacional, por lo cual es el representante designado en diferentes congresos, mesas de trabajo y conferencias, en 1999 forma parte del equipo que desarrolla el primer estudio continental del jaguar, es autor de uno de los capítulos que se plasma en el libro *El Jaguar en el Nuevo Milenio* (Hoogesteijn *et al.* 2002). Continúa labores de investigación con Włodzimierz Jędrzejewski, investigador del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC) y ex director del Instituto de Investigaciones de Mamíferos de la Academia Polaca de Ciencias en Białowieza, con quien a pesar de las difíciles y deterioradas condiciones socioeconómicas de la Venezuela del siglo XXI realizó estudios de felinos mediante cámara - trampas en todo el país. Los productos de dicho esfuerzo quedan reflejados en las publicaciones de corte científico, y en un plan de conectividad ecológica y corredores para facilitar la conservación del jaguar en Venezuela.

Fiel a su vocación de explorador, Ernesto nunca deja de emprender viajes a los sitios más remotos de la geografía nacional. Entre 2007 y el 2009 recopiló material histórico y recorrió el camino de Carabobo o “Los Españoles” ubicado en la serranía del Parque Nacional de San Esteban (estado Carabobo) que conectaba Valencia con Puerto Cabello durante la colonia; luego de cinco años de exploración publicó el libro *Camino de Carabobo, referencias sobre su*



Figura 6. Rafael Hoogesteijn y Ernesto Boede sostienen el cráneo de un enorme jaguar del Caño Agua Verde, del Hato La Rubiera, estado Guárico. Este ejemplar, cuyo peso fue de 120 kg, fue cazado en 1945 por Paul Stempel, amigo de José Giacopini Zárraga y su cráneo representa un récord mundial en tamaño.

historia, flora, fauna, anécdotas e ilustraciones de los naturalistas Appun, Bellermann y Goering” (Boede Wantzelius & Baasch 2008). De sus numerosos viajes a los Andes desarrolla un artículo divulgativo sobre los bueyes de arado andinos (Boede & Sánchez de Boede 2013).

Ernesto no solo plasma su conocimiento y experiencia en publicaciones científicas, también despliega actividades de divulgación de la zoología venezolana al público en general. Publica numerosos artículos en la revista *Natura* de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle y más tarde en las revistas *Río Verde* y *Explora*, la información presentada en las mismas se apoya en parte en el excelente material fotográfico que había compilado a lo largo del tiempo.

Para quienes tuvimos el privilegio de convivir con Ernesto, gozamos de su humildad y entusiasmo contagioso, su afabilidad y tranquilidad, su calma en los momentos difíciles, y su enorme capacidad para encontrar soluciones simples y prácticas a problemas logísticos que otros hubiesen considerado insuperables. Lo que más extrañaremos es su extraordinario sentido del humor y su amor por la vida. A pesar de las dificultades profesionales enfrentadas por el momento histórico que le tocó vivir, Ernesto fue capaz de llevar su vida como él la imaginó, con una decisión individual inmutable, ya que sabía que había mucho por hacer. Su trabajo perdura hoy en sus escritos y en las múltiples personas motivadas por su actividad, piedra angular en la



Figura 7. Familia Boede Sánchez en una visita a Morichal Largo, estado Monagas, en 2005. De izquierda a derecha: Oliver Boede Sánchez, Ernesto Boede Wantzelius, Nancy Sánchez de Boede y Federico Boede Sánchez.

conservación y la medicina veterinaria de fauna silvestre en Venezuela.

Cuando fue diagnosticado de cáncer, luchó con gran coraje y determinación y siguió trabajando fervientemente en las publicaciones que tenía pendientes, las cuales le daban gran satisfacción. Ernesto murió en la ciudad de Valencia el 8 de marzo de 2019, amigo inolvidable, padre ejemplar, profesional extraordinario.

REFERENCIAS

- Boede Wantzelius, E. O. & J. E. H. Baasch. 2018. *Camino de Carabobo, referencias sobre su historia, flora, fauna, anécdotas e ilustraciones de los naturalistas Appun, Bellermann y Goering*. Caracas: Oscar Todtmann Editores, 110 pp.
- Boede, E. O. & N. Sánchez de Boede. 2013. Los bueyes del arado en Venezuela. *Natura* [digital]. Sociedad de Ciencias Naturales La Salle, Caracas.
- Boede, E. O., E. Mujica-Jorquera & N. Sánchez de Boede. 1998. Management of the Amazon River Dolphin *Inia geoffrensis* at Valencia Aquarium in Venezuela. *International Zoo Yearbook* 36: 214–222.
- Boede, E. O., E. Mujica-Jorquera, F. Boede & C. Valera. 2018. Reproductive management of the Orinoco River dolphin *Inia geoffrensis humboldtiana* in Venezuela. *International Zoo Yearbook* 52: 1–13.
- Bonar, C. J., E. O. Boede, M. García-Hartmann, J. Lowenstein-Whaley, E. Mujica-Jorquera, V. Parish, J. V. Parish, M. M. Garne & C. K. Stadler. 2007. A retrospective study of pathologic findings in the Amazon and Orinoco river dolphin (*Inia geoffrensis*) in captivity. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 38(2): 177–191.
- Hoogesteijn, R. & E. O. Boede. 1992. Notas sobre las enfermedades del Jaguar y drogas utilizadas en su captura con fines científicos. pp. 275–282. In: Carillo Batalla, F. (ed.): *Felinos de Venezuela: biología, ecología y conservación*. Caracas: Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales.
- Hoogesteijn, R., E. O. Boede & E. Mondolfi. 2002. Observaciones de la depredación de jaguares sobre bovinos en Venezuela y los programas de control gubernamentales. pp. 183–197. In: Medellín R. A., C. Equihua, C. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw Jr., A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson & A. Taber (Compiladores). *El Jaguar en el Nuevo Milenio*. México, D. F.: Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society.
- Mondolfi, E. & E. O. Boede. 1981. A hybrid of a Spectacled Bear (*Tremarctos ornatus*) and an Asiatic Black Bear (*Selenarctos thibetanus*) born at the Maracay Zoological Park, Venezuela (Mammalia; Ursidae). *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 115: 143–148.

SELECCIÓN DE ALGUNAS PUBLICACIONES
DE ERNESTO O. BOEDE W.

Artículos en revistas científicas

- Boede, E.O. 1998. Venezuela exports an Orinoco Crocodile breeding pair (*Crocodylus intermedius*) to the United States of America. *Crocodyle Specialist Group Newsletter* 17:12–13.
- Boede, E. O. 2012. Extinction of the Orinoco Crocodile, *Crocodylus intermedius*, in the Guarico river, Venezuela. pp. 162–166. In: *CSG-IUCN Crocodiles. Proceedings of the 21st Working Meeting*. Manila, Philippines.
- Boede, E. O. & O. Hernández. 2004. Enfermedades en tortugas Arrau o del Orinoco, *Podocnemis expansa*, mantenidas en zoológicos venezolanos. *Revista Científica (Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad del Zulia, Maracaibo)* 14: 395–403.
- Boede, E. O. & R. Hoogsteijn. 2017. La caza comercial del caimán del Orinoco, *Crocodylus intermedius*, en Venezuela, 1894-1897, 1929-1963, considerando metodologías y relatos de la época. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales* 87: 16–28.
- Boede, E. O., E. Mujica-Jorquera & N. Sánchez de Boede. 1998. Management of the Amazon River Dolphin *Inia geoffrensis* at Valencia Aquarium in Venezuela. *International Zoo Yearbook* 36: 214–222.
- Boede, E. O., E. Mujica-Jorquera, F. Boede & C. Valera. 2018. Reproductive management of the Orinoco River dolphin *Inia geoffrensis humboldtiana* in Venezuela. *International Zoo Yearbook* 52: 1–13.
- Boede, E. O., M. E. Párraga, N. Sánchez de Boede, N. Medina de López & H. Castaño. 1986. Un caso de caquexia en una baba (*Caiman crocodilus*) del Zoológico de las Delicias de Maracay, estado Aragua, Venezuela. *Crocodyles, IUCN Publi. (N.S.)*: 80–95.
- Boede, E. O. & E. Sogbe. 2000. Enfermedades en caimanes del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) y caimanes de la costa (*Crocodylus acutus*) mantenidos en zoológicos venezolanos. *Revista Científica (Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad del Zulia, Maracaibo)* 10: 328–338.
- Bonar, C. J., E. O. Boede, M. García-Hartmann, J. Lowenstein-Whaley, E. Mujica-Jorquera, V. Parish, J. V. Parish, M. M. Garne & C. K. Stadler. 2007. A retrospective study of pathologic findings in the Amazon and Orinoco River Dolphin (*Inia geoffrensis*) in captivity. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 38: 177–191.
- Hernández, O. & E. O. Boede. 2000. Efecto de la alimentación sobre el crecimiento y producción de huevos de *Geochelone (Chelonoidis) carbonaria* (Spix, 1824) bajo condiciones de cautiverio. *Acta Biológica Venezuelica* 20: 37–43.
- Hernández, O. & E. O. Boede. 2001. Efectos de la densidad y la proporción de sexos en la reproducción en cautiverio del morrocoy *Geochelone (Chelonoidis) carbonaria* (Spix 1824). *Acta Biológica Venezuelica* 21: 29–37.
- Hernández, O. & E. O. Boede. 2008. Relación entre el tamaño de hembra y la producción de huevos en el Morrocoy Sabanero *Geochelone (Chelonoidis) carbonaria* (Spix, 1824) en un zoológico comercial de Venezuela. *Interciencia* 33: 461–466.
- Hernández, O., E. O. Boede & J. G. Acosta. 2017. Evaluación de la reproducción del caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en el zoológico del Hato Masaguaral, 2000-2017. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales* 77: 29–38.
- Hernández, O., E. O. Boede & J. Amauci. 2014. Evaluación de la anidación del caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en el río Capanaparo, Parque Nacional Santos Luzardo, estado Apure, Venezuela. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales* 74: 53–59.
- Hernández, O., R. Espín, E. O. Boede & A. Rodríguez. 2010. Algunos factores que afectan el crecimiento en cautiverio de crías de caimanes y tortugas del Orinoco (*Crocodylus intermedius*, *Crocodylus acutus* y *Podocnemis expansa*) pp. 213–224. In: Machado-Allison, A. (ed.): *Simposio Investigación y Manejo de Fauna Silvestre en Venezuela en homenaje al Dr. Juhani Ojasti*. Caracas: Embajada de Finlandia, Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, FUDECI, Instituto de Zoología y Ecología Tropical (IZET), UNELLEZ, USB, Provita, Fundación La Salle de Ciencias Naturales, PD-VSA, Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser. Queiroz Publicidad C. A.
- Jędrzejewski, W., E. O. Boede, M. Abarca, A. Sánchez-Mercado, J. R. Ferrer-Paris, M. Lampo, G. Velásquez, R. Carreño, Á. L. Viloría, R. Hoogsteijn, H. S. Robinson, I. Stachowicz, H. Cerda, M. M. Weisz, T. R. Barros, G. A. Rivas, G. Borges, J. Molinari, D. Lew, H. Takiff & K. Schmidt. 2017. Predicting carnivore distribution and extirpation rate based on human impacts and productivity factors; assessment of the state of jaguar (*Panthera onca*) in Venezuela. *Biological Conservation* 206: 132–142.
- Jędrzejewski, W., R. Carreño, A. Sánchez-Mercado, K. Schmidt, M. Abarca, H. S. Robinson, E. O. Boede, R. Hoogsteijn, Á. L. Viloría, H. Cerda, G. Velásquez & S. Zambrano-Martínez. 2017. Human-jaguar conflicts and the relative importance of retaliatory killing and hunting for jaguar (*Panthera onca*) populations in Venezuela. *Biological Conservation* 209: 524–532.
- Jędrzejewski, W., M. F. Puerto, J. F. Goldberg, M. Hebblewhite, M. Abarca, G. Gamarra, L. E. Calderón, J. F. Romero, Á. L. Viloría, R. Carreño, H. S. Robinson, M. Lampo, E. O. Boede, A. Biganzoli, I. Stachowicz, G. Velásquez & K. Schmidt. 2017. Density and population structure of the jaguar (*Panthera onca*) in a protected area of Los Llanos, Venezuela, from 1 year of camera trap monitoring. *Mammal Research* 62: 9–19.
- Jędrzejewski, W., H. S. Robinson, M. Abarca, K. A. Zeller, G. Velásquez, E. A. D. Paemelaere, J. F. Goldberg, E. Payán, R. Hoogsteijn, E. O. Boede, K. Schmidt, M. Lampo, Á. L. Viloría, R. Carreño, N. Robinson, P. M. Lukács, J. J. Nowak, R. Salom-Pérez, F. Castañeda, V. Boron & H. Quigley. 2018. Estimating large carnivore populations at global scale based

- on spatial predictions of density and distribution – Application to the jaguar (*Panthera onca*). *PLoS ONE* 13(3): e0194719.
- Martínez, E. O., O. E. Hernández, E. O. Boede, C. Peñaloza & A. E. Rodríguez. 2007. Inventario de la tortuga Arrau, *Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812) en zoológicos de Venezuela. Valores referenciales del hemograma y la bioquímica sérica. *Revista Científica (Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad del Zulia, Maracaibo)* 17: 433–440.
- Mondolfi, E. & E. O. Boede. 1981. A hybrid of a Spectacled Bear (*Tremarctos ornatus*) and an Asiatic Black Bear (*Selenarctos thibetanus*) born at the Maracay Zoological Park, Venezuela (Mammalia; Ursidae). *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 115: 143–148.
- Capítulos de libros
- Boede, E. O. & E. Mujica-Jorquera. 1995. Experiencias en el manejo en cautiverio y observaciones en el ambiente natural del manatí (*Trichechus manatus*) en Venezuela. pp. 133–136. In: FUDECI (eds.) *Delfines y otros mamíferos acuáticos de Venezuela. Una política para su conservación*. Caracas: Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales.
- Bolaños-Jiménez J., E. O. Boede, A. Ferrer-Pérez, O. Herrera-Trujillo, O. Linares, M. Portocarrero-Aya, M. Ruiz-García & F. Trujillo. 2015. Tonina del Orinoco, *Inia geoffrensis*. In: J. P. Rodríguez, A. García-Rawlins & F. Rojas-Suárez (eds.). *Libro Rojo de la Fauna Venezolana*. 4ta ed. Caracas: Provita y Fundación Empresas Polar.
- Hernández, O., A. E. Seijas, E. O. Boede, R. Espín, A. Machado-Allison, L. Mesa & A. Soto. 2011. FUDECI y la conservación de la tortuga del Orinoco (*Podocnemis expansa*), la terecay (*Podocnemis unifilis*) y el caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*): resultados y propuestas de acción binacional. pp. 209–218. In: Lasso, C. A., A. Rial, C. Matallana, W. Ramírez, J. C. Señaris, A. Díaz-Pulido, G. Corzo & A. Machado-Allison (eds.). 2011. *Biodiversidad de la cuenca del Orinoco. II Áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible*. Bogotá, D. C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Ministerio del Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle de Ciencias Naturales e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia).
- Hoogesteijn, R. & E. O. Boede. 1992. Notas sobre las enfermedades del Jaguar y drogas utilizadas en su captura con fines científicos. pp. 275–282. In: Carillo Batalla, F. (ed.): *Felinos de Venezuela: biología, ecología y conservación*. Caracas: Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales.
- Hoogesteijn, R., E. O. Boede & E. Mondolfi. 2002. Observaciones de la depredación de jaguares sobre bovinos en Venezuela y los programas de control gubernamentales. pp. 183–197. In: Medellín, R. A., C. Equihua, C. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw Jr., A. Rabinowitz, K. H. Redfor, J. G. Robinson, E. W. Sanderson & A. Taber (eds.). *El Jaguar en el Nuevo Milenio*. México, D. F.: Fondo de Cultura Económica, Universidad Autónoma de México y Wildlife Conservation Society.
- Hoogesteijn, A. L., R. Hoogesteijn, E. O. Boede, A. J. González-Fernández & E. Isasi-Catalá. 2016. Situación de las poblaciones del jaguar en Venezuela. pp. 275–302. In: Medellín, R. A., J. A. De la Torre, H. Zarza, C. Chávez & G. Ceballos (eds.). *El jaguar en el siglo XXI. La perspectiva continental*. México, D. F.: Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología.
- Hoogesteijn, R., A. L. Hoogesteijn, F. Tortato, E. Payán, W. Jędrzejewski, S. Marchini, C. A. Valderrama-Vásquez & E. O. Boede. 2017. Consideraciones sobre la peligrosidad del jaguar para los humanos: ¿quién es letal para quién? pp. 445–466. In: Castaño-Urbe, C., C. A. Lasso, R. Hoogesteijn, A. Díaz-Pulido & E. Payán (eds.). *II. Conflictos entre felinos y humanos en América Latina. Serie Editorial Fauna Silvestre Neotropical*. Bogotá, D. C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).
- Artículos de divulgación científica
- Boede, E. O. 1980. La Vicuña y su conservación. *Natura* (Caracas) 68: 48–51.
- Boede, E. O. 1982. Parque Nacional Laguna de Tacarigua y su conservación. *Natura* (Caracas) 72: 6–8.
- Boede, E. O. 1996. Perspectivas en el aprovechamiento de la fauna silvestre en Venezuela. *Natura* (Caracas) 104: 58–62.
- Boede, E. O. 1998. El caimán del Orinoco *Crocodylus intermedius* como recurso natural. *Natura* (Caracas) 110: 20–24.
- Boede, E. O. 2005. Testimonios históricos y gráficos del deshielo de los glaciares de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. *Natura* (Caracas) 126: 8–14.
- Boede, E. O. 2005. Importancia de recopilar datos reproductivos en toninas del Orinoco (*Inia geoffrensis humboldtiana*) mantenidas en zoológicos y acuarios. *Natura* (Caracas) 127: 32–36.
- Boede, E. O. 2009. Para el recio Llano sería una pérdida invaluable la extinción del Caimán del Orinoco, *Crocodylus intermedius*. *Venezuela Bovina* 80: 3–11.
- Boede, E. O. 2009. El Llano venezolano y su tonina, el delfín rosado del río, *Inia geoffrensis* (de Blainville 1817). *Venezuela Bovina* 84: 12–22.
- Boede, E. O. 2012. El manatí en los últimos dos siglos en Venezuela. *Natura* [digital]. Sociedad de Ciencias Naturales La Salle, Caracas.
- Boede, E. O. & O. Hernández. 1996. Zoocriaderos de Morrocoyes, *Geochelone carbonaria* y *Geochelone denticulata*. *Natura* (Caracas) 106: 10–13.
- Boede, E. O. & N. Sánchez de Boede. 2013. Los bueyes del arado en Venezuela. *Natura* [digital]. Sociedad de Ciencias Naturales La Salle, Caracas.
- Boede, E. O., A. Hoogesteijn, W. Jędrzejewski, M. R. Abarca M. & R. Hoogesteijn. 2018. El Jaguar: el tercer felino más grande y con la mordida más poderosa del mundo. pp. 44–79. In: Hoogesteijn, R. & A. Blanco Dávila (eds.). *Felinos de*

- Venezuela*. Caracas: NatureProjects Explora y Panthera. Disponible en: <http://www.exploraprojects.com/>.
- Boede, E. O., A. Hoogesteijn, W. Jędrzejewski, M. R. Abarca M. & R. Hoogesteijn. 2018. El Puma: el más adaptable y ampliamente distribuido de los seis felinos venezolanos. pp. 80–101. *In*: Hoogesteijn, R. & A. Blanco Dávila (eds.). *Felinos de Venezuela*. Caracas: NatureProjects Explora y Panthera. Disponible en: <http://www.exploraprojects.com/>.
- Boede, E. O., A. Hoogesteijn, W. Jędrzejewski, M. R. Abarca M. & R. Hoogesteijn. 2018. El Cunaguaro, ampliamente distribuido, es el más grande de los pequeños felinos manchados. pp. 102–123. *In*: Hoogesteijn, R. & A. Blanco Dávila (eds.). *Felinos de Venezuela*. Caracas: NatureProjects Explora y Panthera. Disponible en: <http://www.exploraprojects.com/>.
- Boede, E. O., A. Hoogesteijn, W. Jędrzejewski, M. R. Abarca M. & R. Hoogesteijn. 2018. El Tigrito o Margay: el segundo en tamaño en el linaje de los ocelotes, de una sorprendente agilidad y excelente cazador. pp. 124–139. *In*: Hoogesteijn, R. & A. Blanco Dávila (eds.). *Felinos de Venezuela*. Caracas: NatureProjects Explora y Panthera. Disponible en: <http://www.exploraprojects.com/>.
- Boede, E. O., A. Hoogesteijn, W. Jędrzejewski, M. R. Abarca M. & R. Hoogesteijn. 2018. Gato de Monte: una de las especies de felinos más pequeñas del mundo, con una distribución muy puntual en Venezuela. pp. 140–151. *In*: Hoogesteijn, R. & A. Blanco Dávila (eds.). *Felinos de Venezuela*. Caracas: NatureProjects Explora y Panthera. Disponible en: <http://www.exploraprojects.com/>.
- Boede, E. O., A. Hoogesteijn, W. Jędrzejewski, M. R. Abarca M. & R. Hoogesteijn. 2018. La Onza: de hábitos diurnos y crepusculares con gran agilidad y velocidad. pp. 152–165. *In*: Hoogesteijn, R. & A. Blanco Dávila (eds.). *Felinos de Venezuela*. Caracas: NatureProjects Explora y Panthera. Disponible en: <http://www.exploraprojects.com/>.
- Boede, E. O. & E. Mujica-Jorquera. 1999. Esfuerzos de conservación para la Tonina *Inia geoffrensis*. *Natura* (Caracas) 114: 21–25.
- Boede, E. O. & E. Yerena. 1997. La cría del búfalo por las comunidades indígenas Yekuanas del Alto Ventuari, estado Amazonas. *Natura* (Caracas) 107: 10–11.
- Hoogesteijn, R. & E. O. Boede. 2003. Ganaderos y ganado conviviendo con jaguares. *Natura* (Caracas) 122: 10–16.
- Hoogesteijn, R. & E. O. Boede. 1980. El flamenco venezolano y los peligros de su supervivencia. *Natura* (Caracas) 69: 41–44.
- Hoogesteijn, R., E. O. Boede & A. Hoogesteijn. 2013. El Cunaguaro, pequeños felinos en Venezuela. *Revista Río Verde* (Caracas) 11: 53–61.
- Hoogesteijn, R., E. O. Boede & A. Hoogesteijn. 2014. Pequeños felinos de Venezuela: El Margay. *Revista Río Verde* (Caracas) 13: 63–71.
- Hoogesteijn, R., E. O. Boede & A. Hoogesteijn. 2014. Pequeños felinos de Venezuela: El Gato de Monte y la Onza. *Revista Río Verde* (Caracas) 15: 47–56.
- Hoogesteijn, R., E. O. Boede, A. Hoogesteijn, W. Jędrzejewski & M. R. Abarca. 2015. Secretos del Reino Animal: El Puma en Venezuela. *Revista Río Verde* (Caracas) 17: 91–98.
- Hoogesteijn, R., A. Hoogesteijn & E. O. Boede. 2011. El Jaguar, el felino más grande de Las Américas. *Revista Río Verde* (Caracas) 4: 127–140.
- Hoogesteijn, A., R. Hoogesteijn, E. O. Boede & A. Blanco D. 2018. Introducción. pp. 17–43. *In*: Hoogesteijn, R. & A. Blanco Dávila (eds.). *Felinos de Venezuela*. Caracas: NatureProjects Explora y Panthera. Disponible en: <http://www.exploraprojects.com/>.

Libros

- Boede Wantzeli, E. O. & J. E. H. Baasch. 2018. *Camino de Carabobo, referencias sobre su historia, flora, fauna, anécdotas e ilustraciones de los naturalistas Appun, Bellermann y Goering*. Caracas: Oscar Todtmann Editores, 110 pp.

Revisión de libros

- Boede, E. O. 2003. El Jaguar en el Nuevo Milenio. *Natura* (Caracas) 122: 42.

Algunas contribuciones fotográficas a libros

- Dungel, J., R. Dungelová, R. Hoogesteijn & L. Leuzinger. 2013. *Pantanal & Llanos, the World's largest Wetlands*. Brno, Czech Republic: Extra Publishing, S. R. O, 260 pp.
- Gondellés, R., G. Medina, J. L. Méndez-Arocha & C. Rivero-Blanco. 1981. *Nuestros animales de caza. Guía para su conservación*. Caracas: Ediciones de la Fundación de Educación Ambiental / MARNR Venezuela, 119 pp.
- Gremone, C., F. Cervigón, S. Gorzula, G. Medina & D. Novoa. 1985. *Fauna de Venezuela. Vertebrados*. Caracas: Editorial Biosfera, 320 pp.
- Hoogesteijn, R. & E. Mondolfi. 1992. *El Jaguar, tigre americano*. Caracas: Ediciones Armitano, 183 pp.
- Tello J. 1979. *Mamíferos de Venezuela*. Caracas: Fundación La Salle de Ciencias Naturales, 192 pp.
- Carillo Batalla, F. (ed.). 1992. *Felinos de Venezuela; biología, ecología y conservación*. Caracas: Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. 315 pp.

Reminiscences of Brian G. Gardiner (1932–2021)

Reminiscencias de Brian G. Gardiner (1932–2021)

Ángel L. Viloría

*Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC),
km 11 carretera Panamericana, Altos de Pipe, Edo. Miranda 1204, Venezuela.*

Correspondencia: Ángel L. Viloría: aviloría@ivic.gob.ve

Received: 02-09-2021 / Accepted: 07-09-2021 / Online: 15-10-2021

Professor Brian G. Gardiner (born October 30th, 1932), a British paleontologist and zoologist, passed away at the age of 88 on January 21st, 2021. We received this sad news with deep regret. Linked for more than sixty-five years to various academic institutions in London, Brian became an influential scientist, recognized and appreciated worldwide, both for his original contributions to the study of fossil fish and for his personal charisma. He will be remembered as a first class supervisor of students of various nationalities. In this last aspect he left a Gardinerian School scattered over the five continents. His scientific career was very early related to the paleontological collections of The Natural History Museum (NHMUK). There he cultivated best friends among colleagues and participated in controversial discussion circles made up mostly of paleontologists, ichthyologists, entomologists, and botanists. He was even reputed to have been a founding member of a little but noisy “gang of four” ichthyologists (Reid *et al.* 2021). Over the years, an extraordinary international network of academic relationships and friends was built around Brian Gardiner.

He carried out fruitful teaching duties as a staff member of Queen Elizabeth College (1958–1985) and King’s College (1985–1998), University of London. He also was particularly proactive as a Fellow of the Linnean Society of London (1968–2021), where he made outstanding contributions as the editor of several publications. Most people agree that Brian was highly regarded in his duties as President of the society between 1994 and 1997. Throughout his life he demonstrated an extraordinary gift for making science available to the non-specialist, with a penchant for the history of natural history. His written work includes,

in addition to the results of his mostly paleontological research, early papers on applied entomology, not a few popular science articles and numerous editorials in *The Linnean* (Berwick *et al.* 2021). He was also an eloquent and entertaining storyteller.

I was honored to have Brian Gardiner as co-supervisor, along with Richard (Dick) Vane-Wright from the Department of Entomology at the NHM during my doctoral studies under a combined agreement between the museum and King’s College London (1995–1998), funded by the British Council and the Venezuelan Council for Science and Technology (CONICIT). For a little over three years I was supported by Brian, although our interactions were neither frequent nor very intense. As of the date I write these lines, three obituaries have been published (Reid *et al.* 2021; Richter 2021; Reid 2021). These profiles contain many data and essential information about Brian, both personal and professional, much of which was previously unknown to me.

For the enjoyment I had of his paternal friendship and the contagious enthusiasm that encouraged me to become an independent professional, I wanted to celebrate his memory with some anecdotes that show much less his academic side than his great and commendable human nature.

MEETING BRIAN

Nervous, as a newly arrived student, and secretly tormented by a tense expectation of a first personal meeting with the President of the celebrated Linnean Society of London, I had come imagining on the way that I was

going to be received with excess of English formality by a thin academic nerd, phlegmatic and irritable. However, I was stunned to find myself in front of a cheerful, disheveled, modern Viking, whose face immediately revealed a broad smile, followed by the funniest laughs I could hear that week. That morning I met a dynamic character, full of enthusiasm and slightly explosive, whose voice volume was as high as that of any inhabitant of my Caribbean birthplace, Maracaibo.

My memories of this first visit to Brian's office, escorted by one of his dearest friends, Dick Vane-Wright, at the former Queen Elizabeth College on Campden Hill Road (a property that I understand was sold and vacated by the University of London in 2000) are somewhat fuzzy. The place wasn't very spacious, and it looked pretty messy. The typical abode of someone with a long backlog of work, with a mountain of papers on his desk, bathed in the autumn light that came in from what looked like a garden behind a large window. Among its remarkable exotic ornaments, I remember by its size, a kind of Victorian lamp or ashtray, whose base was made with the stuffed foot of an African elephant. I saw some yellowish fish bones in small boxes – too familiar to me – and some fossils in jars. On one wall I spotted a billboard with university news and photographs in which I could make out the image of my friend Gavin C. Young, an Australian paleontologist, whom I had been assisting in western Venezuela, recovering fossil fish from the Devonian of the Sierra de Perijá, for two or three weeks, in July 1992. "You know, he's a good lad. Like you, Gavin was my doctoral student about twenty years ago" said Brian with a distinctive accent, giving me with these words a strange tranquility and the first feeling that his presence there at King's College fulfilled the universal function of the Linnaean teacher, who could count his disciples scattered throughout the world.

The conversation between those four walls was short. After finding out if my arrival in the country had been pleasant, Brian excused himself from having to be my formal supervisor at the University of London: "I am a fish paleontologist, but I did have something to do with entomology in my youth. Maybe I will be of some help to you". He then blamed Dick for my fate, and assured me that by sticking with Dick, my *de facto* supervisor, there would be no reason to worry. My studies on butterfly taxonomy at the NHM would have guaranteed all possible success, I also could count on the support of the Linnean Society of London, and saying this, always with a smile, he handed

me a form that I had to fill out to request my membership. By signing at the bottom of the page, he exclaimed "with this recommendation they will not be able to deny you a fellowship" *.

Whenever I went to visit Brian at college, I found him willing to solve quickly any situation that threatened my student stability, and he talked about irksome matters, such as financing to undertake this or that goal, with paternal cordiality and without worrying about the future (although everything seemed impossible to me). It did not matter much that it was very early, Brian was infallible in saying that his office was a boring place and we had to get out of there "to continue the discussion". That was the perfect excuse that midday in October to make me walk with him to Kensington Church Street and enjoy his hospitable invitation to lunch in one of the most picturesque and enjoyable pubs I have known in London: The Churchill Arms. The place, covered with climbing plants and flowers, was still fully operative early in 2020. Two steps before entering the pub, Brian made a feint and stopped. He explained to us –this time leaving aside his smile– that it was a homely place with excellent service, but that he always solemnly remembered his father right there at the door, because during the years of the world war in which Churchill held the position of Prime Minister, his father, a man of the working class and member of a trades union, had suffered severely from the political situation of the time (because of Churchill, or at least something like that as I understood. My English was still pretty basic and at that point both Brian and Dick had forgotten to speak a little slower to make it easier for me to understand). "However, it is good to read Churchill". Twenty years later I stumbled across Churchill's name on the spine of a book collection at a second hand book shop. Remembering that loose phrase of old Brian, I decided to buy at a bargain price the complete works of the English writer and statesman, the only edition that I know in Spanish. Its reading is not wasted.

BRIAN BLESSES MY ICHTHYOLOGICAL DOOM

When I was able to express myself better in English I tried to explain to Brian Gardiner that not only did I not worry about having a fish paleontologist as a tutor, but that I felt good among some of his colleagues, who were part of an academic and social circle in whose meetings I had oc-

* I inexplicably never filled out the Linnean Society fellowship form. I cannot come up with a reasonable excuse, I just keep it on file, signed by Brian Gardiner in blue fountain pen ink.

casual access. In my beginnings as a biology student in Venezuela, I joined an incipient university museum whose director, José Moscó, was an ichthyologist. Subsequently, the need for an income led me to accept his offer to work as one of his research assistants in ichthyology for at least six years. I also interacted frequently with other ichthyologists in the country, especially those who were mostly interested in freshwater fauna. I did a lot of fieldwork with ichthyologists, always carrying my butterfly net. Then, I would have liked to dedicate more time to the study of butterflies, but through this job I learned a lot about fish morphology, systematics and ecology. Likewise, I frequently collaborated with the paleontology section directed by John Moody, Jr., who made numerous remarkable discoveries of fossil fish remains in locations near our city. His academic peers included specialists such as Gavin C. Young (then at the Australian Bureau of Mineral Resources) and John G. Maisey (American Museum of Natural History), who visited us in Venezuela. Both researchers had had close connections with groups and “gangs” from London. Brian listened to these anecdotes with delight and even playfully suggested that perhaps I was somehow doomed to suffer a curse with the ichthyologists.

BRIAN’S OBSESSION WITH LAMPREYS

Just two weeks after meeting Brian, Dick Vane-Wright came to see me in the basement of the Entomology building at the NHM. He told me that that evening we had an invitation from Brian Gardiner to dinner at Gina Douglas’ home, the librarian (currently Honorary Archivist) of the Linnean Society. We left the museum together, I still had to be guided in London. That place had a complete gastronomic basement, a kitchen-diner that took up all the visible space, full of pots, pans, and kitchen implements hanging on the walls. A large glass door gave way to the patio, and at some point it was opened to allow the exit of the exhalations of the smokers, and the equilibrium of the indoor temperature. The atmosphere was extremely cordial and jubilant, particularly due to the warm hospitality of the hosts, Gina and her husband John Parmenter, Official Chef of the evening. Judging by the guests and the main course, I have no doubt that the idea for that meeting came from the collaboration of Brian and the owners of the house. Among the guests were some members of the host family, and several scientists, Brian Gardiner, of course, Philippe Janvier paleontologist at the Muséum National d’Histoire Naturelle in Paris, Dave Johnson, ichthyologist at the Smithsonian Institution in Washington, Colin Patterson (notable paleontologist at the NHM and

Brian’s favorite colleague), Dick Vane-Wright, and myself (entomologists). The excitement of the evening, exalted by the combination of excellent wines, beers, spirits and liqueurs, revolved around the exquisite main course: wild lampreys in green sauce.

Frankly, I don’t remember much else on the menu except that it was served with potatoes, salad, and probably some bread. There were also cheeses and desserts and some amaretti, whose paper wrappers when touched with a flame in a certain way rose in the air, rapidly burning up above the table as if by magic. As I later learned from a recent conversation with Gina, the special recipe was contributed by Dr. Janvier: *Matelote de Lamproie*; oh là là, haute cuisine française! (Janvier 2001). However, apparently the confusion of the supplier of these primitive jawless organisms meant that younger, tender individuals, did not reach the pot. The result was black cylinders of rubbery, hard-to-chew meat that some of the ichthyologists refused to taste. My memory is that despite that texture, the flavors of the lampreys and the sauce were quite pleasant to my palate. I ate a good portion. For a South American accustomed to consuming game mammals and birds, a diversity of fish and some reptiles (turtles, boas, alligators and iguanas) the exoticism of such a gastronomic rendezvous with that breed of primitive Craniata was superlative. Years later, we would recall on different occasions, with Brian, Dick or Gina, the unforgettable texture of those “bike tubes”. Much of the night Brian gave us lessons in the history of lampreys as a favorite dish of noble people and the English Royalty. He insisted on telling me how King Henry I of England had died after a sumptuous banquet of lampreys (just when I was chewing my part). I am sure that it was not to scare me but to entertain the diners with really far-fetched stories, which he later published in a well-documented popular article (Gardiner 2001). Now, I have come to recognize that this was the moment Brian chose to celebrate the apotheosis of his interest in the superclass Agnatha. Interest that went far beyond mere biology. This was another of the characteristics of the Brian that I knew.

Except for two moments in 1999, in which I had to sit down to finish pending tasks for a decade, the ritual of the “lamprey supper” represented in my career the end of a long and involuntary affair with ichthyology. Interestingly, it was also my first social engagement in Britain. With the passing of time, the memories of those who attended that eccentric appointment, and my progressive awareness of the diverse and remarkable nature of the diners, would reveal to me not only that this was not a trivial occasion, but that since my landing on the other side of the Atlantic, my studies were not at all sponsored by ordinary men.



At the famous “lampreys supper” in London, October 19, 1995. From left to right, Dick Vane-Wright, FLS (later, Keeper of Entomology at the Natural History Museum, 1998–2004), Brian G. Gardiner (President of the Linnean Society, 1994–1997), Ángel L. Vilorio (later, Director of the Venezuelan Institute of Scientific Research, 2008–2011) and Melissa Parmenter (currently a renowned composer and film producer) (photo: Matty Pye).

BRIAN, THE PILTDOWN MAN AND THE BBC

Occasionally Brian came to the basement of the NHM’s entomology building asking about the Venezuelan boy. It could be just to say hello, peep at my brown butterflies, or to check my progress. One day he gave me a kind of pamphlet called *The Piltdown Hoax. Who done it*, which he had written with Andy Currant, from the Department of Paleontology (Gardiner & Currant 1996). I read it with interest on the train home. Since K. P. Oakley discovered by chemical methods the fraudulent nature of the remains of the “Piltdown man” in the early 1950s, this case is universally recognized as one of the most infamous scientific scams; however, it continues to be a matter of discussion and controversy, since apparently there is not yet conclusive evidence that irrevocably incriminates any of the several suspects of its authorship (Stringer 2012). In that rare publication (now available online), Brian and Andy hypothesized that the Lamarckian zoologist Martin A. C. Hinton, then an employee at the British Museum, would have stained fragments of a thick human skull and a worn out chimpanzee jaw. This unscrupulous character, pur-

posely sowed them together, with some animal remains and faked primitive artifacts, and buried all in an area of Piltdown Common (Sussex, England) in order to deceive and ridicule Dr. Arthur Smith Woodward of the Geology Department of the museum, in a kind of vendetta for past problems between them. This new hypothesis (different from others that incriminate archaeologist Charles Dawson or even Jesuit philosopher Pierre Teilhard de Chardin) emerged from the discovery of a trunk belonging to Hinton in which there were some chemical-stained animal bones similar to the alleged remains of the Piltdown man (Gee 1996, Gardiner 2003).

One afternoon, shortly after receiving that curious little account, I was called by Brian asking me to see him in a room in the NHM Department of Paleontology, where he was meeting a Latin American reporter. He asked me to be his translator in an interview that they were going to carry out for BBC Radio in Spanish in relation to his theory of the Piltdown hoax. I immediately crossed the lower and upper corridors of the museum, which led me to the indicated office. There was Brian and his lady Mexican reporter, standing up in front of a table on which there rested a

tray containing all the pieces of the Piltdown puzzle. That day I had been photographing type specimens of butterflies as part of the routine work of my doctoral research, so I brought my camera to the interview. I did not want to miss the opportunity to save a graphic memory of the occasion. Two more people were present, (probably) Andy Currant and the curator of the collection, who immediately scowled when he saw me walking in with a camera. The reporter certainly spoke English better than I did, but she needed to do and record the interview in Spanish. So, questions were asked in my language, I translated them into English, Brian answered in English and I interpreted and communicated the answer in Spanish. From time to time they would chat with each other in English and at one of those moments I asked if I could take some photos. Brian approved my request and that is how I managed just two captures before the curator forbade me to continue. He did not want the images to be used for publication (which I am doing today for the first time, still with Brian's permission).

A Venezuelan friend, the distinguished essayist Miguel Ángel Campos, with whom I was in constant correspondence during my student stay in London, wrote to me a month later saying that he had heard me on the BBC talking about the Piltdown man on his Grundig shortwave radio. He removed that old device from a Mercedes Benz and installed it in his little Chevette, to which he added a booster to enhance the reception of his antenna. When and where did this episode occur? One midday, just driving in front of the Rectorate building of the University of Zulia, in Maracaibo, where I had had my first interview



Brian G. Gardiner interviewed for BBC Radio in Spanish. The program was recorded in the Department of Paleontology of the Natural History Museum, London, 1996, and subsequently broadcast several times on shortwave for the BBC *World Service* audience.



The largest portion of the Piltdown man's skull, held by Brian Gardiner. The Natural History Museum, London, 1996.

with the representatives of the British Council when I was looking for a scholarship to study in England. Apparently Brian's voice was not broadcast, and although it was mentioned that he was accompanied in the interview by his student Ángel Vilorio, the conduction of the program was ambiguous and the listeners possibly believed that the well-reputed Professor Gardiner of King's College London, was speaking to the world in fluent Spanish.

It was all a great coincidence. Probably the only regular user of a shortwave radio in 1996 in Maracaibo, was Miguel Ángel Campos. That story –a bit unbelievable and even embarrassing for me for inadvertently impersonating the interviewee– absolutely fascinated Brian. Miguel Ángel came to London to visit me for a month in the spring of 1997, but unfortunately I did not get a chance to introduce him to Brian. It would have been the perfect moment to close this story.

BRIAN GARDINER, SUPERVISOR AND FRIEND

On the day of my viva, Brian and Dick waited for me very early in the morning in one of the upper galleries of the Natural History Museum. Unlike the rules that govern the Venezuelan academy, supervisors in England could not be present at the examination, at least not in 1998. While Dick quickly took care of advising me not to improvise in case of ignoring the answer to any difficult question on the part of the examiners, Brian approached me with a big smile, adjusted the knot of my tie and only spoke about my elegance "I'm very glad you could afford a new suit". Despite my nervousness, it was impossible not to laugh at such an occurrence, and thus, openly laughing, I entered the Gavin de Beer Room, where Professors James Mallet and Sir Ghillean Prance were waiting at a round table to pepper me for two hours with questions. Brian was a Master for inspiring confidence.

I think I was Brian Gardiner's last doctoral student, although he never told me so. He retired in 1998, the same year I finished my PhD. I have returned to England several times, mainly to continue research or to attend academic commitments. Each time I tried at least to greet Brian on the phone. In October 2010, I took a train to Leatherhead, Surrey, from Victoria Station in London. Brian and his wife Liz picked me up at the local station and drove me home, just in time for tea and cookies. We talked about everything a bit for a couple of hours and we remembered past events (lamprey rubberiness included). I mentioned a few unknown historical connections between the heroes of the Venezuelan war of independence and some British travelers and naturalists. Brian thought it was worth writing an arti-

cle on that subject and invited me to do so for *The Linnean*, of which he was still the editor. I said goodbye gratefully that afternoon, promising to better investigate the details of my impossible stories and try to write something worth publishing. Unfortunately, four years followed in which I diverted my attention to other projects, and it was only during my recent sabbatical in Cambridge that I was able to compile enough data and put those ideas in order. The stories, however, remain unpublished.

One year after my visit to Leatherhead, the opportunity to return to Britain suddenly arose. As a member of an investigation team that conducted the exhumation of the remains of Simón Bolívar in Caracas, the forensic studies to determine his identity and to investigate with modern techniques the possible causes of his death, I was commissioned by the Venezuelan Government to deliver some small samples of bones of the Liberator of South America, to a fellow British researcher, who undertook a series of important molecular analyses at the University of Surrey. This mission of moral obligation was part of a legal procedure that involved formal administrative paperwork so as not to break the chain of custody of the biological material, and required the presence of witnesses. We chose to deliver those samples at the headquarters of the Venezuelan consulate, very close to the University College, setting a precise time in the afternoon, the same day as my arrival (it would have been a honor to sleep in a hotel with the remains of Simón Bolívar, but it was too a big responsibility). I flew from Caracas to Frankfurt, and there I boarded another plane to London, which was delayed. As I was under time pressure I surely looked nervous at the airport. Then, I drew the attention of customs officials, who detained and questioned me. Searching my hand luggage, they asked about the biological samples that came double packed in forensic bags from the Venezuelan scientific police, with colorful red plastic seals. After providing my explanations and presenting the government letters that accredited me, I was granted the exit from the airport. It was maybe ten minutes, but so agonizing that it felt like an eternity. It was so late that there was no point trying to cross the long road between Heathrow and North London by taxi, so my wisest decision was to take the Underground to Warren Street, miraculously arriving at the right place on time. In fact, the meeting with our collaborator and the consular officers seemed synchronized. Finally, two hours later I found myself relieved of that supreme responsibility.

I had to return to Venezuela in less than 48 hours. The next day I called Brian to say hello. He asked me what I was doing this time in London, to which I responded trying to match his good sense of humor "touring with Simón Bolívar on the tube. Quite a privilege. The last time he was seen in

London was in 1810”. Then I narrated the incident of the previous day in every detail. It was no fun, but actually very stressful. However, Brian –still a bit incredulous– found it so hilarious that he immediately exploded into uproarious laughter. “Angel, you should have gone to the museum and asked for Richard Owen! I hope those bones are genuine, I’m sure they are more important than that Piltdown crap!” That was the last time I heard Brian Gardiner’s knowing voice, unmistakable accent, and witty banter.

ACKNOWLEDGMENTS

I thank R. I. Vane-Wright, Gina Douglas and Miguel Ángel Campos for their help in providing forgotten details to reconstruct some of the facts narrated in these memories. Dick and Gina have also critically read the first version of my manuscript. Their observations and corrections were indispensable to improve its quality and readability.

REFERENCES

- Berwick, L., G. Douglas & R. I. Vane-Wright (eds.). 2021. *Bibliography of the published works of Brian George Gardiner PPLS (1932–2021)*. [London]: [The Linnean Society of London], [8] pp. (available at https://ca1-tls.edcdn.com/Brian-G-Gardiner_full-bibliography.pdf)
- Gardiner, B. G. 2001. Lampreys, the food of Kings. *The Linnean* 17(4): 21–26.
- Gardiner, B. G. 2003. The Piltdown forgery: a re-statement of the case against Hinton. *Zoological Journal of the Linnean Society* 139: 315–335.
- Gardiner, B. G. & A. Currant. 1996. *The Piltdown Hoax. Who done it*. London: The Linnean Society of London, 8 pp. (available at https://www2.clarku.edu/faculty/djoyce/piltdown/map_prim_suspects/hinton/hinton_prosecution/pilthoax_whodunnit.html)
- Gee, H. 1996. Box of bones ‘clinches’ identity of Piltdown palaeontology hoaxer. *Nature* 381: 261–262.
- Janvier, P. 2001. Appendix. Classical French Recipe: Matelotte [sic] de Lamproie. *The Linnean* 17(4): 27.
- Reid, G.M. 2021. Brian Gardiner obituary. *The Guardian*, Thursday 15th April 2021 <https://www.theguardian.com/science/2021/apr/15/brian-gardiner-obituary>
- Reid, G. M., R. I. Vane-Wright, G. Douglas, N. Gardiner & L. Berwick. 2021. A tribute to Brian George Gardiner PPLS (1932–2021). *The Linnean* 37(1): 12–18.
- Richter, M. 2021. The passing of Prof. Brian George Gardiner FLS. *Pangaea Earth Sciences News* [London: The Natural History Museum], 6 March 2021 (available at https://www.researchgate.net/publication/349848388_The_Passing_of_Prof_Brian_George_Gardiner)
- Stringer, C. 2012. The 100-year mystery of Piltdown man. *Nature* 492: 177–179.

Contenido

- 5 Editorial
Apoyo a las revistas venezolanas y septiembre de pérdidas
- REVISIÓN**
- 7 La mota blanca del guayabo, *Capulinia linarosae* Kondo & Gullan, 2016 (Hemiptera: Coccoidea: Eriococcidae). Su posible origen e incidencia en los problemas fitosanitarios de ese frutal
Francis Geraud-Pouey & Gustavo Romay
- ARTÍCULOS**
- 26 “The *Hermeuptychia* Papers”
Ángel L. Viloría
- 53 Non-invasive imaging reveals new cranial element of the basal ornithischian dinosaur *Laquintasaura venezuelae*, Early Jurassic of Venezuela
Carlos Manuel Herrera-Castillo, Jorge D. Carrillo-Briceño & Marcelo R. Sánchez-Villagra
- NOTAS**
- 61 On a second invasive frog (Anura: Leptodactylidae) from San Andrés, Colombian Caribbean islands
María Victoria Cubillos-Abrahams & Andrés Camilo Montes-Correa
- 67 Description of two previously unknown anuran vocalizations from the Caribbean rainforests of Costa Rica
Stanley Salazar, Andrés Camilo Montes-Correa & César L. Barrio-Amorós
- RECENSIONES**
- OBITUARIOS**