

DIVERSIDAD Y BIOGEOGRAFÍA PRELIMINAR DE LAS MARIPOSAS SALTARINAS (LEPIDOPTERA: HESPERIIDAE) DE COLOMBIA

Por

Luis Antonio González Montaña¹ & M. Gonzalo Andrade-C.²

Resumen

González Montaña, L.A., & M.G. Andrade-C.: Diversidad y biogeografía preliminar de las mariposas saltarinas (Lepidoptera: HesperIIDae) de Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **32**(124): 421-433, 2008. ISSN 0370-3908.

Se obtuvieron datos para 231 especies en 119 géneros, depositados en la colección de entomología del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, distribuidos principalmente en la región Andina en cuatro subfamilias: Pyrrhopygini (13 géneros, 27 especies), "Pyrginae" (53 géneros, 114 especies), Heteropterinae (1 género, 11 especies) y Hesperinae (52 géneros y 79 especies). La biogeografía del grupo no puede explicarse por medio de la vicarianza o adoptar otras hipótesis biogeográficas, debido a la distribución simpátrica, lo cual implica la falta de relación entre especiación y alopatría. La hipótesis de "taxon pulses" puede explicar parcialmente la biogeografía del grupo.

Palabras clave: simpatría, hipótesis "taxon pulses", biodiversidad, Hesperinae, Pyrrhopygini, "Pyrginae", Andes del Norte, Colombia.

Abstract

We collected data for 231 species in 119 genera, deposited in the collection of entomology at the Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, distributed mainly in the Andean region in four subfamilies: Pyrrhopygini (13 genera, 27 species), "Pyrginae" (53 genera, 114 species), Heteropterinae (1 genus, 11 species) and Hesperinae (52 genera and 79 species). The biogeography of the group cannot be explained by the vicariance or take other biogeographic hypothesis, because of the sympatric distribution, which implies the lack of relationship between

¹ Programa Mariposas de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Carrera 30 No. 45-03, Edificio 425. Oficina 207. Bogotá, Colombia. Correo electrónico: antoniohesp@gmail.com

² Profesor Asociado, Programa Mariposas de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Carrera 30 No. 45-03, Edificio 425, oficina 207, Bogotá, Colombia. Correo electrónico: mgandradec@unal.edu.co

speciation and allopatric. The hypothesis of taxon pulses may partially explain the biogeography of the group.

Key words: sympatric, hypothesis taxon pulses, biodiversity, hesperiinae, pyrrhopygini, “Pyrginae”, Northern Andes, Colombia.

Introducción

La familia HesperIIDae es reconocida por la terminación de la antena en forma de gancho, la presencia de un par de espinas en el extremo apical de las tibias del segundo par de patas, hileras de espinas de tamaño pequeño sobre las tibias y una amplia distancia entre las antenas. **Andrade-C., et al.**, 2007. Tradicionalmente se consideraban siete subfamilias Coeliadinae, Pyrrhopyginae, Pyrginae, Heteropterinae, Trapezitinae, Megathyminae y Hesperiiinae; sin embargo, **Warren et al.**, (2008) al realizar una filogenia para la familia ha cambiado el estatus actual para algunos taxones en Hesperiidae, estableciendo a Pyrrhopyginae como una tribu más de Pyrginae, esta subfamilia, la cual no es monofilética “Pyrginae” y Megathyminae como una infratribu de Hesperiiinae.

En Colombia se registran tres subfamilias, “Pyrginae”, Heteropterinae y Hesperiiinae, las cuales tienen amplia distribución en el mundo, distinguibles por la forma de alas y la disposición de las mismas en reposo, variaciones en el número de segmentos del nudum o maza antenal y forma en la terminación del apiculus o extremo apical de las antenas, presencia de caracteres sexuales secundarios en los machos, los cuales se presentan sobre las alas anteriores como sucede para gran parte de las especies de Hesperiiinae o en forma de penachos en las bases de las patas posteriores en las especies que integran los “Pyrginae”.

Andrade-C. et al. (2007) y **Lamas** (2000) otorgan un tercer puesto para Colombia, después de Brasil y Perú, en la riqueza de especies para Hesperiidae, una de las familias más numerosas, pero a la vez, la menos estudiada, debido en gran parte a su taxonomía compleja, convergencia notable en patrones de coloración entre taxones no relacionados, falta de caracteres diagnósticos y escasez de ejemplares depositados en colecciones.

La historia de la hesperología en Colombia se remonta a los trabajos de **Godman & Salvin** (1901) y **Draudt** (1924), donde se realizaron descripciones e ilustraciones de una parte importante de la fauna de Hesperiidae colombiana. En la década de los cincuenta William Harry Evans publica sus trabajos sobre los Hesperiidae Americanos depositados en el Museo Británico de Historia Natural, un excelente trabajo, donde se destaca la inclusión de ilustraciones sobre las genitales de los machos, importantes para la

identificación de especies. Los trabajos que abordan directamente la fauna de hespéridos en Colombia son escasos, destacándose entre ellos los catálogos realizados por **Gallego** (1946), **Hayward** (1947) y **Andrade-C.** (2002), este último presenta una regionalización de la fauna de mariposas del país, aportando datos para 120 especies de Hesperiidae, y los trabajos de **Salazar & Vargas** (2002) y **Vargas & Salazar** (2006) quienes hacen referencia a especies de hespéridos poco observados en Colombia.

En este estudio se presenta un análisis preliminar sobre la biogeografía de Hesperiidae para el país, con especial referencia al material depositado en la Colección de Entomología del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia e información recopilada de la literatura. Igualmente se describe brevemente un caso de estudio para los Andes colombianos, donde se presentan los problemas relacionados con interpretaciones sobre la biogeografía del grupo.

Materiales y métodos

Se identificó el material depositado en la colección de entomología del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, principalmente por medio de los trabajos de **Godman & Salvin** (1901), **Draudt** (1924), **Evans** (1951, 1952, 1953, 1955) y actualización de su nomenclatura a partir de **Mielke** (2004, 2005) y a nivel supragénico **Warren et al.**, (2008). De manera complementaria, se hizo una revisión de literatura con registros para Colombia, además de registros para regiones dentro y fuera del país como **Lamas & Grados** (1996), **Godman & Salvin** (1901), **Steinhauser** (1986; 1989, 1991), **Burns** (1989; 1992), **McNiell & Herrera** (1998), **Bell** (1941), **Salazar & Vargas** (2002), **Vargas & Salazar** (2005), **Viloria et al.** (2008), **Nicolay** (1973), **Mielke** (1989, 1994), **Llorente-Bousquets et al.** (1990), **Warren** (2000), **Monroe & Miller** (1967) y **Pulido & Andrade-C.** (2007) con el fin de hacer una aproximación a la distribución de las especies registradas. Las localidades de colección fueron tomadas directamente del material revisado e información de la literatura.

En aquellos casos donde no fue posible distinguir especies, se realizaron disecciones de genitales de machos y hembras, lo cual consiste en la separación del abdomen e

inclusión del mismo en una solución de KOH al 10% durante 48 horas y su posterior disección (Clarke, 1941).

Resultados y Discusión

Riqueza

Se recopiló información para 118 géneros y 231 especies distribuidos en Pyrrhopygini con 13 géneros y 27 especies, “Pyrginae” con 53 géneros y 114 especies, Heteropterinae con un género y once especies y Hesperinae con 52 géneros y 79 especies (véase Apéndice I), cifras que constituyen cerca del 30.5% del estimativo de Andrade-C. (2002) y 23.7% de los valores de Lamas (2000) para las especies registradas en Colombia (Tabla 1).

Gran parte de los registros en el país pertenecen a la Región Andina, lo cual coincide con los datos de Andrade-C. (2002), particularmente, en el flanco oriental de la Cordillera Occidental y en el flanco oriental de la Cordillera Oriental. Esto se atribuye a los mayores trabajos de inventario para estas regiones, y cercanía con las principales colecciones biológicas en el país (Figura 1).

Para otras regiones importantes como la vertiente pacífica y en la Amazonía colombiana, Hesperidae es poco conocida, a pesar de su amplia diversidad biológica. Para los datos de localidades de colecta el número de especies es bajo, entre otras causas por la misma rareza ecológica y baja densidad de individuos que caracteriza a la familia en general (Lamas, 1994).

Teniendo en cuenta que los datos registrados por Lamas (2000) y Andrade-C. (2002) son estimativos, se decidió utilizar la información suministrada por Mielke(2004), con localidades tipo (Tabla 1) como un índice de esta riqueza para el país, aunque es claro que no es una medida

exacta, si permite realizar comparaciones con otras regiones. De esta manera Colombia se ubica en cuanto a la riqueza de la familia Hesperidae en un quinto puesto después de Brasil, Guatemala, México y Perú; estos datos son un indicio de las regiones en que mejor se ha explorado la fauna de hespéridos en el Neotrópico, sin olvidar el sentido histórico implícito de lo que ha sido la exploración de la familia en Colombia.

Muy seguramente los registros de Hesperidae en el país pueden aumentar considerablemente, muy por encima de los estimativos conocidos, en particular en aquellos grupos con especies crípticas y en aquellas regiones con bajas densidades de localidades de colecta, como el Pacífico o la Amazonía colombiana. Su diversidad real sólo puede ser conocida al aumentar los trabajos de colección del grupo, sobre todo en aquellas regiones donde existen vacíos de información.

Biogeografía

Como zona de transición, Colombia incluye faunas con orígenes en Norte y Sur América, un proceso que ha explicado en forma notoria la distribución de una amplia variedad de organismos (Callaghan, 1983; Brown, 1987; Latkke, 2005; Kimsey, 1992) y la colonización de especies. Los rangos amplios de distribución y solapamiento son constantes para la gran mayoría de especies conocidas, lo que sugiere a primera vista la ocurrencia de procesos de simpatria como un hecho explicativo de la biogeografía del grupo.

Aunque la formación de barreras y alopatría puede explicar gran parte de los procesos de especiación y distribución de muchos organismos, plantas o animales, resultando en la única hipótesis a probar, en este caso no es posible hacerlo, debido a que en este

Tabla 1

Subfamilia	México ^{1,4}	Honduras ³	Guatemala ²	Colombia ^{1,5}	Venezuela ¹	Ecuador ¹	Perú ¹	Brasil ¹	Argentina ¹
Pyrrhopygini	13 (29)	1	15	31 (78)	10	17	40	58	4
“Pyrginae”	136 (354)	54	219	124 (311)	72	70	137	318	50
Heteropterinae	24	?	3	27 (24)	11	29	28	11	5
Hesperinae	142 (353)	29	143	91 (153)	91	94	104	367	64
Total	315(736)	84	380	180 ^a ; 273 ^b ; 750 ^c ; 566 ^d ; 965 ^e	184	210	309(1122 ^e)	754	123

Fuentes: (1) Mielke (2004); (2) Austin et al. (1998); (3) Monroe & Miller (1967); (4) Llorente-Bousquets et al. (1990); (5) Hayward, (1947) (a) en este estudio; (b) Mielke (2004); (c) estimativo para Colombia (Andrade-C. 2002); (d) catálogo publicado por Hayward (1947); (e) Lamas (2000).

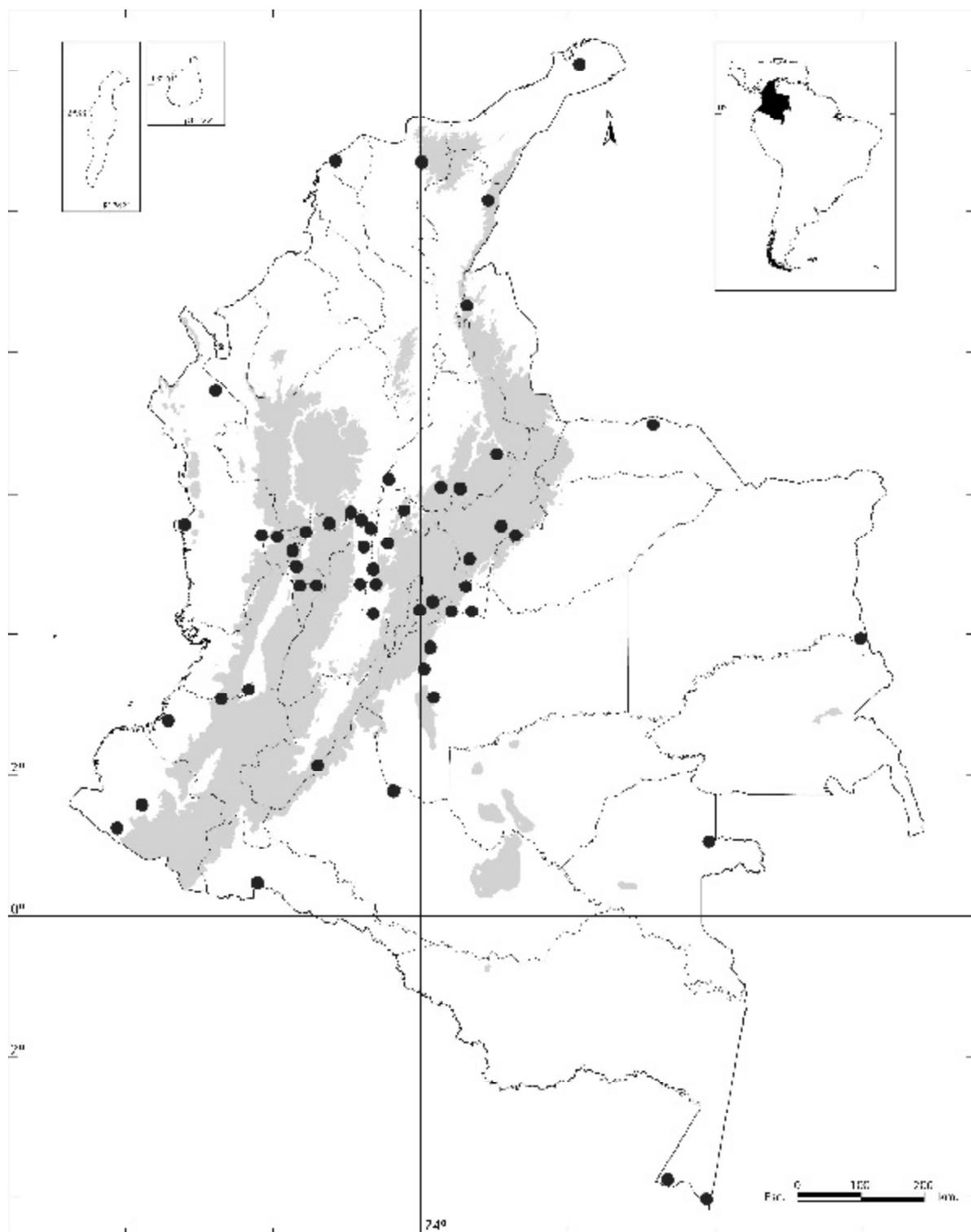


Figura 1. Localidades de distribución para Hesperidae, conocidas a partir del material revisado en la colección del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

momento no se pueden relacionar eventos de especiación y formación de barreras biogeográficas o edad de establecimiento de un taxón en su área de distribución actual, que en último caso, sólo puede ser explicativo a una escala continental (Figura 4).

Un escenario alternativo puede ayudar a explicar la distribución observada. Erwin (1981) propone la hipótesis “taxon pulses” para explicar la biogeografía y diversificación biótica dentro de la familia de escarabajos, Carabidae (Coleoptera). Esta hipótesis es una modificación de la idea de Wilson (1961) sobre ciclos de taxones “taxon cycles”, amplitud y reducción de especies en sistemas insulares, por lo que la relación especie-área tiene importancia en explicar dicho modelo. La hipótesis de “taxón pulses” fue posteriormente discutida y comparada con la diversificación por vicarianza por Halas *et al.* (2005) y Brooks (2005), quien hace una propuesta metodológica para discernir esta y eventos de cladogénesis por vicarianza y diversificación biótica; consta de las siguientes apreciaciones principales:

1. No hay relación entre especiación con la formación o levantamiento de barreras geográficas, vicarianza.
2. La diversificación está dada por la expansión biótica; se encuentran patrones asociados con la dispersión.
3. Expansiones bióticas en áreas grandes involucran relaciones históricas reticuladas.
4. La ausencia de un clado en un área está dada por la falta de eventos de extinción más que dispersión con extinción.

Se presentan dos ejemplos para interpretar la hipótesis sobre diversificación biótica. El primer ejemplo hace referencia al complejo de especies, establecido aquí como grupo “*coryna*” y que incluye a *Vettius coryna* (Hewitson, 1866) y *Vettius argentus* Freeman, 1969. Dentro de *V. coryna* se distinguen tres formas, las cuales varían en el número de manchas de las alas anteriores –tres en total– y en la estructura general de los genitales de los machos. Una primera forma se presenta sobre la Cordillera Occidental, Macizo Colombiano y parte de Ecuador. La segunda para la Cordillera Oriental desde Cundinamarca hasta la Serranía del Perijá con *V. coryna catargyra* (Felder, 1867) y una tercera que se distribuye en parte sobre las cordilleras Oriental y Central. Estas formas tienen distribuciones que se solapan parcialmente. *V. argentus* Freeman, 1969 se reporta para México y probablemente Guatemala. Con excepción de *V. argentus* el grupo “*coryna*” se distribuye sobre las vertientes y partes altas del sistema montañoso de los Andes hasta Bolivia. En Colombia estas formas se presentan en bordes de bosques poco perturbados.

El cladograma hipotético de la figura 2 muestra las relaciones posibles dentro del grupo “*coryna*”. Como se observa, eventos aparentes de vicarianza no son evidentes e igualmente la dispersión ha jugado un papel importante. ¿Cómo se produjo la distribución actual en “*coryna*”? un escenario es la distribución del stock ancestral de “*coryna*” establecido con el levantamiento de los Andes, con posterior especiación por vicarianza debido a las cordilleras en Colombia y subsiguiente dispersión, incluso hacia Centro América con *V. argentus*.

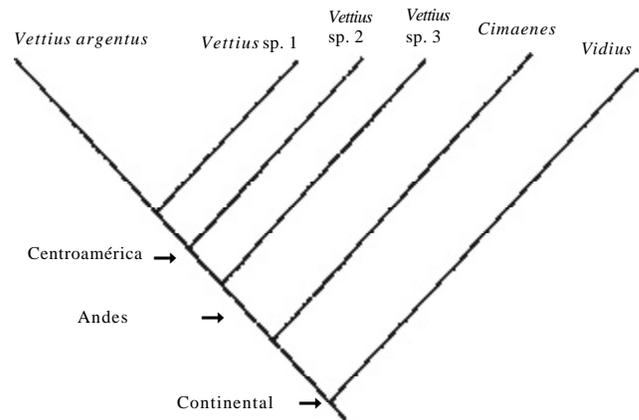


Figura 2. Cladograma hipotético sobre las relaciones internas dentro del complejo “*coryna*” y géneros relacionados.

El hecho que “*coryna*” no se extienda hacia las tierras bajas o planicies de la Región Amazónica, Orinoquía e incluso los valles interandinos de Cauca y Magdalena implica áreas de distribución restringidos sin que se hayan llevado a cabo procesos de dispersión hacia dichas regiones, esto como la explicación más parsimoniosa en el sentido de Halas *et al.* (2005). Sin embargo, Räsänen *et al.* (1995) y Webb (1995) presentan evidencia de tres masas continentales principales en Suramérica en el terciario tardío y rodeadas por masas de agua, lo cual impediría procesos de dispersión; aunque la distribución de “*coryna*” coincide con una de estas masas continentales, como los Andes, no explica la presencia de una especie relacionada en Centro América y su no presencia en la Amazonía, por ejemplo.

El segundo caso hace referencia al grupo “*phyllus*” (*Vettius lafrenaye* (Latreille, [1824]), *Vettius phyllus* (Cramer, 1777), *Vettius triangularis* (Hübner, [1831]), *Vettius crista* Evans, 1955 y *Vettius chagres* Nicolay, 1973), igualmente dentro del género *Vettius* (Figura 3). Aquí sus especies presentan una amplia distribución, la

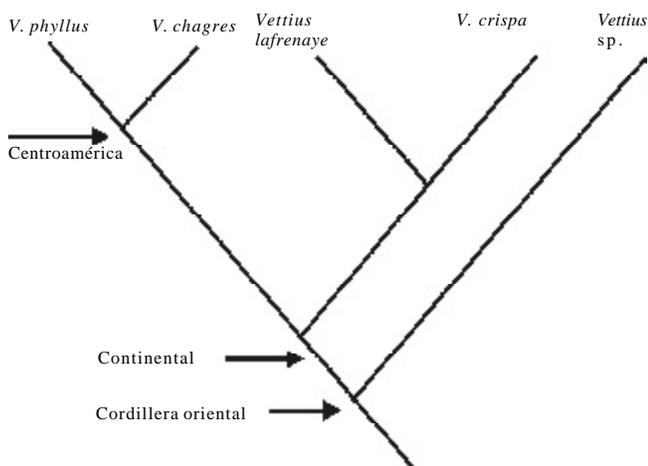


Figura 3. Cladograma hipotético sobre las relaciones internas dentro del grupo “*phyllus*”.

cual se extiende para toda la región Neotropical. Dentro de las especies observadas no se encontraron variaciones fuertes en las genitales de los machos, para individuos provenientes de los flancos de las tres cordilleras colombianas, lo cual sugiere que no han ocurrido eventos específicos fuertes de diferenciación.

Datos de distribución recopilados para otros taxones dentro de Hesperiiidae, presentan áreas de distribución compartidas (Figura 4), como se observa para Heteropterinae con el género *Dalla* Mabille, 1904, un taxón que se distribuye para las partes altas de los Andes (Viloria *et al.*, 2008), *Serdis*, *Hylephyla* (*Hylephyla adriannae* MacNeill & Herrera, 1999 e *Hylephyla isonira* Dyar, 1913) y taxones con distribuciones principales en la región neártica *Poanes inimica* (Butler & Druce, 1872), *Poanes azin* (Godman, 1900), *Polites vibex* (Geyer, 1832), entre otros. De igual forma distribuciones disyuntas se observan entre Centroamérica y Suramérica, lo cual se observa en distintos taxones a lo largo del grupo.

Si bien los datos de distribución permiten ver que el Istmo de Panamá y el levantamiento de los Andes han generado patrones de divergencia supraespecíficos, a un nivel inferior aún no se puede separar un proceso de vicarianza, dispersión o simpatría, por ser eventos igualmente posibles, probablemente la utilización o cambio de plantas hospederas contribuyen en los patrones de diversificación dentro de Hesperiiidae. En este sentido Janz *et al.* (2006) menciona un parecido entre la colonización y especialización de plantas hospederas y la hipótesis de “taxon pulses” y “taxon cycles”.

Si bien en los hesperidos no existen estudios sobre el proceso de diversificación de especies en relación con

sus plantas hospederas, un estudio de Peña (2007) demuestra el papel que han tenido las plantas hospederas sobre la radiación de especies de mariposas en Satyrinae; aunque no hay una relación cercana entre esta y Hesperiiidae, comparten una característica fundamental: el cambio de plantas hospederas de dicotiledóneas a monocotiledóneas (Peña, 2007) que en el taxón de estudio corresponde a la transición observada entre “Pyrginae”, Heteropterinae y Hesperiiinae en el Neotrópico, lo cual sugiere patrones similares en los patrones de diversificación de ambos grupos en especial relación con la expansión y diversificación de las gramíneas. Por el momento otros datos y un mayor conocimiento de la utilización de plantas hospederas pueden confirmar el enunciado anterior.

Es prioritario aumentar los trabajos de colección de Hesperiiidae en Colombia, debido a la rareza ecológica, bajas abundancias en campo y hábitat restringidos para esclarecer patrones de distribución no resueltos aquí. Así mismo estudios sistemáticos y taxonómicos especialmente a nivel supraespecífico para determinar la riqueza real de especies, en un grupo que por su complejidad ha sido obviado de los estudios de mariposas diurnas. En conclusión, no se pueden proponer hipótesis biogeográficas para Hesperiiidae en general, lo cual es explicado por otras disciplinas o metodologías.

Agradecimientos

A Lina Campos y Hannier Pulido, por permitirnos utilizar los datos de hesperidos de sus tesis de grado. A Jean F. Le Crom, José I. Vargas, Efraín Henao, John Jairo Quiroz, Martha Wolf por permitirnos el acceso a las colecciones para poder analizar la distribución de las especies y facilitarnos material. A Mónica Medina y Luz Amparo Triana, por las sugerencias hechas al texto. A John Lynch por sus comentarios que permitieron resolver algunas inquietudes de último momento y por último a Andrew Warren por la valiosa literatura que muy gentilmente nos suministró sobre los Hesperiiidae neotropicales.

Bibliografía

- Andrade-C., M. G., 2002. Biodiversidad de las mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) de Colombia. pp. 153-172. En: Costa, C., Vanin, S.A. y Lobo, J. M. (Eds.). Proyecto de Red Iberoamericana de biogeografía y entomología sistemática PRIBES. Monografías Tercer Milenio. Zaragoza. 328 p.
- Andrade-C., M. G., Campos-Salazar, L. R., González-Montaña, I. A. y Pulido-B., H. W., 2007. Santa María, mariposas, alas y color. Serie Guías de Campo del Instituto de Ciencias Naturales No. 2. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., Colombia. 248 p.



Figura 4. Tres áreas de distribución hipotéticas para la familia Hesperiiidae en la región Neotropical (Centro América, Andes y tierras bajas). Las áreas son estimadas por lo que no representan distribuciones exactas y los sistemas insulares no son considerados.

- Austin, G.**, 1994. Hesperiidae of Central Rondônia, Brazil: comments on *Haemactis*, with description of a new species (Lepidoptera: Hesperiidae: "Pyrginae"). *Trop. Lepid.* **5**(2): 97-100.
- Bell, E. L.**, 1941. New species of Neotropical Hesperiidae (Lepidoptera: Rhopalocera). *American Museum Novitates.* (1125): 1-10.
- Brooks, D. R.**, 2005. Biogeografía histórica en la era de la complejidad: expansión e integración. *Rev. Mex. Biodiv.*, México **76**(5): 79-94.
- Brown, K. S.**, 1987. Biogeography and evolution of Neotropical butterflies. Whitmore, T. C. & G. T. Prance (Eds.) *Biogeography and quaternary history in tropical America.* Siarendon Press, pp. 66-99.
- Burns, J.**, 1989. Phylogeny and zoogeography of the bigger and better genus *Atalopedes* (Hesperiidae). *Jour. Lep. Soc.* **43**(1): 11-32.
- Burns, J.**, 1992. Genitalic recasting of *Poanes* and *Paratrytone* (Hesperiidae). *Jour. Lep. Soc.* **46**(1): 1-23.
- Callaghan, C. J.**, 1983. Notes on the zoogeographic distribution of butterflies of the subfamily Riodininae in Colombia. *Jour. Lep. Soc.* 1985. Supplement No. 1 Second Symposium on Neotropical Lepidoptera (Arequipa, Perú, 1983).
- Clarke, J.**, 1941. Preparation slides of the male genitalia of Lepidoptera. *Bull. Brooklyn. Entom., Soc.* **36** (4): 149-161.
- Chesser, T. and Zink, R.**, 1994. Modes of Speciation in Birds: A Test of Lynch's Method. *Evolution.* **48** (2): 490-497.
- Draudt, M., 1924.**, B. Grypocera. 981-982 pp. In: Seitz, A. The Macrolepidoptera of World. Stuttgart, Alfred Kernen 5. 1141 p.
- Erwin, T. L.**, 1981. Taxon pulses, vicariance, and dispersal: an evolutionary synthesis illustrated by carabid beetles. In: Nelson, G. and Rosen, D.E., (Eds.), *Vicariance biogeography – a critique*, New York: Columbia University Press, 159-196.
- Evans, W.**, 1951. A catalogue of the American Hesperiidae indicating the classification and the nomenclature adopted in the British museum (Natural History) Part I. Introduction and group A. Pyrrhopygini. London. Birtish Museum (Natural History). 92 p.
- Evans, W.**, 1952. A catalogue of the American Hesperiidae indicating the classification and the nomenclature adopted in the British museum (Natural History) Part II. Pyrginae. Section I. London British Museum (Natural History). 178 p.
- Evans, W.**, 1953. A catalogue of the American Hesperiidae indicating the classification and the nomenclature adopted in the British museum (Natural History) Part III. Pyrginae. Section II. London Bristish Museum (Natural History). 246 p.
- Evans, W.**, 1955. A catalogue of the American Hesperiidae indicating the classification and nomenclature adopted in the British Museum (Natural History). Part IV: groups H-P, Hesperinae and Megathyminae. British Museum (Natural History), London. 588 p.
- Gallego, L.**, 1946. Catálogo de insectos determinados correspondientes a la orden Lepidoptera existentes en la sección de entomología de la Facultad Nacional de Agronomía-Medellín. Parte I. *Revista Facultad Nacional de Agronomía (Medellín)* **6** (23): 294-314.
- Godman, D and Salvin, O.**, 1901. *Insecta Lepidoptera-Rhopalocera.* Vol. II (1887-1901) 796 p. <http://www.sil.si.edu/digital/collections/bca>. Fecha última revisión: 29 de marzo de 2008. Fecha último acceso: [30 de abril de 2008].
- Halas, D., Zamparo, D. and Brooks, D.**, 2005. A historical biogeographical protocol for studyin biotic diversification by taxon pulses. *Journal of Biogeography.* **32** (2): 249-260.
- Hayward, K.** 1947. *Catalogus Hesperiidarum Reipublicae Colombianae.* *Acta Zoológica Lilloana.* (4): 201-392.
- Janz, N., Nylin, S. and Wahlberg, N.**, 2006. Diversity begets diversity: host expansions and the diversification of plant-feeding insects. *Evolutionary Biology,* (6): 4.
- Kimsey, L. S.**, 1992. Biogeography of the Panamanian region, from an insect perspective. In: Quintero, D., Aiello, A., (Eds.), *Insects of Panama and Mesoamerica*, pp. 14-24.
- Lamas, G.**, 2000. Estado actual del conocimiento de la sistemática de los lepidópteros, con especial referencia a la región Neotropical. *M3M PRIBES* (1): 253-260.
- Lamas, G. y Grados, J.**, 1996. Mariposas de la Cordillera del Sira, Perú (Lepidoptera: Papilionoidea y Hesperioidea). *Rev. Per. Ent.* (39): 55-61.
- Lattke, J. E.**, 2003. Biogeografía de las hormigas neotropicales. pp. 65-85. En: F. Fernández (Ed.). *Introducción a las hormigas de la región Neotropical.* Instituto de investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt. Bogotá. 398 p.
- Llorente-Bousquets, J.; Luis-Martínez, A. y Vargas-Fernández, I.**, 1990. Catálogo sistemático de los Hesperioidea de México. Museo de Zoología. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de México. 70 p.
- Lynch, J. D.**, 1989. The gauge of speciation: on the frequencies of modes of speciation. pp. 527-553. In: D. Otte and J. A. Endler (eds.). *Speciation and its consequences.* Sinauer, Sunderland, Mass. 679 p.
- McNiell, D. and Herrera, J.**, 1998. Studies in the genus *Hylephila* Billberg, I. Introduction and the *Ignorans* and *Venusta* species groups (Hesperiidae: Hesperinae). *Jour. Lep. Soc.* **52**(3): 277-317.
- Mielke, O.**, 1989. Novas espécies de *Vidius* Evans e *Cobalopsis* Godman & Salvin do Brasil (Lepidoptera, Hesperiidae, Hesperinae). *Revta Bras. Zool.* **6**(4): 659-670.
- Mielke, O.**, 1994. Revisão de *Elbella* Evans e géneros afins (Lepidoptera, Hesperiidae, Pyrrhopygini). *Revta. Bras. Zool.* **11** (3): 395-586.
- Mielke, O.**, 2004. Hesperioidea. En: G. Lamas (ed.). *Atlas of Neotropical Lepidoptera Checklist: Part 4A.* *Trop. Lepid. USA.* 439 p.
- Mielke, O.**, 2005. Catalogue of the America, Hesperioidea, Hesperiidae. Lepidoptera. Hesperinae. *Sociedad Brasileira de Zoologia.*
- Monroe, R. and Miller, L.**, 1967. Report on a collection of Hesperiidae from Honduras. *Jour. Lep. Soc.* **21**(4): 243-247.

- Nicolay, S.**, 1973. Descriptions of new Neotropical Hesperiidae. Jour. Lep. Soc. 27(4):243-257, 35 figs. (30 november).
- Peña, C.**, 2007. Butterflies and grasses: evolutionary history of the subfamily Satyrinae. Department of Zoology, Stockholm University, Stockholm, SWEDEN. April 2007. Licentiate thesis. 77 p.
- Pulido-B., H. y Andrade-C., M. G.**, 2007. Mariposas de las partes altas de la serranía de Perijá, pp. 23-28. En: Colombia, Diversidad Biótica V, la alta montaña de la Serranía de Perijá. J. O. Rangel-Ch. (Ed.). Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá. 492p.
- Räsänen, M., Linna, A., Santos, J., and Negri, F.**, 1995. Late Miocene Tidal Deposits in the Amazonian Foreland Basin. Science **269** (5222): 386 – 390.
- Salazar, J. A. y Vargas, J. I.**, 2002. Mariposas Colombianas III. Noticias sobre algunos Grypocera raros o poco conocidos en Colombia. Boletín Científico, Centro de Museos, Museo de Historia Natural, Universidad de Caldas, 6: 29-39.
- Shuey, J.**, 1993. Phylogeny and biogeography of *Euphyes* Scudder (Hesperiidae). Jour. Lep. Soc. **47**(4): 261-278.
- Steinhauser, S.**, 1986. A review of the skippers of the *Narcosius* group of species of the genus *Astraptus* Hübner (*sensu* Evans, 1952) and erection of a new genus. Lepidoptera: Hesperiidae. Bull. Allyn Mus. (104): 1-36.
- Steinhauser, S.**, 1989. Taxonomic notes and descriptions of new taxa in the Neotropical Hesperiidae. Part I. Pyrginae. Bull. Allyn Mus. 127: 1-70.
- Steinhauser, S.**, 1991. Taxonomic notes and descriptions of the new taxa in Neotropical Hesperiidae, Part II. Bull. Allyn Mus. (132): 76.
- Vargas, J. I. y Salazar, J. A.**, 2006. Mariposas colombianas VIII, Noticias sobre otros Grypocera rara vez observados en Colombia (Insecta: Lepidoptera). Boletín Científico, Centro de Museos, Museo de Historia Natural, Universidad de Caldas, 10: 199-208.
- Viloria, A., Warren, A.D. and Austin, G.**, 2008. A spectacular new *Dalla* Mabille, 1904 from Venezuela-Colombia (Hesperiidae: Heteropterinae). Bull. Allyn Mus. 156: 1-10.
- Warren, A. D.**, 2000. Hesperioidea (Lepidoptera). pp. 535-580 In: Llorente Bousquets, J.E., González Soriano, E., Papavero, N. (Eds.), Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento, Vol. II. Universidad Nacional Autónoma de México, México City, 676 p.
- Warren, A. D., Ogawa, J. and Brower, A.**, 2008. Phylogenetic relationships of subfamilies and circumscription of tribes in the family Hesperiidae (Lepidoptera: Hesperioidea). Cladistics 24:1-35.
- Webb, S.**, 1995. Biological Implications of the Middle Miocene Amazon Seaway. Science **269** (5222):61-362.
- Wilson, E.** 1961. The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. The American Naturalist, **95**(882): 169-193.

Recibido: septiembre 25 de 2008.

Aceptado para su publicación: noviembre 13 de 2008.

APÉNDICE I
LISTADO DE ESPECIES Y SUBESPECIES DEPOSITADOS EN LA COLECCIÓN DE
ENTOMOLOGÍA DEL INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES DE LA UNIVERSIDAD
NACIONAL DE COLOMBIA

Heteropteriinae

Dalla bos Steinhauser, 1991**Dalla calima* Steinhauser, 1991**Dalla frater* (Mabille, 1878)*Dalla dimidiatus* (C. Felder & R. Felder, 1867)*Dalla pura* Steinhauser, 1991**Dalla puracensis* Steinhauser, 1991**Dalla semiargentea* (C. Felder & R. Felder, 1867)*Dalla simplicis* Steinhauser, 1991**Dalla superior* Draudt, 1923*Dalla xantha* Steinhauser, 1991**Dalla superargentea* Vilorio, Warren & Austin, 2008*Panoquina luctuosa* (Herrich-Schäffer, 1869)**Tromba xanthura* (Godman, 1901)**Saliana esperi* Evans, 1955*Saliana placens* (Butler, 1874)*Saliana severus* (Mabille, 1895)*Talides alternata* Bell, 1941

Tribu Anthoptini

Anthoptus epictetus (Fabricius, 1793)*Corticea mendica* (Mabille, 1898)*Corticea schwarzi* (Bell, 1941)*Falga jeconia* (Butler, 1870)*Linka lina* (Plötz, 1883)**Sinapte malitiosa* (Herrich-Schäffer, 1865)*Wahydra subhebetis* Steinhauser, 1991*Zalomes allynorum* (L.D., Miller & J.Y. Miller, 1972)*Zalomes cordillera* (L.D., Miller & J.Y. Miller, 1972)

Hesperiinae

Tribu Erionotini

Alera vulpina (C. Felder & R. Felder, 1867)*Orses itea* (Swainson, 1821)

Tribu Thymelicini

Ancyloxypha melanoneura (C. Felder & R. Felder, 1867)

Tribu Calpodini

Calpodes ethlius (Stoll, 1782)*Carystoides noseda* (Hewitson, 1866)*Cobalus calvina* (Hewitson, 1866)*Cobalus virbius* (Cramer, 1777)*Panoquina fusina* (Hewitson, 1868)*Panoquina ocola* (W. H. Edwards, 1863)*Panoquina lucas* (Fabricius, 1793)

Tribu Moncini

Apaustus gracilis (C. Felder & R. Felder, 1867)*Atalopedes campestris* (Boisduval, 1852)*Atalopedes clarkei* Burns, 1989*Callimormus corades* (C. Felder, 1862)*Cobalopsis nero* (Herrich-Schäffer, 1869)*Dion carmenta* (Hewitson, 1870)*Enosis aphilos* (Herrich-Schäffer, 1869)*Euptychide complana* (Herrich-Schäffer, 1869)*Lento lento* (Plötz, 1884)

- Lerema lumina* (Herrich-Schäffer, 1869)
- Mnestheus ittona* (Butler, 1870)
- Naevolus orius* (Mabille, 1883)
- Niconiades merenda* (Mabille, 1878)
- Pamba boyaca* Nicolay, 1973
- Papias subcostulata* (Herrich-Schäffer, 1870)
- Papias phainis* Godman, 1900
- Parphorus decora* (Herrich-Schäffer, 1869)
- Perichares butus* (Möschler, 1877)
- Perichares deceptus* (Butler & H. Druce, 1872)
- Perichares philetus* (Gmelin, [1790])
- Sacrator sacrator* (Godman & Salvin, 1879)*
- Vehilius stictomenes illudens* (Mabille, 1891)
- Vehilius vetula* (Mabille, 1878)
- Vettius artona* (Hewitson, 1868)
- Vettius aurelius* (Plötz, 1882)
- Vettius crispa* Evans, 1955
- Vettius coryna catargyra* (C. Felder & R. Felder, 1867)
- Vettius coryna coryna* (Hewitson, 1866)
- Vettius lafrenaye* (Latreille, [1824])
- Vettius marcus* (Fabricius, 1787)
- Vettius phyllus* (Cramer, 1777)
- Tribu Hesperini
- Conga chydaea* (Butler, 1877)
- Cynea hycsos* (Mabille, 1861)
- Euphyes peneia* (Godman, 1900)
- Hylephila isonira* Dyar, 1913
- Hylephila adriennae* McNiell & Herrera, 1998
- Hylephila phyleus* (Drury, 1773)
- Metron leucogaster* (Godman, 1900)
- Molo mango* (Guenée, 1865)
- Nyctelius nyctelius* (Latreille, [1824])
- Poanes azin* (Godman, 1900)
- Poanes inimica* (Butler & H. Druce, 1872)
- Poanes melane* (W.H. Edwards, 1869)
- Poanes macneilli* Burns, 1992
- Polites vibex* (Geyer, 1832)
- Pompeius pompeius* (Latreille, [1824])
- Serdis viridicansviridicans* (C. Felder & R. Felder, 1867)
- Serdis viridicanskirschi* (Weymer, 1890)
- Thespius inez* Nicolay, 1973*
- Thespius othna* (Butler, 1870)
- Wallengrenia otho* Evans, 1955
- Xeniades chalestra* (Hewitson, 1866)
- Telles arcalaus* (Stoll, 1782)*
- Neoxeniades scipio luda* (Hewitson, 1877)*
- Subfamilia "Pyrginae"
- Tribu Pyrrhopygini
- Myscelus amystis* (Hewitson, 1857)
- Passova gazera* (Hewitson, 1866)
- Passova passova* (Hewitson, 1866)
- Aspitha aspitha* (Hewitson, 1866)
- Amenis pionia* (Hewitson, 1857)
- Chalypyge zereda* (Hewitson, 1886)
- Elbella intersecta* (Herrich-Schäffer, 1869)
- Elbella patrobas* (Hewitson, 1857)
- Elbella scylla* (Ménétriés, 1855)
- Elbella blanda* Evans, 1951*
- Elbella miodesmiata* (Röber, 1925)*
- Elbella theseus* (Bell, 1934)*
- Elbella merops* (Bell, 1934)*
- Elbella lustra* Evans, 1951*

- Elbella azeta* (Hewitson, 1866)*
Elbella etna Evans, 1951*
Elbella patroclus (Plötz, 1879)*
Jemadia hospita (Butler, 1877)
Jemadia gnetos (Fabricius, 1781)
Mimoniades nurscia (Swainson, 1821)
Mimardaris aerata (Godman & Salvin, 1879)
Mysoria barcastus (Sepp, [1851])
Parelbella ahira (Hewitson, 1866)*
Pyrrhopyge bouletti Le Cerf, 1922
Pyrrhopyge decipiens (Mabille, 1903)
Pyrrhopyge phidias (Linnaeus, 1758)
Yanguna cosyra (H. Druce, 1875)
- Tribu Eudamini
- Astrartes alardus* (Stoll, 1790)
Astrartes chiriquensis (Staudinger, 1876)
Astrartes fuligator (Walch, 1775)
Augiades crinismus (Cramer, 1780)
Augiades epimethea (Plötz, 1883)
Autochton bipunctatus (Gmelin, [1790])
Autochton longipennis (Plötz, 1882)
Autochton zarex (Hübner, 1818)
Autochton neis (Geyer, 1832)
Bungalotis midas (Cramer, 1775)
Chioides catillus (Cramer, 1779)
Chioides zilpa (Butler, 1872)
Dyscophellus phraxanor (Hewitson, 1876)
Dyscophellus porcius (C. Felder & R. Felder, 1862)
Dyscophellus ramusis (Stoll, 1781)
Entheus gentius (Cramer, 1777)
Entheus matho Godman & Salvin, 1879
- Entheus priassus* (Linnaeus, 1758)
Epargyreus socus (Hübner, [1825])
Hyalothyruis infernalis (Möschler, 1877)
Narcosius parisi parisi (R. C. Williams, 1927)
Narcosius colossus (Herrich-Schäffer, 1869)
Oileides azines (Hewitson, 1867)
Phanus vitreus (Stoll, 1781)
Phocides pigmalion (Cramer, 1779)
Phocides thermus (Mabille, 1883)
Phocides thermus valgus (Mabille, 1883)
Polythrix octomaculata (Sepp, [1844])
Proteides mercurius (Fabricius, 1787)
Urbanus carmelita (Herrich-Schäffer, 1869)
Urbanus dorantes (Stoll, 1790)
Urbanus simplicius (Stoll, 1790)
Urbanus teleus (Hübner, 1821)
Urbanus viterboana (Ehrmann, 1907)
Thessia athesis (Hewitson, 1867)*
Typhedanus crameri McHenry, 1960
Venada advena (Mabille, 1889)
- Tribu Pyrgini
- Achlyodes busirus* (Cramer, 1779)
Achlyodes pallida (R. Felder, 1869)
Achlyodes mithridates thraso (Hübner, [1807])
Aethilla lavochrea (Butler, 1870)
Aethilla memmius Butler, 1870
Anastrus tolimus (Plötz, 1884)
Anastrus obscurus Hübner, [1824]
Anastrus sempiternus (Butler & H. Druce, 1872)
Anisochoria pedalioidina (Butler, 1870)
Bolla atahuallpai (Lindsey, 1925)

- Bolla cupreiceps* (Mabille, 1891)
Bolla giselus (Mabille, 1883)
Ebrietas anacreon (Staudinger, 1876)
Ephyriades arcas (Drury, 1773)
Ephyriades zephodes (Hübner, [1825])
Carrhenes canescens (R. Felder, 1869)
Carrhenes sinesinus Steinhauser, 1989
Chiomara asychis (Stoll, 1780)
Cogia grandis Riley, 1921
Cycloglypha thrasibulus (Fabricius, 1793)
Diaeus variegata (Plötz, 1884)
Gindanes brebisson (Latreille, [1824])
Grais stigmaticus Mabille, 1883)
Gorgythion begga (Prittowitz, 1868)
Gorgythion plautia (Möschler, 1877)
Haemactis pyrrhosphanes Lindsey, 1919
Haemactis sanguinalis (Westwood, 1852)
Heliopetes alana (Reakirt, 1868)
Heliopetes arsalte (Linnaeus, 1758)
Heliopetes laviana (Hewitson, 1868)
Heliopetes laviana leca (Butler, 1870)
Heliopyrgus domicella (Erichson, [1849])
Milanion hemes (Cramer, 1777)
Mylon cajus (Plötz, 1884)
Mylon lassia (Hewitson, 1868)
Mylon maimon (Fabricius, 1775)
Nisoniades ephora (Herrich-Schäffer, 1870)
Nisoniades suprapanama Steinhauser, 1989
Noctuana haematospila (C. Felder & R. Felder, 1867)
Noctuana noctua (C. Felder & R. Felder, 1867)
Ouleus fridericus (Geyer, 1832)
Ouleus negrus cristatus Steinhauser, 1989
Ouleus fatinitza (Plötz, 1884)
Ouleus calavius (Godman & Salvin, 1895)
Paches loxus (Westwood, 1852)
Phareas coeleste (Westwood, 1852)
Potamanaxas laoma fumida (Draudt, 1922)
Potamanaxas laoma violacea (Dognin, 1888)
Potamanaxas melicertes (Godman & Salvin, 1895)
Potamanaxas hirta (A. G. Weeks, 1901)
Pyrgus orcus (Stoll, 1780)
Pyrgus oileus (Linnaeus, 1767)
Pythonides herennius Geyer, [1838]
Pythonides jovianus amaryllis Staudinger, 1876
Pythonides jovianus (Stoll, 1782)
Pythonides lerina (Hewitson, 1868)
Quadrus contubernalis (Mabille, 1883)
Quadrus lugubris (R. Felder, 1869)
Quadrus truncata (Hewitson, 1870)
Sostrata grippa Evans, 1953
Spathilepia clonius (Cramer, 1775)
Staphylus mazans (Reakirt, [1867])
Staphylus tridentis Steinhauser, 1989*
Staphylus lizeri (Hayward, 1938)
Theagenes aegides (Herrich-Schäffer, 1869)
Theagenes albiplaga (C. Felder & R. Felder, 1867)
Zera nolckeni (Mabille, 1891)

* Especies reportadas en la literatura (ver apartado de Métodos y materiales) para Colombia con datos de localidad precisos, no depositados en la colección del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia – Sede Bogotá.