

Lepidoptera del Pantepui. Parte I: Endemismo y caracterización biogeográfica

Mauro Costa¹, Ángel L Viloría², Otto Huber³, Stéphane Attal⁴, Andrés Orellana⁵

¹Residencia Las Cumbres, Avenida Las Acacias, La Florida, Caracas, Venezuela. E-mail: mauro13x50@gmail.com.

²Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Apartado Postal 20632, Caracas 1020-A, Venezuela. E-mail: aviloría@ivic.gob.ve.

³Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. Tobías Lasser", Ciudad Universitaria UCV, Caracas, Venezuela. E-mail: huberotto8@gmail.com

⁴5-15 rue Olivier-Noyer, F-75014 Paris, Francia. E-mail: stephane.attal@wanadoo.fr

⁵Departamento de Ingeniería de Producción Animal, Universidad Nacional Experimental del Táchira, Avenida Universidad, Paramillo, San Cristóbal 5001-A, Táchira, Venezuela. E-mail: aorell@unet.edu.ve.

Resumen

COSTA M, VILORIA A, HUBER O, ATTAL S, ORELLANA A. 2013. Lepidoptera del Pantepui. Parte I: Endemismo y caracterización biogeográfica. ENTOMOTROPICA 28(3): 193-217.

Se presenta la primera parte de una serie de contribuciones al conocimiento de las mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea y Hesperioidea) del Pantepui. Se describe la morfología y la localización de los tepuyes, unas mesetas de origen precámbrico situadas en el Escudo de Guayana, en Suramérica. Se recapitula sobre la noción y el concepto de Pantepui, una entidad biogeográfica que corresponde sólo a los niveles montano, altimontano y altotepuyano de los tepuyes de Venezuela, Guyana y Brasil. Se comenta brevemente acerca de las hipótesis biogeográficas que intentan dilucidar el origen de la biota pantepuyana. Se revisa la historia de su descubrimiento y del estudio de sus mariposas. Se presenta por primera vez una lista comentada de varios taxones endémicos de la región.

Palabras clave adicionales: Auyán Tepui, biogeografía, Cerro de La Neblina, Roraima, Venezuela.

Abstract

COSTA M, VILORIA A, HUBER O, ATTAL S, ORELLANA A. 2013. Lepidoptera of Pantepui. Part I: Endemism and biogeographic characterization. ENTOMOTROPICA 28(3): 193-217.

This is the first part of a series of contributions to the knowledge of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea) of the Pantepui. The morphology and the location of the tepuis, sandstone table mountains of Pre-Cambrian origin situated in the Guiana Shield, in South America, are described. The concept of Pantepui is discussed and redefined as a biogeographical entity corresponding only to the montane, high-montane and high-tepui levels of these mountains in Venezuela, Guyana and Brazil. Brief comments on the existing biogeographical hypotheses to explain the origin of the Pantepui biotas are also presented. Finally a historical account of the discovery and study of the butterflies in Pantepui, and a commented list of its endemic butterfly taxa is presented here for the first time.

Additional key words: Auyán Tepui, biogeography, Cerro de La Neblina, Roraima, Venezuela.

Introducción

Múltiples evidencias señalan que en tiempos remotos la Tierra era una masa de metales líquidos incandescentes en la que empezaron a formarse islas (cratones) que, después de un lento proceso de enfriamiento, originaron núcleos solidificados (escudos) que constituyeron los elementos primordiales de la litósfera continental terrestre (Stanley 1998, James y Fouch 2002).

El Escudo de Guayana representa uno de los tres cratones de la Placa Suramericana y es una de las regiones más antigua de la Tierra, resultando de los sucesivos enfriamientos y consecuente solidificación del Cratón Amazónico ocurrida en el Precámbrico (hace *ca.* 3 000 millones de años). Desde entonces, en un lapso de tiempo que corresponde a dos tercios de la existencia de nuestro planeta, el Escudo de Guayana ha sufrido una compleja transformación: sobre su basamento sólido se depositaron grandes cantidades de sedimentos arenosos por acción eólica hasta formar múltiples estratificaciones horizontales (Figura 1) que, debido a fenómenos de compactación, se transformaron en rocas duras llamadas areniscas o cuarcitas dependiendo del contenido de cuarzo en su composición (Weidmann y Huber 1998). Posteriormente, la acción combinada y perenne de agentes endógenos (volcánicos, sísmicos, tectónicos, etc.) y exógenos (atmosféricos, hidrológicos, etc.) fueron transformando progresiva y notablemente la cubierta rocosa original, generando mesetas (llamadas localmente tepuyes o tepui, en singular) aisladas una de otra y separadas entre sí por valles de notables dimensiones. Actualmente, estas imponentes montañas truncadas y los escarpes y cañones entre ellas, constituyen en su conjunto un paisaje *sui generis* admirable y único en el mundo.

El Escudo de Guayana actual, de aproximadamente 1 000 000 de km², subyace en toda Venezuela al sur del río Orinoco y se extiende por parte a las Guayanas, la porción

norte del Amazonas de Brasil y la porción sureste del Amazonas de Colombia. En contraste, los Andes son mucho más recientes (entre 30 y 60 millones de años) (Parra et al. 2009). Se ha inferido que durante un período de la historia geológica había, entre los Andes y el Escudo de Guayana, una extensa depresión oceánica (Räsänen et al. 1995, Webb 1995). Hace aproximadamente 100 000 años esos ambientes acuáticos fueron desplazados por los sedimentos provenientes de la actividad erosiva sobre esas montañas, formando así los llanos venezolanos y colombianos (Cooper et al. 1995).

Descripción sinóptica de los tepuyes del sur de Venezuela

El Ptari Tepui (Figura 2), situado en la Sierra de Lema al norte de la Gran Sabana (Venezuela), es un ejemplo de la geomorfología de un tepui: sobre una sabana plana y algo elevada (500 - 1 000 m) se erige un talud de laderas fuertemente inclinadas y generalmente cubiertas por bosque nublado (1 500 - 2 200 m). Por encima del talud casi desaparece la vegetación para dar paso a paredes rocosas verticales de altura variable, desde algunas decenas hasta más de mil metros. La cumbre aplanada o ligeramente inclinada (plateau), generalmente se ubica entre 1 500 y 3 000 m, con extensiones de área que van desde 1 km² (Upuigma Tepui) a más de 1 000 km² (Cerro Duida).

Los tepuyes están generalmente separados entre sí por grandes distancias, que a menudo se encuentran cubiertas por notables extensiones de selvas tropicales o sabanas bajas, lo que los hace parecer "islas" sobre un mar de vegetación. Dentro de este escenario, las selvas nubladas sólo se desarrollan en estrechos cinturones que rodean estas "islas" en sus taludes. En esto los tepuyes se diferencian claramente de los Andes tropicales en donde suelen apreciarse, entre los 1 000 y hasta más de 3 000 m, cinturones continuos de selva nublada que pueden extenderse horizontalmente sin interrupción por más de 2 500 km.



Figura 1. Estratificaciones horizontales de sedimentos arenosos: pared sur del Auyán Tepui, una de las grandes mesetas del Escudo de Guayana.

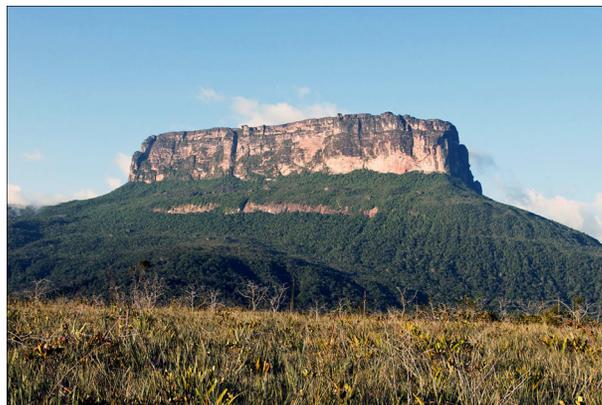


Figura 2. Ptari Tepui, visto desde la sabana del Salto Karuay (Gran Sabana), Venezuela.

Existen más de cincuenta tepuyes (Weidmann y Huber 1998, Vilorio y Pycz 2000). El mapa de la figura 3 y el Cuadro 1 presentan los tepuyes y macizos montañosos que alcanzan por lo menos los 1 500 m de altura en el Escudo de Guayana: las letras mayúsculas indican las montañas situadas total o parcialmente en Venezuela, mientras que los números indican las montañas situadas más allá de la frontera venezolana (1-4 Brasil, 5-7 Guyana). Se han omitido todos los tepuyes y cadenas montañosas del Escudo de Guayana que no alcanzan la altitud de 1 500 m con excepción del Cerro Ichún que está incluido a pesar de alcanzar la elevación de 1 430 m debido a su enorme extensión y cercanía a cumbres más elevadas.

Noción de Pantepui

El término Pantepui (*pan* = todo, del griego y *tepui* = nombre indígena pemón para las montañas de la Gran Sabana) fue introducido por Ernst Mayr y William H. Phelps, Jr. en 1954 durante el XI Congreso Internacional de Ornitología en Basilea (Suiza) en su trabajo “Origin of the bird fauna of Pantepui” (Mayr y Phelps, Jr. 1955). Posteriormente, ellos mismos ofrecieron la definición del término Pantepui como: “Las mesetas de arenisca situadas en Venezuela en el Territorio Amazonas y el Estado

Bolívar y en las regiones fronterizas adyacentes de Brasil y Guyana” (Mayr y Phelps, Jr. 1967, 1971).

Si bien a primera vista pareciera una definición puramente geográfica, en realidad la definición amplia de Pantepui dada por Mayr y Phelps, Jr. contiene, por un lado, un criterio geográfico explícito relativo a la extensión en superficie y altura y, por otro, un criterio biológico implícito referente a las condiciones de vida en el área en cuestión. Así, estos autores asignaron por primera vez una connotación biogeográfica al término, al considerar todas las alturas de esta región como pertenecientes al Pantepui.

Posteriormente, otros investigadores como Julian A. Steyermark (botánico), Marinus Hoogmoed y Paul Müller (herpetólogos) ofrecieron interpretaciones distintas del Pantepui (Steyermark 1979, 1982 ; Hoogmoed 1979; Müller 1973). Keith S. Brown, Jr., seguidor de la propuesta de los refugios paleoecológicos de Haffer (1969), realizó durante años un exhaustivo análisis de la distribución de ciertas tribus de mariposas neotropicales (Brown 1977a, 1977b, 1979, 1987) en cuyo resultado reconoció la existencia de varios centros de endemismo en América tropical, entre los cuales denominó Pantepui al área correspondiente a la porción

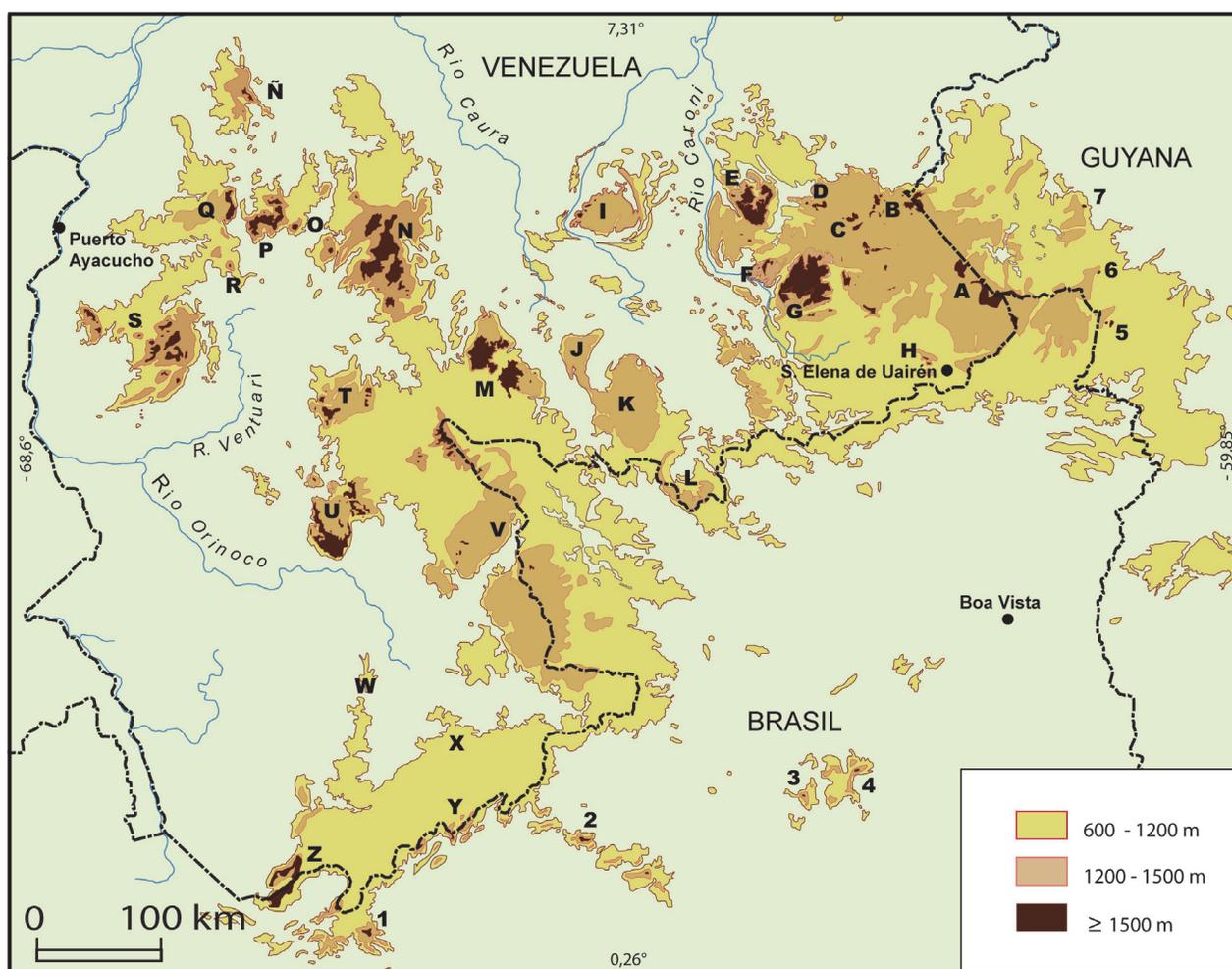


Figura 3. Ubicación cartográfica de los tepuyes y cadenas montañosas más importantes de Venezuela, Guyana y Brasil.

sureste del estado Bolívar en Venezuela (al sur del paralelo 6° N y al este del río Erebató hasta llegar a Roraima) sin tomar en consideración profunda las diferencias bióticas que impone el gradiente de altitud en este territorio (ver su discusión en relación a la fauna de altitudes en Brown 1987). Sus áreas de endemismo fueron inferidas a partir de la distribución de mariposas pertenecientes a grupos taxonómicos propios de la zona tropical, es decir de las tierras bajas y, por haberse delimitado por medio de la extrapolación de localidades de poca elevación, abarcan en su extensión regiones montañosas en donde la fauna de la zona tropical paulatinamente se enrarece a medida que se

asciende en altitud. Muchos de los Heliconiini e Ithomiini (Insecta : Lepidoptera, Nymphalidae) estudiados por Brown, viven en los ecosistemas de niveles inferiores de las montañas del Pantepui; en cambio, son reemplazados por otros taxones mejor adaptados a las condiciones naturales de los ecosistemas de mayor altitud, los cuales cubren extensiones considerables de territorio, en ocasiones de forma discontinua. De esta forma, pareciera claro que el término Pantepui, en el sentido en que lo ha usado Brown, tiene muy poco, o nada que ver, con el concepto original de Mayr y Phelps. No obstante, Neild (1996, 2008) en su monografía sobre las mariposas de Venezuela, notable por

Cuadro 1. Tepuyes y macizos montañosos sobre los 1 500 m de altura en el Escudo de Guayana.

Referencia en mapa	Nombre	Máxima elevación (m)	Área de la cumbre (Km ²)	Área del talud (Km ²)
A	Cadena de tepuyes orientales		70	320
	Uei tepui	2 150	2,5	
	Roraima tepui	2 723	34,4	
	Kukenán tepui	2 650	20,6	
	Yuruaní tepui	2 400	4,4	
	Wadakapiapué tepui	2 000	<0,01	
	Karaurín tepui	2 500	1,9	
	Ilú tepui y Tramén tepui	2 700	5,6	
B	Sierra De Lema		N. D.	N. D.
	Cerro Venamo	1 650	N. D.	
C	Macizo del Ptarí		2,6	58
	Sororopán tepui	2 050	N. D.	
	Carrao tepui	2 200	1,3	
	Ptarí tepui	2 400	1,3	
D	Macizo de los Testigos		12	116
	Kamarkawarai tepui	2 400	5	
	Tereke-Yurén tepui	1 900	0,6	
	Murispán tepui	2 350	5	
	Aparamán tepui	2 100	1,4	
E	Macizo Del Auyán		670,3	795
	Auyán tepui	2 450	667	
	Cerro la Luna	1 650	0,2	
	Cerro el Sol	1 750	0,6	
	Uaipán tepui	1 950	2,5	
F	Macizo Del Aprada		6	210
	Aprada tepui	2 500	4,4	
	Araopán tepui	2 450	1,3	
G	Macizo Del Chimantá		616,5	960
	Eruoda tepui	2 650	51,3	
	Tirepón tepui	2 600	8,8	
	Apacará tepui	2 450	173,1	
	Abacapá tepui	2 400	28,1	
	Agparamán tepui	2 400	22,5	
	Toronó tepui	2 500	59,4	
	Chimantá tepui	2 550	93,8	
	Churí tepui	2 500	47,5	
	Akopán tepui	2 200	92,5	
	Amurí tepui	2 200	36,9	
	Angasima tepui	2 250	2	
	Upuigma tepui	2 100	0,6	
H	Chirikayén Tepui	1 650	N.D.	N.D.
I	Cerro Guaiquinima	1 650	1 096	410

Continúa....

Continuación Cuadro 1. Tepuyes y macizos montañosos sobre los 1 500 m de altura en el Escudo de Guayana.

Referencia en mapa	Nombre	Máxima elevación* (m)	Área de la cumbre* (Km ²)	Área del talud* (Km ²)
J	Cerro Guanacoco	1 500	526	400
K	Cerro Ichún	1 430	2460	798
L	Sierra Marutani	1 500	N. D.	740
M	Macizo De Jaua		1172,5	770
	Cerro Sarisariñama	2 350	546,9	
	Cerro Jaua	2 250	625,6	
N	Sierra De Maigualida / Uasadi	2 400	440	N. D.
Ñ	Serranía De La Cerbatana	2 050	N. D.	N. D.
O	Cerro Yaví	2 300	5,6	70
P	Macizo Del Yutajé		275	143
	Serrania Yutajé	2 140	95,6	
	Cerro Coro Coro	2 400	179,4	
Q	Cerro Guanay	2 080	165	113
R	Cerro Camaní	1 800	1,9	N. D.
S	Macizo Del Sipapo		±300	N. D.
	Cerro Cuao	2 000	N. D.	
	Cerro Sipapo	1 800	N. D.	
	Cerro Ouana	1 800	N. D.	
T	Macizo Del Parú		930	580
	Cerro Parú / Asisa	2 200	725	
	Cerro Euaja	2 000	205	
U	Macizo Duida-Marahuaca		1219	1100
	Cerro Huachamacari	1 900	9	
	Cerro Marahuaca	2 800	121	
	Cerro Duida	2 360	1089	
V	Sierra Parima	1 850	N. D.	N. D.
W	Cerro Aratitiope	1 700	<0,01	N. D.
X	Sierra De Unturán	1 600	N. D.	N. D.
Y	Serranía Tapirapécó		N. D.	N. D.
	Cerro Tamacuari	2 340	<0,01	
Z	Macizo La Neblina		473	1515
	Cerro Aracamuni-Avispa	1 600	238	
	Sierra De La Neblina	3 014	235	
1	Serra Imerí	2 500	N. D.	N. D.
2	Serra Tulu Tuloi (Aracá)	2 140	N. D.	N. D.
3	Serra Do Pacu	1 880	N. D.	N. D.
4	Serra Da Mocidade	1 980	N. D.	N. D.
5	Mt. Wokomong	2 130	N. D.	N. D.
6	Mt. Ayanganna	2 050	N. D.	N. D.
7	Merume Mountains	1 630	N. D.	N. D.

N. D.= Datos no disponibles; *según Huber (Berry et al. 1995); Máximas elevaciones de las cadenas montañosas afuera de la frontera venezolana (1-7) según datos de Google Earth.

la cantidad de nuevos Ithomiini que describe del nivel montano del Pantepui, ha acogido la propuesta biogeográfica de Brown, la cual en lo práctico ha funcionado más o menos con éxito, en vista de que los grupos taxonómicos hasta ahora tratados por ese autor son esencialmente representantes de la fauna de tierras bajas o de mediana elevación.

La diversidad de interpretaciones sobre el uso del término Pantepui crea una evidente confusión, por lo cual es imprescindible aclarar qué es lo que se ha querido definir con esta palabra.

Huber (1987), partiendo de la definición original de Mayr y Phelps, y considerando ampliamente los rasgos que caracterizan los tepuyes, incorporó una serie de precisiones que mejoraron el concepto de Pantepui de la siguiente manera: “En la Región Guayana del sur de Venezuela, norte del Brasil, noroeste de Guyana y sur de Surinam se encuentra un complejo montañoso mayormente constituido por rocas areniscas de la Formación Roraima. Las porciones superiores (por encima de los 1 200 m aproximadamente) de este conjunto de montañas más o menos aisladas, presentan ecosistemas altamente diferenciados desde el punto de vista geológico, geomorfológico, geoquímico y biológico. El conjunto de estos ecosistemas de media y alta montaña se designa con el nombre de “PANTEPUI”.

Investigaciones posteriores sobre la flora del sur de Venezuela (Huber 1995, Berry et al. 1995) resaltan aun más la importancia de la definición de Pantepui como unidad biogeográfica que reúne esencialmente los ecosistemas de la Guayana alta en sus niveles altimontano y altotepuyano, usualmente por encima de los 1 500 m (Figura 4).

Un concepto todavía más depurado aparece en el Glosario Fitoecológico de las Américas (Huber y Riina 1997):

“Provincia fitogeográfica de la Región Guayana que incluye todos los ecosistemas de alta

montaña del Escudo guayanés, que están desarrollados en las cumbres de las mesetas de arenisca (“tepuyes”) y algunas montañas de granito (Sierra de Maigualida). Se caracteriza por sus Arbustales y Herbazales montanos especializados.

NEOTROPICO Guyana (Mt. Wokomong y Mt. Ayanganna), Venezuela meridional, Brasil septentrional; aprox. 1500 -3014 m. Endemismo muy alto. Familias representativas: Hymenophyllopsidaceae, Saccifoliaceae, Theaceae, Rapateaceae, Sarraceniaceae, Ericaceae, Asteraceae.”

Un concepto tal de Pantepui complementa bien la definición original de Mayr y Phelps, enfatizando su connotación altitudinal; pero éste corresponde a una noción basada principalmente en el uso de elementos bióticos como unidad biogeográfica (particularmente asociaciones vegetales como arbustales, herbazales), y sitúa la posesión del elevado endemismo, como un rasgo resaltante pero no implícito en su caracterización. Por consiguiente, ésta es una definición esencialmente corológica o fitogeográfica que en general sólo permitiría explicar parcialmente la aplicación del término Pantepui para grupos zoológicos sin que se pierda el sentido conceptual original.

Por ejemplo, en el caso de las mariposas, el límite inferior de los 1 500 m establecido para las comunidades vegetales del altimontano es necesariamente aproximado. El rango altitudinal del hábitat de estos insectos voladores puede tener una variación de varios cientos de metros y además no todos los tepuyes son idénticos en su zonificación vertical. Sin embargo, es justamente alrededor de los 1 500 m de altitud cuando ocurre el cambio a la vegetación altimontana, caracterizada por un elevado grado de endemismo y a la cual pudiera estar asociada una fauna de lepidópteros aun parcialmente desconocida. De hecho, el endemismo en las mariposas de los tepuyes aparece paulatinamente, a partir de las tierras intermedias, en el nivel

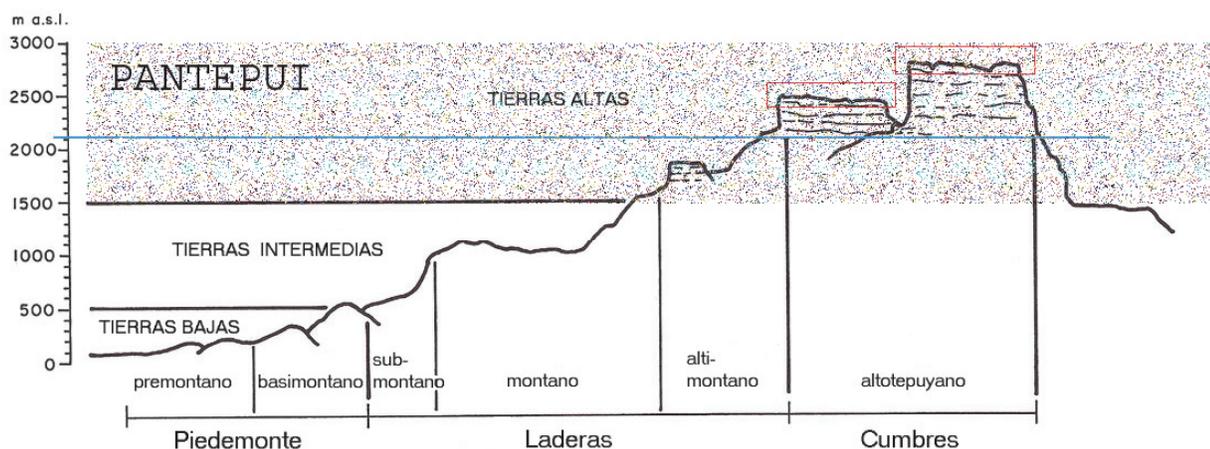


Figura 4. Zonificación altitudinal de la región guayanesa del sur de Venezuela (tomado de Huber 1995).

montano, es decir, más o menos a partir de los 1 000 m y se va incrementando con la altitud.

Es importante mencionar que no sólo la altitud es determinante en el incremento del endemismo, sino también la extensión de área disponible por encima de donde comienzan a aparecer los endemismos, ya que afecta el número total de especies presentes en un determinado biotopo. En general, este fenómeno ya ha sido estudiado en mariposas altiandinas (Viloria 2002).

En el programa de estudio de las mariposas del Pantepui planteado para continuar el presente trabajo, las expediciones a los tepuyes están siendo y serán dirigidas principalmente hacia los niveles altimontano y altotepuyano, desde los 1 500 m de altitud hasta el nivel de las cumbres, sin dejar de explorar las zonas entre 1 000 y 1 500 m, que necesariamente deben atravesarse para alcanzar los niveles superiores.

En la Figura 5 se evidencia el aislamiento de la Provincia de Pantepui (*sensu* Huber) con respecto al norte de los Andes (Provincia del Páramo Norandino, *sensu* Morrone), siendo la Cordillera de la Costa con su apéndice, la Serranía del Turimiquire (Provincia de la Costa Venezolana) los sistemas montañosos más cercanos, sin embargo, separados del Pantepui

por los llanos del Orinoco (Provincia de los Llanos Venezolanos).

El estudio de las mariposas de los tepuyes

Si aceptamos que la diversificación de las mariposas pareciera estar correlacionada con la aparición, proliferación y radiación de las angiospermas (plantas con flores, de las cuales se alimentan las mariposas, tanto larvas como adultos), aparecidas en el Mesozoico, más de 150 millones de años atrás (Bell et al. 2010), y que la edad inferida para los grupos modernos de mariposas es superior a los 70 millones de años (Viloria 2003, Wahlberg 2006), podríamos presumir que probablemente en el Escudo de Guayana existían mariposas antes de que emergiera la Cordillera de los Andes. Sin embargo, esta presunción permanece como una conjetura en vista de que no se conocen fósiles de mariposas anteriores al Eoceno (hace aproximadamente 48 millones de años) (Tyler et al. 1994).

Las primeras exploraciones a las zonas elevadas de los tepuyes se iniciaron a mediados del siglo XIX. Godman y Salvin (1887) describieron lo que ahora se conoce como *Calycopis matho* (Lycaenidae, Theclinae) en base a un ejemplar capturado por el ornitólogo y explorador inglés Henry Whitely. Este ejemplar se encuentra

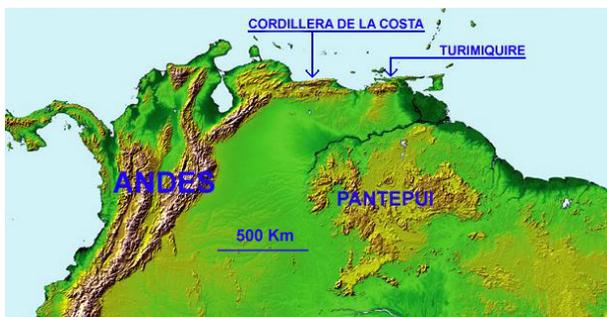


Figura 5. Ubicación del Pantepui en Sur América y su aislamiento intracontinental.

actualmente en el Natural History Museum de Londres, etiquetado “R. Carimang, British Guiana”; la especie es endémica de las mayores elevaciones de algunos tepuyes, como lo confirman las recolectas posteriores. Whitely fue probablemente el primer naturalista que alcanzó los niveles montano y altimontano de un tepui en sus expediciones pioneras a los montes Roraima y Kukenán entre 1881 y 1883. Sus viajes se efectuaron con gran esfuerzo, partiendo por vía fluvial desde la misión de Bartica Grove sobre el río Esequibo (Guyana) y con el fin principal de recolectar aves y estudiar la avifauna de la región. El recuento de sus expediciones (Whitely 1884) deja claro que la ruta tomada para aproximarse al Kukenán en 1881 fue a lo largo del río Mazaruni hasta alcanzar la confluencia con el río Carimang (o Caramang, según la toponimia moderna), cuyo curso remontó con la guía de indígenas locales hasta alcanzar el talud de la base del Kukenán, probablemente hasta una altitud no superior a los 1 500 m. En 1883 Whitely parece haber superado los 2 000 m en su intento de ascenso al Roraima Tepui. Es muy probable que el espécimen tipo de *C. matho* provenga de esta segunda expedición, toda vez que recientes observaciones por uno de los autores de este trabajo, indican que esta especie vuela entre los 1 500 y los 2 000 m. Whitely también recolectó otras mariposas en el Roraima, algunas de las cuales fueron descritas más tarde, tales

como: *Dismorphia crisia roraimae* (Hall 1939), *Heliconius elevatus roraima* (Turner 1966) y *Melinaea lilis kayei* (Brown 1977b).

El éxito de Whitely motivó rápidamente la preparación de la expedición de E. Im Thurn y H. J. Perkins que partiendo de Georgetown en 1884 alcanzó por primera vez la cumbre del Roraima (Im Thurn 1885, Perkins 1885). Es posible, aunque sin evidencias directas que lo prueben, que de este ascenso y de otros realizados tanto a Roraima (Anónimo 1892, o las expediciones ornitológicas de F. V. McConnell y J. J. Quelch en 1894 y 1898) como a otras montañas de la región (Im Thurn 1882) procedan varias muestras de lepidópteros depositadas actualmente en el Natural History Museum de Londres. Algunas de ellas representan los tipos de subespecies de mariposas descritas a finales del siglo XIX, tal como *Dismorphia zathoe proserpina* (Grose-Smith y Kirby 1897) o casi cien años más tarde como *Opsiphanes invirae roraimaensis* (Bristow 1991) y hasta ahora parecen ser endémicas del Pantepui. En 1905 Kaye describió el itómino *Napaeogenes silphys potaronus*, en base a material obtenido por C. B. Roberts en 1902 en el alto río Potaro (Guyana), una subespecie propia de la región, pero que también vuela a elevaciones menores. El botánico alemán Ernst Ule, quien tuvo una exitosa carrera como explorador en Suramérica, particularmente en Brasil (Harms 1915), también alcanzó elevaciones considerables en su exploración al monte Roraima (Ule 1911), obteniendo no solamente una colección significativa de plantas (Ule 1914), sino también muestras zoológicas. Entre estas últimas, dos especies de mariposas, *Pedaliodes roraimae* y *Antirrhoea ulei* (Strand 1912), pueden ser consideradas endémicas del Pantepui (Viloria y Pyrcz 1995, Orellana 2004).

Quizás las contribuciones más importantes al conocimiento de las mariposas del Pantepui durante la primera mitad del siglo XX se deban al explorador y zoólogo anglo-americano George H. H. Tate, quien dirigió la expedición

Lee Garnett Day al monte Roraima en 1927-1928 (Tate 1928, 1930, 1932), la expedición Tyler al cerro Duida entre 1928 y 1929 (Tate y Hitchcock 1930) y además participó en la expedición Phelps al Auyán Tepui (Tate 1938), todas las cuales alcanzaron las cumbres de esas montañas. No conocemos que Tate haya recolectado mariposas en Auyán Tepui, pero en el Roraima y el Duida realizó importantes colecciones que resultaron en las primeras listas faunísticas de mariposas de la región, y en la descripción de numerosos taxones, en particular hespéridos (Bell 1932) y piéridos (Brown 1932). Los riodínidos y licénidos recolectados por Tate en el Roraima y en el Duida fueron estudiados por Huntington (1933), quien aparentemente sólo detectó taxones propios de zonas bajas y de distribución relativamente amplia. Poco después Forbes (1942) también publicó una lista de mariposas de la Guayana venezolana, pero basándose en material recolectado en altitudes menores, y en un artículo posterior describió *Mechanitis lysimnia bipuncta* a partir de insectos capturados en la cuenca del Surukún, alto río Caroní, por Pablo Anduze en 1941 (Forbes 1948).

Reissinger (1970) describió algunos piéridos pantepuyanos en base al material obtenido por C. Lindemann en 1964 en la vertiente brasileña del Cerro de La Neblina y ese año Jan y Bohumila Bechyné exploraron la misma región recolectando insectos. El estudio posterior de las mariposas que pudieron capturar reveló la existencia de varios taxones desconocidos y endémicos (por ejemplo, los itóminos *Melinaea mnasias neblinae* (Brown 1977b) y *Pteronymia alicia* (Neild 2008). Entre 1983 y 1987, el Cerro de La Neblina fue el destino de una compleja expedición científica multidisciplinaria (Brewer-Carias 1988) en la que participaron entomólogos de diversas nacionalidades, entre ellos J. De Marmels de la Universidad Central de Venezuela, así como colegas de la Smithsonian Institution, que obtuvieron

mariposas endémicas de la zona montana y altimontana de este macizo, las cuales fueron descritas posteriormente (Viloria 1995, Neild 2008).

A partir de las décadas de 1960 y 1970 un grupo de entomólogos y coleccionistas venezolanos (F. Fernández-Yépez, C. J. Rosales, F. Romero, H. Skinner, A. Chacón, C. Bordón, etc.) comenzaron a explorar la Sierra de Lema, sobre todo por la oportunidad que brindó la apertura de la carretera entre El Dorado y Santa Elena de Uairén, en el sector montañoso conocido como La Escalera. A partir de la década de 1990, se intensificó la exploración de esta región (principalmente por M. Costa, A. Neild, T. Pyrcz, A. Orellana, J. De Marmels). La región de La Escalera ha rendido una cantidad considerable de descubrimientos lepidopterológicos, reflejados en la descripción reciente de especies y subespecies de papiliónidos, ninfálicos, licénidos y hespéridos propios de elevaciones medias (Pyrcz 1995, De Marmels et al. 2003, Bollino y Costa 2004, Pyrcz y Fratello 2005, Neild 2008, Neild y Romero Montesino 2008, Orellana 2010, Zubek y Pyrcz 2011, Bálint y Costa 2012).

Cabe destacar que a partir de los años 1980s entomólogos como J. Clavijo, J. De Marmels, L. J. Joly, J. Lattke y A. Chacón, todos del Instituto de Zoología Agrícola de la Universidad Central de Venezuela (UCV) han venido participando en expediciones a las cumbres de varios tepuyes y de serranías conexas (como Tapirapecó). Estas expediciones fueron organizadas y auspiciadas por instituciones como la Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales (FUDECI) y la Fundación Terramar, las cuales tuvieron logística de apoyo aéreo (helicóptero): aunque costoso, éste es el medio idóneo para acceder a los puntos más remotos y altos del Pantepui y llevar a cabo recolecciones en las cumbres con mayor eficiencia, evitando el desgaste físico de los largos y difíciles ascensos a pie. De estas

expediciones a los tepuyes venezolanos procede valioso material de mariposas preservado en la colección del MIZA (Museo del Instituto de Zoología Agrícola de la UCV), el cual ha servido para describir especies endémicas de los montes Roraima y Kukenán (Viloria y Pycrz 1994, Neild 2000, 2008); Auyán Tepui (Neild 1996, Pycrz y Neild 1996, De Marmels y Clavijo 1998, De Marmels 1999, Viloria y Pycrz 2000, Neild 2008, Orellana 2010, Attal y De Marmels 2012); la Serranía de Tapirapécó (Viloria 1998); el cerro Yutajé (Viloria y Pycrz 2000, De Marmels et al. 2003, Neild 2008); el cerro Marahuaka (Viloria y Pycrz 2000, Neild 2008) y el cerro Yaví (Viloria y Pycrz 2000).

En la vertiente de Guyana, Steve Fratello, ha venido explorando las zonas montañosas y los tepuyes guyaneses, como los montes Roraima, Wokomong y Ayanganna y las montañas de Acarí (Fratello 1996a, 1996b, 1999, 2000, 2001a, 2001b, 2003, 2004a, 2004b y 2005). De estas localidades solamente Roraima, Wokomong y Ayanganna tienen elevaciones suficientes para ser consideradas parte del Pantepui biogeográfico. Las muestras de mariposas del Monte Ayanganna y de la vertiente guyanesa del Roraima han servido para la descripción de algunos taxones endémicos: piéridos (Bollino y Costa 2007), riódinidos (Hall 2005, 2006), y ninfálicos (Pycrz y Fratello 2005, Neild 2008).

Los registros de mariposas conocidos para la serranía colombiana de Chiribiquete (Constantino y Johnson 1997, Salazar y Constantino 2007), que pertenece al Escudo Guayanés, en nuestra opinión no califican como registros para el Pantepui, toda vez que dicha serranía y mesetas (pequeños tepuyes) no alcanzan altitudes suficientes como para desarrollar propiamente ecosistemas altimontanos y altotepuyanos (máxima elevación 840 m).

Algunas serranías de Surinam, que forman parte del Escudo de Guayana, alcanzan altitudes máximas de 1 230 m (Julianatop), 1

026 m (Tafelberg) y 986 m (Eilerts de Haan), sin embargo, no tenemos hasta el momento información sobre mariposas endémicas de aquellas cumbres (Gernaat et al. 2012). Por otra parte, en las últimas décadas se han descrito numerosas especies y subespecies de mariposas de Guyana Francesa, algunas aparentemente endémicas, pero habitantes de zonas bajas, toda vez que la máxima elevación de este país es de 851 m (Monte Bellevue de L'Inini).

Aún sumando los esfuerzos arriba detallados, los conocimientos actuales sobre las mariposas del Pantepui son limitados, si se compara con la Cordillera de la Costa venezolana o Los Andes. Las expediciones recientes a estas remotas regiones han sido escasas y en su mayoría se ha tratado de expediciones en helicóptero, única manera para los biólogos alcanzar la cumbre de ciertos tepuyes. Cabe destacar que estos ambientes tienen escasa vegetación por la predominancia rocosa y, en consecuencia, la biodiversidad, si bien es de carácter altamente endémico, es definitivamente pobre y limitada a biotopos muy reducidos en área: bosques bajos, matorrales o herbazales que crecen en la proximidad de profundas grietas o a la base de pequeñas alturas que se elevan sobre el plateau. Por ejemplo, sólo tres especies de mariposas diurnas son conocidas de la cumbre de Roraima (altitud del plateau 2 730 m, extensión 34,4 km²), a pesar de que éste es uno de los tepuyes mejor explorado y el que probablemente ha recibido mayor atención científica: *Protopedaliodes kukenani* Viloria y Pycrz y *P. ridouti* Viloria y Pycrz (Satyrinae, Nymphalidae) y *Catantix duida* Brown (Pieridae). Por otra parte, estudios biológicos más o menos integrales de algunos sistemas tepuyanos han excluido completamente los lepidópteros, insectos que parecieran no ser los más conspicuos en las cumbres de los tepuyes (Villareal et al. 2002 y Aubrecht et al. 2012).

El debate sobre si la fauna de mariposas del Pantepui es realmente pobre o pobremente conocida (Pycrz y Fratello 2005) está abierto;

nuestra opinión se inclina más hacia la segunda hipótesis. Nos referimos en particular a la fauna de las selvas nubladas que rodean los tepuyes y que siempre recubren sus taludes aproximadamente entre los 1 500 y los 2 200 m de altitud, ya que aquí es donde la biodiversidad es mucho mayor; pero a la vez, se trata de las zonas menos estudiadas.

Varios motivos dificultan las investigaciones en el Pantepui: costos elevados de las expediciones; dificultad para alcanzar los taludes de los tepuyes (muchos días de caminata, pendientes fuertes, falta de vías de acceso, etc.); clima adverso, normalmente sobre los taludes de los tepuyes se desarrolla nubosidad durante todo el día; dificultad física para desplazarse. Aún con buen clima, la recolecta de mariposas en los tepuyes no es una tarea simple. Lo normal es que el recolector deba desplazarse sobre piedras inclinadas y resbaladizas o en barro, entre raíces, lo cual limita enormemente su agilidad y eficiencia.

No obstante, algunas de las más recientes expediciones a estos lugares han arrojado resultados inesperados y alentadores: han aparecido por primera vez mariposas jamás registradas para Venezuela y también mariposas aún no conocidas y cuya descripción es parte integrante de los próximos capítulos de este trabajo.

Consideraciones sobre el endemismo de las mariposas de las mesetas o tepuyes de la Guayana

Dos géneros de ninfálidos, el satirino *Protopedaliodes* (Viloria y Pyrcz 1994) y un calicorino cuya descripción está en proceso de publicación (Costa et al., en prensa), así como una cantidad notable de especies y subespecies de mariposas diurnas, viven exclusivamente en los relieves medios y altos que se encuentran enclavados en la hasta ahora llamada subregión Amazónica (*sensu* Morrone 2000, 2001), siempre en unidades territoriales más o menos

aisladas que emergen por encima de la zona tropical (mesetas o tepuyes y algunas serranías conexas) (Viloria 2000, 2005). La distribución de estos taxones no ha podido acoplarse satisfactoriamente, con coherencia y precisión, con ninguna de las provincias biogeográficas delimitadas en el último sistema esquemático de clasificación propuesto para América Latina y el Caribe (Morrone 2001), el cual procede de acuerdo al criterio que considera las áreas de endemismo como las unidades básicas para la clasificación y jerarquización biogeográfica (Harold y Mooi 1994, Hausdorf 2002), y que luego fue adoptado para el Código Internacional de Nomenclatura de Área, ICAN (Ebach et al. 2008).

La fauna de mariposas conformada por el conjunto de los taxones arriba referido es taxonómicamente unitaria y cohesiva, y sus géneros, especies y subespecies son propios y endémicos de las formaciones vegetales que se desarrollan en tierras elevadas, dispuestas de manera espacialmente discontinua, como un archipiélago de montañas y mesetas incrustadas entre las llamadas Provincias de Guyana, Guyana Húmeda, Roraima e Imerí (*sensu* Morrone 2000). Como área de endemismo, esta unidad es análoga y probablemente homóloga a la entidad fitogeográfica definida como Pantepui (*sensu* Huber 1987, 1994, 1995 y Huber y Riina 1997; ver antecedentes en Mayr y Phelps 1955, 1967, 1971). Caracterizamos aquí el Pantepui biogeográfico como área de endemismo, desde un punto de vista meramente lepidopterológico y con carácter preliminar, por la presencia de los taxones endémicos que siguen a continuación. La información geográfica que acompaña a esta lista taxonómica ha sido extraída y compilada de trabajos previos, tal y como apareció publicada. No se ha incluido ningún registro inédito. Se incluye, entre paréntesis, la referencia bibliográfica.

FAMILIA PIERIDAE

Subfamilia Pierinae

Tribu Pierini

Catasticta duida F. M. Brown: (Brown 1932). Localidad típica: Venezuela, Mt. Duida, alt. 6 500 ft. Otras localidades: (Brown 1932): Mt. Roraima, Brazil, alt. 7 400 ft

Catasticta sisamnus ayanganna Bollino y Costa: (Bollino y Costa 2007). Localidad típica: Guyana, Region 7, Mount Ayanganna, Koatse R.

Pereute lindemanna lindemanna Reissinger: (Reissinger 1970). Localidad típica: Brasilia sept., Serra Neblina, 1 250 m.

Pereute lindemanna pemona De Marmels, Clavijo y Chacín: (De Marmels et al. 2003). Localidad típica: Venezuela, Bolívar State, Sierra de Lema, Road El Dorado-Santa Elena de Uairén, km 25, 1 090 m.

Pereute lindemanna piaroa De Marmels, Clavijo y Chacín: (De Marmels et al. 2003). Localidad típica: Venezuela, Amazonas State, Cerro Yutajé, 1 750 m, 5° 45' N, 66° 08' W.

Subfamilia Dismorphinae

Pseudopieris viridula mimaripa De Marmels, Clavijo y Chacín: (De Marmels et al. 2003). Localidad típica: Venezuela, Bolívar State, road El Dorado-Santa Elena de Uairén, km 125, 1 090 m. Otras localidades: road El Dorado-Santa Elena de Uairén, km 131,7; 1 400 m.

Lienix nemesis christa (Reissinger): (Reissinger 1970). Localidad típica: Brasilia sept., Serra Neblina, 1 500 m.

Dismorphia crisia roraimae Hall: (Hall 1939). Localidad típica: British Guiana, Roraima.

Dismorphia crisia neblina, Reissinger: (Reissinger 1970). Localidad típica: Brasilia sept., Serra Neblina, 1 500 m.

Dismorphia zathoe proserpina Grose-Smith y Kirby: (Grose-Smith y Kirby 1897). Localidad típica: British Guiana, Roraima.

FAMILIA NYMPHALIDAE

Subfamilia Biblidinae

Tribu Callicorini

[n. gen.] Attal y Viloría; [n. sp.] Costa: (Costa et al. en prensa). Localidad típica: El Peñón, 1 850 m, Venezuela, estado Bolívar, Auyán Tepui.

Mesotaenia vaninka delafuentei Neild: (Neild 1996). Localidad típica (Corregida por De Marmels y Clavijo 1998): Venezuela, Amazonas, Cerro Yutajé, 1 750 m, 5° 45' N – 66° 8' W.

Perisama tepuiensis Attal y De Marmels: (Attal y De Marmels 2012). Localidad típica: Venezuela, Bolívar, El Zanjón, cima, Auyantepuy [sic], aprox. 2 000 m; (De Marmels 1999 como *Perisama* spec.). Localidad: Auyán Tepui (Bolívar).

Subfamilia Charaxinae

Tribu Anaeni

Memphis n. sp. Orellana y Costa: (Costa et al. en prensa). Localidad típica: La Escalera, Km 132 sur El Dorado (05°54'50" N ; 61°26'10" O), 1 450 m, Sierra de Lema, Edo. Bolívar, Venezuela. Otras localidades: (Costa et al. en prensa): Auyán Tepui, via a El Peñón (05°44'23" N ; 62°32'19" O), 1 730 m, 27-XII-2012, Edo. Bolívar, Venezuela.

Memphis montesino Pycrz: (Pycrz 1995). Localidad típica: Venezuela, Bolívar State, 30 km West of Santa Elena de Uairén, Río Surukum [sic], 1 000 m; (Pycrz y Neild 1996): "South-eastern Pantepui".

Memphis viloriae Pycrz y Neild: (Pycrz y Neild 1996). Localidad típica (corregida por De Marmels y Clavijo 1998): Venezuela, Amazonas, Cerro Yutajé, 1 750 m, 5° 45' N – 66° 8' W.

Subfamilia Nymphalinae

Tribu Melitaeini

Eresia carme judithae Neild: (Neild 2008). Localidad típica: Vía El Dorado – Santa Elena, km 122, Sierra de Lema, 1 440 m, SE Bolívar, SE Venezuela. Otras localidades: la misma vía, kms 122-130, 1 400 - 1 440 m.

Junonia evarete oscura Neild: (Neild 2008). Localidad típica: Vía Salto Mosquito, appr. 15 km SSW of San Ignacio de Yuruani, SE Bolívar, SE Venezuela, 900 m. Otras localidades: (Forbes [1929]): (como *J. lavinia* ab. *nigralis*), Kaieteur, British Guiana; (Neild 2008): Kavanayen Rd., Canaima N. Park, Bolívar, Venezuela, 1 000 m; Bolívar, P. N. Kanaima, Sn. I. Yuruani a Peray-Tepui, 1 300 m; Roraima; La Escalera, 1 100 m, Sierra de Lema, Edo. Bolívar, Venezuela; S. Fr. Yuruani, Bolívar; km 7 vía Roraima; km 23 vía Icabarú; Guayaraca, Auyantepui, BO, Venezuela, 1 100 m; Uonken, BO, Venezuela, 850 m; Kavanayen, Bolívar, Venezuela, +/- 1 300 m; Venezuela, Bolívar, Río Surukum, Carretera Sta. Elena-Icabarú, 850 m; Sta. Elena, Venezuela, Guayana [sic].

Junonia genoveva vivida Forbes: (Forbes [1929]). Localidad típica: Ireng R. to Roraima, Brazil. Otras localidades: (Neild 2008): Guiana Shield (Eastern Pantepui).

Hypanartia lethe rosamariae Neild: (Neild 2008). Localidad típica: Vía Sta. Elena – Icabarú, km 24.6, SE Bolívar State, 1 050 m. Otras localidades: (Neild 2008): Vía Sta. Elena – Icabarú, km 23, SE Bolívar State; Track to Apoipó, north of km 35 (junction to Betania) on Sta. Elena to Icabarú Road, SE Bolívar State, SE Venezuela, 850 - 1 000 m; 7 km W Waramasén (km 15 vía Icabarú), 1 050 m, Estado Bolívar, Venezuela; Alto Orinoco, 300 m, Lat N 2° 05' 2" 10' Long O. 63° 50', Venezuela; Alto Orinoco, 500 m, Lat N 2° 15' 2" 20' Long O. 63° 35'; "La Cumbre", T.F.A.

Subfamilia Morphinae

Tribu Antirrhini

Antirrhoea ulei Strand: (Strand 1912). Localidad típica: "Venezuela, Bolívar", "Sierra de Lema.

Km 125, 1 500 m", por designación posterior (Orellana 2004). Otras localidades: (Strand 1912): "Die Lokalität Roraima liegt in Venezuela an der Grenze von Britisch-Guyana, unter 5 Grad nördlicher Breite"; (Fratello 1996a): Guyana, Wokomung Tepui, hasta 5 000 ft (como *Antirrhoea* sp.); (Fratello 1999): Guyana, Mount Ayanganna, 5 000 ft.; (Fratello 2000): Guyana, Mount Ayanganna; (Orellana 2004): Auyán Tepui y Sierra de Lema; (Orellana 2008): "Pantepui highlands of south-eastern Venezuela, west-central Guyana, and perhaps also in adjacent North Brazil".

Subfamilia Brassolinae

Tribu Brassolini

Opsiphanes invirae roraimaensis Bristow: (Bristow 1991). Localidad típica: Guyana, Roraima.

Subfamilia Satyrinae

Tribu Satyrini

Forsterinaria hannieri Zubek y Pyrcz: (Zubek y Pyrcz 2011). Localidad típica: Venezuela, Estado Bolívar, La Escalera, (Santa Elena road) km 130, 1 400 m. Otras localidades: (Zubek y Pyrcz 2011): Venezuela, Estado Bolívar, La Escalera, km 123, 1 400 – 1 450 m; La Escalera, km 129, 1 400 – 1 450 m; Estado Bolívar, Sororopán, 1 700 m; Estado Bolívar, Kavanayén, 1 300 m.

Eretris agata Pyrcz y Fratello: (Pyrcz y Fratello 2005). Localidad típica: Venezuela, Estado Bolívar, Sierra de Lema, road El Dorado – Santa Elena de Uairén km 132, 1 350 – 1 400 m.

Oxeoschistus romeo Pyrcz y Fratello: (Pyrcz y Fratello 2005). Localidad típica: Guyana, N. slope Mt. Roraima, 2nd Camp, 1 300 m, 5° 16' N, 60° 44' W.

Pedaliodes chaconi Vilorio: (Vilorio 1998). Localidad típica: Venezuela, T. F. Amazonas, Sierra de Tapirapécó, Cerro Tamakuari, a 1 300 m, 01° 13' N, 64° 41' 30" W.

Pedaliodes demarmelsi Vilorio: (Vilorio 1995). Localidad típica: Venezuela, T. F. Amazonas,

Depto. Río Negro, Cerro de La Neblina, foot of Pico Phelps, 2 000 m. Otras localidades: (Viloria 1995): Venezuela, T. F. Amazonas, Cerro de La Neblina, Camp X, 0° 54' N, 60° 2' W, 1 690 m; Venezuela, T. F. Amazonas, Cerro de La Neblina, Camp II 0° 50' N, 65° 59' W, 2 100 m y 0° 49' N, 65° 59' W, 2 100 m.

Pedaliodes roraimae Strand: (Strand 1912). Localidad típica : “Die Lokalität Roraima liegt in Venezuela an der Grenze von Britisch-Guyana, unter 5 Grad nördlicher Breite” ; (Viloria y Pycrz 1995): Venezuela, Bolívar, Gran Sabana, Roraima, 1 800 m; Venezuela, Bolívar, El Dorado-Santa Elena, km 155, 1 280 m.

Pedaliodes terramaris Viloria y Pycrz: (Viloria y Pycrz 2000). Localidad típica: Auyán-Tepui, 1 500 m, Bolívar, Venezuela, 5° 57' N 62° 39' W.

Pedaliodes yutajeana Viloria y Pycrz: (Viloria y Pycrz 2000). Localidad típica: Cerro Marahuaka, 2 470 m, Parque Nacional Duida-Marahuaka, Amazonas, Venezuela, 3° 37' N, 65° 22' W. Otras localidades: (Viloria y Pycrz 2000): Cerro Yutajé, 1 750 m, Amazonas, Venezuela, 5° 45' N, 65° 08' W; Cerro Yaví, 2 200 m, Amazonas, Venezuela, 5° 43' N, 65° 54' W.

Protopedaliodes kukenani Viloria y Pycrz: (Viloria y Pycrz 1994). Localidad típica: Cerro Kukenán, Grand [sic] Sabana, Bolívar State, Venezuela, [2 600] – 2 700 m, 5° 19' N, 60° 49' W.

Protopedaliodes profauna Viloria y Pycrz: (Viloria y Pycrz 2000). Localidad típica: Auyán-Tepui, 1 700 m, Bolívar, Venezuela, 5° 58' N, 62° 32' W. Otras localidades: (Viloria y Pycrz 2000): Auyán-Tepui, 1 800 m, Bolívar, Venezuela, 5° 51' N, 62° 35' W.

Protopedaliodes ridouti Viloria y Pycrz: (Viloria y Pycrz 2000). Localidad típica: Mt. Roraima, 8 000 ft, Venezuela.

Subfamilia Danainae

Tribu Ithomiini

Greta clavijoi Neild: (Neild 2008). Localidad típica: “Venez. Amazonas, Cerro Yutajé, 1 750

m, 5° 45' N – 66° 8' W. Otras localidades: (Neild 2008): Vía El Dorado- Santa Elena, Sierra de Lema, 1 400 m, Bolívar, SE Venezuela; La Escalera, kms. 119-130, 1 100 - 1 400 m, Estado Bolívar, Venezuela; Ptari-Tepui, Bolívar, Venezuela; Campamento V, Cerro Neblina, T. F. Amazonas, Venezuela, 1 200 m; Campamento VII, [Cerro Neblina], T.F. Amazonas, Venezuela, 1 870 m; Venezuela, T. F. Amazonas, Cerro de la Neblina, Camp XI, 1 490 m, 0° 52' N – 65° 58' W; Cerro Neblina, Norte Brasil, 1 270 m; Brasilia sept. Serra Neblina, 1 500 m; Venezuela, T. F. Amazonas, Parque Nacional Duida Marahuaka / Marahuaka – Macizo Central, 3° 40' N - 65° 28' W, 1 040 m; Guyana, Region 7, Mt Ayanganna 3 300' – 4 500', 05° 24.1' N – 59 57.4' W; idem 4 500' – 5 500'.

Hypothyris ninonia lema Brown: (Brown 1977a). Localidad típica: “Venezuela: Bolívar, Carretera El Dorado a Santa Elena, km 125, 5° 58' N, 61°28' W, 1 100 m [sic]. Otras localidades: (Neild 2008): Venezuela, Eastern Bolívar State, Sierra de Lema, 1 400 m.

Hypothyris ninonia connexa Hall: (Hall 1939). Localidad típica: Br. Guiana, Roraima.

Hyposcada dujardini humboldti Neild: (Neild 2008). Localidad típica: km 125 El Dorado – Santa Elena, BO, Venezuela, 1 100 m. Otras localidades: (Neild 2008): Venezuela, Estado Bolívar, Sierra de Lema, La Escalera, km 130, 1 400 – 1 450 m; B. Guiana, Roraima.

Hyposcada zarepha bonplandi Neild: (Neild 2008). Localidad típica: km 125 El Dorado – Santa Elena, BO, Venezuela, 1 100 m. Otras localidades: (Neild 2008): Venezuela, Estado Bolívar, Sierra de Lema, kms 116.8 – 155 El Dorado – Santa Elena, 1 100 – 1 400 m.

Oleria boyeri Neild: (Neild 2008). Localidad típica: km 125 El Dorado – Santa Elena, BO, Venezuela, 1 100 m. Otras localidades: (Neild 2008): Venezuela, Estado Bolívar, Sierra de Lema, kms 120 – 133 El Dorado – Santa Elena,

900 – 1 500 m; Guyana, Region 7, Mount Ayanganna, 4 500' - 5 500'.

Pagyris renelichyi Neild : (Neild 2008). Localidad típica: Caño Tehuri, Base du Marahuaca, Amazonas central, Venezuela.

Eutresis hyperiea imeriensis Brown: (Brown 1977a). Localidad típica: Brasil: Amazonas, “Cerro Neblina, Norte Brasil” (probablemente 0 43' N., 66 07' W., num tributário do alto Rio Cauaburi), 900 m. Otras localidades: (Brown 1979); (Neild 2008): [Brasil], “upper Rio Tucano”.

Melinaea lilis kayei Brown : (Brown 1977b). Localidad típica : Guyana, Quonga (probably about 6°30' N 59° W).

Mechanitis lysimnia bipuncta Forbes: (Forbes 1948). Localidad típica: Surukum basin, upper Caroni River, Venezuelan Guiana.

Callithomia lenea bella Neild: (Neild 2008). Localidad típica: Sierra de Lema, Venezuela, Bolívar, km 112, 1 050 m. Otras localidades: (Neild 2008): Vía El Dorado – Santa Elena, kms. 117-132, La Escalera, Sierra de Lema, SE Bolívar, Venezuela, 1 100 – 1 400 m; La Escalera, Luepa, 2 km antes fin de selva, Bolívar, Venezuela.

Dircenna adina stevei Neild: (Neild 2008). Localidad típica: Km 125, El Dorado – Santa Elena, BO, Venezuela, 1 100 m. Otras localidades: (Neild 2008): Venezuela, Bolívar, kms. 123-155, El Dorado – Santa Elena, La Escalera, Sierra de Lema, 1 100 – 1 400 m; Brazil, Mt Roraima, Camp Glycor, 6 000'.

Dircenna dero christopheri Neild: (Neild 2008). Localidad típica: Vía Sta. Elena – Icabarú, km 30.6, SE Bolívar State, SE Venezuela, 900 m. Otras localidades: (Neild 2008): Vía Sta. Elena – Icabarú, km 35-40, 850 – 1 000 m, SE Bolivar State, SE Venezuela; Surukum basin, Upper Caroni, Venezuela; Río Surukún, 870 m, Edo. Bolívar; Icabarú Wari-Wantey; Icabarú 950 m; Wariwantey, Bolivar, Venezuela, 900 m;

Venezuela, Bolívar, 700 m, Waramasén, Gran Sabana, Bosque Mata Cuchilla; Venezuela, Amazonas, P. N. Parima – Tapirapécó, Parima, 820 m.

Episcada doto paquito Neild: (Neild 2008). Localidad típica: Río Surukún, 870 m, Estado Bolívar, Venezuela. Otras localidades: (Neild 2008): Arabupu, Venezuela; kms 40-44 vía Icabarú, SE Bolívar State, Venezuela, 900 m; kms 20-35 Santa Elena – Icabarú Road, SE Bolívar, Venezuela, 850 – 1 000 m; vía El Dorado – Sta. Elena, km 254, SE Bolivar State, SE Venezuela, 830 m; vía Roraima, km 7 (1 200 m), Edo. Bolívar, Venezuela; Uaiparú, 700 m, Estado Bolívar, Venezuela; 10 km NE Kavanayén, 1 350 m, Estado Bolívar, Venezuela.

Pteronymia alissa dorothyae Neild: (Neild 2008). Localidad típica: Vía El Dorado – Santa Elena, km 131.7, Sierra de Lema, 1 400 m, Bolívar, SE Venezuela. Otras localidaes: (Neild 2008): Vía El Dorado – Santa Elena, kms. 123- 131.7, La Escalera, Sierra de Lema, 1 100 - 1 400 m, Bolívar, SE Venezuela; Venezuela, Arabupu; British Guiana, Roraima.

Pteronymia alissa marjorieae Neild: (Neild 2008). Localidad típica: Venezuela, T. F. Amazonas, Dpt. Río Negro / Campamento VII, 1 870 m, [Sierra Neblina]. Otras localidades: (Neild 2008): Venezuela, T. F. Amaz. Cerro Neblina, Camp VII – 1 850 m, 0° 51' N – 65° 58' W; Cerro Neblina, Norte Brasil, 1 500 m; Brasilia sept., Serra Neblina, 1 500 m.

Pteronymia alicia Neild:(Neild 2008). Localidad típica: Km 125 El Dorado – Santa Elena, BO, Venezuela, 1 100 m. Otras localidades: (Neild 2008): kms. 125 - 155 El Dorado – Santa Elena, Sierra de Lema, BO, Venezuela, 1 100 – 1 440 m; Venezuela, T. F. Amazonas, Cerro de la Neblina, Camp XI, 1 490 m, 0° 52' N – 65° 58' W; Brasilia sept. Serra Neblina, 1 250 m.

Pteronymia peteri Neild: (Neild 2008). Localidad típica: Marahuaka – Macizo Central, 3 40' N

– 65 28' W, 1 040 m, T. F. Amazonas, Parque Nacional Duida-Marahuaka, Venezuela.

Subfamilia Heliconinae

Tribu Acraeini

Actinote anteas pierrei Neild y Romero: (Neild 2008). Localidad típica: “km 40 Sta. Elena to Icabarú Road, S. E. Bolívar, Venezuela. Otras localidades: (Neild 2008): Vía Sta. Elena – Icabarú kms. 24.6 - 40, 900 – 1 050 m, S. E. Bolívar, Venezuela; 10 km oeste de Sta. Elena de Uairén, Bolívar, Venezuela; Roraima, Br. Guiana.

Actinote genitrix costae Neild: (Neild 2008). Localidad típica: “La Escalera, km 123 (1 400 m), Estado Bolívar, Venezuela”.

Actinote pellenae fernandezii Neild y Romero: (Neild 2008). Localidad típica: “Vía Sta. Elena – Icabarú, km 30.6, SE Bolívar State, SE Venezuela”. Otras localidades: Santa Elena – Icabarú, kms. 24.6 - 40, 900 – 1 050 m; Santa Elena – Sampay, 860 m; Sierra de Lema, 1 100 – 1 440 m, SE Bolívar State, SE Venezuela; Kavanayén, 1 200 m, Bolívar State, Venezuela; El Dorado – Sta. Elena, km 125, 1 100 m, Bolívar, Venezuela; Venezuela, Bolívar, Sta. Elena- Peraitepuy, 900 m; Quebrada Jaspe, Estado Bolívar.

Actinote romeroi Neild y Costa: (Neild 2008). Localidad típica: “Río Surukún, 870 [m], Estado Bolívar, [Venezuela]”. Otras localidades: (Neild 2008): Vía Sta. Elena – Icabarú, km 40, SE Bolívar State, SE Venezuela.

Tribu Heliconiini

Heliconius elevatus roraima Turner: (Turner 1966). Localidad típica: Roraima, B. Guiana.

Eueides procula browni H. y R. Holzinger: (Holzinger y Holzinger 1974). Localidad típica: Gran Sabana, Cavanaugh [sic], Venezuela. Otras localidades: (Holzinger y Holzinger 1974): El Dorado- Santa Elena highway, km 119, 970 m, Bolívar, Venezuela.

FAMILIA PAPILIONIDAE

Subfamilia Papilioninae

Tribu Troidini

Parides phosphorus laurae Bollino y Costa: (Bollino y Costa 2004). Localidad típica: Venezuela, Bolívar, Río Surukum [sic], Carretera Sta. Elena Icabarú. Otras localidades (Bollino y Costa 2004): S. Fco. De Yuruaní - Roraima, 900 – 1 200 m (Bolívar).

FAMILIA RIODINIDAE

Subfamilia Riodininae

Tribu Stalachtini

Stalachtis halloweenii Hall: (Hall 2006). Localidad típica: Guyana: Cuyuni-Mazaruni, Mount Ayanganna, 1 120 m, 5° 22.22' N 59° 57.34' W.

Tribu Mesosemiini

Napaea fratelloi Hall y Harvey: (Hall 2005). Localidad típica: Guyana: Cuyuni-Mazaruni, Mount Ayanganna, 1 120 m, 5° 22.22' N 59° 57.34' W.

FAMILIA LYCAENIDAE

Subfamilia Theclinae

Tribu Eumaeini

Calycopis matho (Godman y Salvin): (Godman y Salvin 1887). Localidad típica: Guiana Brit., Carimang River. Otras localidades: (Johnson 1993): como *Argentostriatus matho* (Godman y Salvin): Bartica; French Guiana; St. Lauren de Maroni; Surinam, Essequibo River; Christianburg (como *Argentostriatus roraimaevagus* Johnson): Ireng R. to Roraima, Brazil.

Cyanophrys roraimiensis K. Johnson y D. S. Smith: (Johnson y Smith 1993). Localidad típica: Brazil: Mt. Roraima.

Ocaria elisa Bálint y Costa: (Bálint y Costa 2012). Localidad típica: Venezuela, Edo. Bolívar, La Escalera [sic]. Otras localidades: (Bálint y Costa

2012): Venezuela, Edo. Bolívar, La Escalera 1 400 m, km 124 south El Dorado.

Gigantofalca duida K. Johnson: (Johnson 1991). Localidad típica: Mt. Duida, Venezuela.

FAMILIA HESPERIIDAE

Subfamilia Hesperini

Eutocus arabupuana Bell: (Bell 1932). Localidad típica: “Arabupu, Brazil” (“Ten miles southeast of Mt. Roraima, 4 200 feet altitude”).

Eutocus paulo Bell: (Bell 1932). Localidad típica: “Paulo, Brazil” (“Ten miles southwest of Mt. Roraima, 4 000 feet altitude”).

Thespieus duidensis Bell: (Bell 1932). Localidad típica: “Mt. Duida (Provisional Camp), Venezuela” (“On the Summit of the mountain, crest of ridge No. 23, 6 000 feet altitude”).

Subfamilia Pyrginae

Tribu Pyrgini

Pachyneuria duidae (Bell): (Bell 1932). Localidad típica: “Mt. Duida (Middle Camp), Venezuela” (“At the foot of the mountain, 325 feet altitude”).

Subfamilia Pyrropyginae

Tribu Pyrrhopygini

Jemadia demarmelsi Orellana: (Orellana 2010). Localidad típica: “Venezuela: Bolívar, Río Surukúm [sic], 870 m”.

Pyrrhopyge caribe camachoi Orellana: (Orellana 2010). Localidad típica: “Venezuela: Bolívar: entre Sta Elena de Uairén e Ikabarú, 850 m”.

Pyrrhopyge erazoa Orellana: (Orellana 2010). Localidad típica: “Bolívar: Auyántepeui, Guayaraca, 1 100 m”.

Pyrrhopyge tatei (Bell): (Bell 1932). Localidad típica: “Mt. Duida (Provisional Camp), Venezuela” (“On the Summit of the mountain, crest of ridge No. 23, 6 000 feet altitude”).

Consideraciones finales y Conclusión

De acuerdo con el criterio de elevado endemismo, al menos a tres niveles de jerarquía taxonómica (género, especie y subespecie) y en concordancia con los lineamientos establecidos en el ICAN (Ebach et al. 2008), se propone aquí utilizar la denominación de “Pantepui” no sólo en los términos fitogeográficos establecidos por Huber (1987, 1994, 1995), sino también para un área de endemismo discontinua cuyo rango jerárquico estaría todavía sujeto a verificación mediante una metodología analítica formal, al menos como provincia biogeográfica, dentro de la Región Neotropical.

Pantepui es el nombre más antiguo disponible para esta entidad o área de endemismo (Mayr y Phelps 1955), que consideramos equivalente total o parcialmente a las siguientes denominaciones históricas, en cuyas propuestas particulares se siguieron criterios variados y diversos, no necesariamente relacionados con el endemismo, sino con otros aspectos como la composición de elementos bióticos, la vegetación, la fisiografía, o la combinación de aquellos:

Region of Venezuela and Guiana (Good 1964, en parte).

Tierras altas de la Guyana (Sick 1969).

Provincia Guayana (Cabrera y Willink 1973, en parte).

Centro de Pantepui (Müller 1973, en parte).

Guyan Province (Udvardy 1975, en parte).

Region of the Guayana highlands (Takhtajan 1986).

Provincia de los Tepuis [sic] (Rivas-Martínez y Navarro 1994).

Pantepui Province (Huber 1994, Berry et al. 1995, Huber y Riina 1997).

Área Guyana (Coscarón y Coscarón-Arias 1995, en parte).

Eco-región del bosque húmedo de alta montaña de la Guyana (Dinerstein et al. 1995, en parte).

Eco-región Tepuy (Dinerstein et al. 1995, en parte).

Provincia de la Guyana (Morrone 2000; 2001, en parte).

En lo que respecta a mariposas, el Pantepui exhibe afinidades bióticas evidentes con la Subregión Páramo Puneña de la Región Andina, y con la Subregión Amazónica de la Región Neotropical (*sensu* Morrone 2001). Y aunque no estén todavía cuantificadas, estas relaciones de afinidad probablemente encuentren un sentido y una explicación en la evolución geológica-biológica común a los territorios adyacentes que componen el mosaico biogeográfico del continente americano. Las primeras teorías sobre el origen de la biota del Pantepui se basaron en la apreciación de afinidades con la biota andina, y proponían un origen andino para sus aves (Mayr y Phelps 1955, 1967, 1971); no obstante, inmediatamente emergieron serias críticas a esta propuesta, particularmente basadas en el entendido de que como territorio geológico, el Escudo Guayanés (y sus tepuyes) es mucho más antiguo que los Andes, y por tanto cabría esperar precisamente lo contrario: que la biota pantepuyana, o al menos una parte importante de ella, precediera a la biota andina, la cual posiblemente derivó de elementos presentes en Suramérica antes de la emergencia de la Cordillera de Los Andes (Croizat-Chaley 1976, y comentarios en De Marmels 1999, Vilorio y Pycz 2000 y De Marmels et al. 2003). Esta controversia es bien conocida y ha sido ampliamente revisada por Pérez-Hernández y Lew (2001) y Marín (2010). En la actualidad los orígenes de la fauna y la flora del Pantepui siguen siendo tema de interés para la paleoecología (ver teorías contrastadas en Pérez-Hernández y Lew (2001), y las propuestas de Rull 2004, 2005a, 2005b). Es interesante resaltar que investigaciones recientes de filogenia molecular en algunos grupos de aves han generado la

interpretación de un origen andino para los miembros de un género de aves (*Aulacorhynchus*) que está bien representado en el Pantepui, lo cual se contrapone a la idea de que un Pantepui geológicamente antiguo pudiera ser la fuente originaria de la biota de montaña en América tropical (Bonaccorso y Guayasamín 2013). Así mismo, Salerno et al. (2012), también en base a estudios de divergencia molecular en anfibios, concluyen que los linajes de ranas que viven en la cumbre de los tepuyes son básicamente muy jóvenes (neoendémicos). De cualquier manera, la indagación sobre el origen de los grupos de seres vivientes que habitan el Pantepui requerirá en primer lugar no sólo un mejor conocimiento taxonómico de microorganismos, hongos, plantas y animales, sino la integración de metodologías de análisis filogenético acopladas con las evidencias de la historia geológica de la región. Todos estos son temas que actualmente se escapan del alcance de nuestros estudios lepidopterológicos.

Agradecimientos

La confección de la lista de especies de mariposas conocidas del Pantepui sólo fue posible gracias al asesoramiento y correcciones de Patrick Blandin (París), Andrew Neild (Londres) y Zsolt Bálint (Budapest). Héctor Suárez, Celsa Señaris, Daniel Lew, Cristóbal Ríos-Málaver (Caracas), Andrew Neild y Julián Salazar (Manizales) nos ayudaron en la búsqueda y localización de referencias bibliográficas. Especial agradecimiento a Gilles Séraphin por su contribución en la elaboración del mapa del Pantepui.

Dedicamos este trabajo a la memoria de nuestro recordado amigo, el lepidopterólogo venezolano José Basilio Rodríguez (1951-2013).

Referencias

- [ANÓNIMO]. 1892. An ascent of Roraima. *Proceedings of the Royal Geographical Society* 1892(4): 242-243.
- ATTAL S, DE MARMELS J, 2012. Le genre *Perisama* Dobleday, 1849, présent à Auyan-Tepui (Venezuela) avec une nouvelle espèce (Lepidoptera, Nymphalidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 117(1): 111-113.
- AUBRECHT R, BARRIO-AMORÓS CL, BREURE ASH, BREWER-CARÍAS C, DERKA T, FUENTES-RAMOS OA, GREGOR M, KODADA J, KOVÁČIK L, LÁNCZOS T, LEE NM, LIŠČAK P, SCHLÖGL J, ŠMÍDA B, VLČEK L. 2012. Venezuelan tepuis [sic]: their caves and biota. *Acta Geologica Slovaca – Monograph. Comenius University, Bratislava*. 167 p.
- BÁLINT Zs, COSTA M. 2012. Description of an *Ocaria* species from the Venezuelan Pantepuy [sic] (Lepidoptera: Lycaenidae: Theclinae). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* 104: 299-310.
- BELL CD, SOLTIS DE, SOLTIS PS. 2010. The age and diversification of Angiosperms re-revisited. *American Journal of Botany* 97(8): 1296-1303.
- BELL E. 1932. Hesperiidae (Lepidoptera, Rhopalocera) of the Roraima and Duida Expeditions, with descriptions of new species. *American Museum Novitates* 555: 1-16.
- BERRY PE, HUBER O, HOLST BK. 1995. Floristic analysis and phytogeography. In: Berry PE, Holst BK, Yatskievych K (Eds.). *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. I: Introduction. Missouri Botanical Garden / Timber Press, St. Louis / Portland, Oregon. pp. 161-191.
- BOLLINO M, COSTA M. 2004. A new subspecies of *Parides phosphorus* (Bates, 1861) (Lepidoptera: Papilionidae) from South-Eastern Venezuela. *Notes on Papilionidae* 2: 9-10.
- BOLLINO M, COSTA M. 2007. An illustrated annotated check-list of the species of *Catasticta* (s.l.) Butler (Lepidoptera: Pieridae) of Venezuela. *Zootaxa* 1469: 1-42.
- BONACCORSO E, GUAYASAMIN JM. 2013. On the origin of Pantepui montane biotas: A perspective based on the phylogeny of *Aulacorhynchus* toucanets. *PLOS one* 8(6): 1-10.
- BREWER-CARÍAS C. 1988. Cerro de la Neblina: resultados de la expedición, 1983-1987. Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, Caracas. 922 p.
- BRISTOW CR. 1991. A revision of the brassoline genus *Opsiphanes* (Lepidoptera: Rhopalocera). *Zoological Journal of the Linnean Society* 101(3): 203-293.
- BROWN FM. 1932. Pieridae from the regions of Mt. Duida and Mt. Roraima. *American Museum Novitates* 572: 1-7.
- BROWN KS, Jr. 1977a. Centros de evolução, refúgios quaternários e conservação de patrimônios genéticos na região neotropical: padrões de diferenciação em Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Acta Amazonica* 7(1): 75-137.
- BROWN KS, Jr. 1977b. Geographical patterns of evolution in Neotropical Lepidoptera: differentiation of the species of *Melinaea* and *Mechanitis* (Nymphalidae, Ithomiinae). *Systematic Entomology* 2(3): 161-197.
- BROWN KS, Jr. 1979. Ecología geográfica e evolução nas florestas neotropicales. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 265 p.
- BROWN KS, Jr. 1987. Biogeography and evolution of Neotropical butterflies. In: Whitmore TC, Prance GT (Eds.), *Biogeography and Quaternary history of Tropical America*. Clarendon Press, Oxford, pp. 66-104.
- BROWN KS, Jr., FERNÁNDEZ-YÉPEZ F. 1985. Los Heliconiini (Lepidoptera, Nymphalidae) de Venezuela. *Boletín de Entomología Venezolana, n. s.* 3(4): 29-76.
- CABRERA AL, WILLINK A. 1973. Biogeografía de América Latina. Organización de Estados Americanos, Washington DC. 122 p.
- CONSTANTINO LM, JOHNSON K. 1997. A new species of the *Eumaeus toxana* / *E. toxea* clade from Tepui's [sic] in the Amazon basin of Colombia. *Revista de Theclinae Colombianos* 1(8): 1-10.
- COOPER MA, ADDISON FT, ÁLVAREZ R, CORAL M, GRAHAM RH, HAYWARD AB, HOWE S, MARTÍNEZ J, NAAR J, PEÑAS R, PULHAM AJ, TABORDA A. 1995. Basin development and tectonic history of the Llanos basin, Eastern Cordillera, and middle Magdalena valley, Colombia. *AAPG Bulletin* 79(10): 1421-1443.
- COSCARÓN S, COSCARÓN-ARIAS CL. 1995. Distribution of Neotropical Simuliidae (Insecta, Diptera) and its areas of endemism. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 19(75): 717-732.

- COSTA M, VILORIA ÁL, ATTAL S, ORELLANA A. en prensa. Lepidoptera del Pantepui. Parte II. Descripción de nuevos Nymphalidae (Papilionoidea). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 119.
- CROIZAT-CHALEY L. 1976. Biogeografía analítica y sintética ("panbiogeografía") de las Américas. Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, Caracas. 890 p.
- DE MARMELS J. 1999. First record of the genus *Perisama* Doubleday, 1849 from Pantepui, Venezuela. *Atalanta* 30(1/4): 155-158.
- DE MARMELS J, CLAVIJO JA. 1998. On the true type localities of *Mesotaenia vaninka delafuentei* Neild and *Memphis viloriae* Pycz y Neild (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopterists' Society* 52(2): 217-219.
- DE MARMELS J, CLAVIJO JA, CHACÍN ME. 2003. Two new subspecies of *Pereute lindemanna* and one of *Pseudopieris viridula* from Pantepui, Venezuela (Pieridae). *Journal of the Lepidopterists' Society* 57(2): 86-91.
- DINERSTEIN E, OLSON DM, GRAHAM DJ, WEBSTER AL, PRIMM SA, BOOKBINDER MP, LEDEC G. 1995. Una evaluación del estado de conservación de las eco-regiones terrestres de América Latina y el Caribe. Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF-US), Banco Mundial, Washington DC. 135 p.
- EBACH MC, MORRONE JJ, PARENTI LR, VILORIA ÁL. 2008. International Code of Area Nomenclature. *Journal of Biogeography* 35: 1153-1157.
- FORBES WTM. 1929. Variation in *Junonia lavinia* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Journal of the New York Entomological Society* 36: 305-320.
- FORBES WTM. 1942. Note on the butterflies of Venezuelan Guiana. *Boletín de Entomología Venezolana* 1: 25-36.
- FORBES WTM. 1948. A second review of *Melinaea* and *Mechanitis* (Lepidoptera: Ithomiinae). *Journal of the New York Entomological Society* 56: 1-24.
- FRATELLO SA. 1996a. Wokomung, a remote Guyana Tepui. *Tropical Lepidoptera News* 1996(2): 4-5.
- FRATELLO SA. 1996b. Additions and corrections. *Tropical Lepidoptera News* 1996(3): 9.
- FRATELLO SA. 1999. The shedding of light. *Lepidoptera News* 1999(1): 4.
- FRATELLO SA. 2000. Guyana montane expedition. *Lepidoptera News* 1999(4): 4-8.
- FRATELLO SA. 2001a. Guyana montane expeditions II. *Lepidoptera News* 2001(2): 8-9.
- FRATELLO SA. 2001b. Falls from paradise. *Natural History* 110(10): 26-28.
- FRATELLO SA. 2003. Guyana expeditions (January- April 2001). *News of the Lepidopterists' Society* 45(4): 109-121.
- FRATELLO SA. 2004a. The female of *Mesosemia phace*, *M. methion* and other *Mesosemia* mysteries. *News of the Lepidopterists' Society* 46(3): 89-100.
- FRATELLO SA. 2004b. New species from Mt. Roraima. *News of the Lepidopterists' Society* 46(4): 122-126.
- FRATELLO SA. 2005. An expedition to Guyana's Acarai Mts. Including two new and one undescribed butterfly species. *News of the Lepidopterists' Society* 47(1): 29-37.
- GERNAAT HBPE, BECKLES BG, VAN ANDEL T. 2012. Butterflies of Suriname: a natural history. KIT Publishers, Amsterdam. 696 p.
- GODMAN F DU C, SALVIN O. 1887. Biologia Centrali-Americana. Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera. Dulau y Co., Bernard Quaritch, London. 2(61): 65-96.
- GOOD R. 1964. The geography of the flowering plants. [3rd ed.]. Longmans, Green and Co. Ltd., London. 518 p.
- GROSE-SMITH H, KIRBY WF. 1897. *Rhopalocera exotica*, being illustrations of new, rare, and unfigured species of butterflies. Gurney y Jackson, London. Vol. 2. pp. 11-15.
- HAFER J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science, n. s.* 165(3889): 131-137.
- HALL A. 1939. Catalogue of the Lepidoptera Rhopalocera (butterflies) of British Guiana. *Agricultural Journal of British Guiana* 10(1): 25-41.
- HALL JPW. 2005. A phylogenetic revision of the Napaeina (Lepidoptera: Riodinidae: Mesosemiini). Entomological Society of Washington, Washington DC. 235 p.
- HALL JPW. 2006. A remarkable new riodinid species, *Stalachtis halloweenii* (Riodinidae: Stalachtini) from Mount Ayanganna, Guyana. *Journal of the Lepidopterists' Society* 60(3): 138-142.
- HARMS H. 1915. Ernst Ule. *Verhandlungen des Botanischen Vereins für die Provinz Brandenburg* 57: 150-184.
- HAROLD AS, MOOI RD. 1994. Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Systematic Biology* 43: 261-266.
- HAUSDORF B. 2002. Units in biogeography. *Systematic Biology* 51(4): 648-652.

- HOLZINGER H, HOLZINGER R. 1974. *Eueides procula browni*, eine neue Subspecies aus Venezuela (Lepidoptera: Nymphalidae). *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft österreichischer Entomologen* 24(4): 147-152.
- HOOGMOED MS. 1979. The herpetofauna of the Guianan region. In: Duellman WE (Ed). The South American Herpetofauna: its origin, evolution and dispersal. Monograph N°7. University of Kansas, Museum of Natural History, Lawrence. pp. 241-279.
- HUBER O. 1987. Consideraciones sobre el concepto de Pantepui. *Pantepui* 1(2): 2-10.
- HUBER O. 1994. Recent advances in the phylogeography of the Guayana region, South America. *Mémoire de la Société de Biogéographie (3e série)* 4: 53-63.
- HUBER O. 1995. Geographical and physical features. In: Berry PE, Holst BK, Yatskievych K (Eds). Flora of the Venezuelan Guayana. Vol. I: Introduction. Missouri Botanical Garden / Timber Press, St. Louis/Portland, Oregon pp. 1-61.
- HUBER O, RIINA R. 1997. Glosario fitoecológico de las Américas. Vol. I. América del Sur: países hispanoparlantes. UNESCO / Fundación Instituto Botánico de Venezuela, Caracas. 500 p.
- HUNTINGTON EI. 1933. Erycinidae and Lycaenidae (Lepidoptera, Rhopalocera) from the regions of Mt. Roraima and Mt. Duida. *American Museum Novitates* 611: 1-5.
- IM THURN EF. 1882. A journey to Mount Russell in Guiana. *Timebri* 1(2): 216-228.
- IM THURN EF. 1885. The ascent of mount Roraima. *Proceedings of the Royal Geographical Society* 7(8): 497-521.
- JAMES DE, FOUCH MJ. 2002. Formation and evolution of Archaean cratons: insights from southern Africa. *Geological Society London, Special Publications* 199: 1-26.
- JOHNSON K. 1991. Neotropical hairstreak butterflies: Genera of the "Calycopis/Calystryma Grade" of Eumaeini (Lepidoptera, Lycaenidae, Theclinae) and their diagnostics. *Reports of the Museum of Natural History. University of Wisconsin* 21: 128.
- JOHNSON K. 1993. Hairstreak butterflies of the genus *Argentostriatus* (Lepidoptera, Lycaenidae, Theclinae). *Reports of the Museum of Natural History. University of Wisconsin* (Stevens Point) 36: 1-19.
- JOHNSON K, SMITH DS. 1993. A remarkable new butterfly species from Jamaica. *Reports of the Museum of Natural History. University of Wisconsin* (Stevens Point) 24: 1-14.
- KAYE WJ. 1905. Transparency in wings of Lepidoptera. *Entomologist's Record and Journal of Variation* 17(4): 83-86; (5): 115-121.
- MARÍN, G. 2010. Acerca del origen y biogeografía de la avifauna del Pantepuy [sic] o Croizat versus Mayr: una revisión crítica. *Biologist* 8(1): 79-108.
- MAYR E, PHELPS WH, Jr. 1955. Origin of the bird fauna of Pantepui. In: Portman A, Sutter E. (Eds), *Acta XI Congressus Internationalis Ornithologici*, Basel. pp. 399-400.
- MAYR E, PHELPS WH, Jr. 1967. The origin of the bird fauna of the South Venezuelan highlands. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 136(5): 269-328.
- MAYR E, PHELPS WH, Jr. 1971. Origen de la avifauna de las altiplanicies del sur de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 29(121): 309-401.
- MORRONE JJ. 2000. A new regional biogeography of the Amazonian subregion, mainly based on animal taxa. *Anales del Instituto de Biología, serie Zoología*. (México) 71(2): 99-123.
- MORRONE JJ. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. MyT Manuales y Tesis SEA, vol. 3. CYTED/ UNESCO ORCYT/ Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 148 p.
- MÜLLER P. 1973. The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the Neotropical realm: a study in the evolution of the Neotropical biota and its native landscape. Junk, The Hague. 244 p.
- NEILD AFE. 1996. The Butterflies of Venezuela. Part I: Nymphalidae I (Limenitidinae, Apaturinae, Charaxinae). A comprehensive guide to the identification of adult Nymphalidae, Papilionidae, and Pieridae. Meridian Publications, Greenwich, London. 144 p.
- NEILD AFE. 2008. The Butterflies of Venezuela. Part 2: Nymphalidae II (Acraeinae, Libytheinae, Nymphalinae, Ithomiinae, Morphinae). A comprehensive guide to the identification of adult Nymphalidae, Papilionidae, and Pieridae. Meridian Publications, Greenwich, London. 275 p.

- NEILD AFE, ROMERO MONTESINO F. 2008. *Actinote* Hübner [1819]. Species account. In: Neild AFE. The Butterflies of Venezuela. Part 2: Nymphalidae II (Acraeinae, Libytheinae, Nymphalinae, Ithomiinae, Morphinae). A comprehensive guide to the identification of adult Nymphalidae, Papilionidae, and Pieridae. Meridian Publications, Greenwich, London. pp. 25-46.
- ORELLANA AM. 2004. Descripciones y notas taxonómicas sobre *Antirrhea* Hübner. *Entomotropica* 19: 21-29.
- ORELLANA AM. 2008. Tribe Antirrheini. In: Neild AFE. The Butterflies of Venezuela. Part 2: Nymphalidae II (Acraeinae, Libytheinae, Nymphalinae, Ithomiinae, Morphinae). A comprehensive guide to the identification of adult Nymphalidae, Papilionidae, and Pieridae. Meridian Publications, Greenwich, London. pp. 185-192.
- ORELLANA AM. 2010. Pyrrhopyginae de Venezuela (Lepidoptera: Hesperioidea: Hesperiiidae). *Entomotropica* 23(3): 177-291.
- PARRA M, MORA A, JARAMILLO C, STRECKER MR, SOBEL ER, QUIROZ L, RUEDA M, TORRES V. 2009. Orogenic wedge advance in the northern Andes: Evidence from the Oligocene-Miocene sedimentary record of the Medina Basin, Eastern Cordillera, Colombia. *Geological Society of America Bulletin* 121(5-6): 780-800.
- PÉREZ-HERNÁNDEZ R, LEW D. 2001. Las clasificaciones e hipótesis biogeográficas para la Guayana venezolana. *Interciencia* 26(9): 373-382.
- PERKINS HI. 1885. Notes on a journey to Mount Roraima, British Guiana. *Proceedings of the Royal Geographical Society* 7(8): 522-534.
- PYRCZ TW. 1995. A new *Memphis* from the Pantepui, Venezuela (Lepidoptera: Nymphalidae: Charaxinae). *Tropical Lepidoptera* 6(1): 11-13.
- PYRCZ TW, FRATELLO S. 2005. Cloud forest butterfly fauna of the Pantepui – poor or poorly known ?. Description of new species and records of new genera of Pronophilina: *Eretris agata* and *Oxeoschistus romeo* (Nymphalidae: Satyrinae). *Journal of the Lepidopterists' Society* 59(4): 200-211.
- PYRCZ TW, NEILD AFE. 1996. Tribe Anaeni. In: Neild AFE. The Butterflies of Venezuela. Part I: Nymphalidae I (Limenitidinae, Apaturinae, Charaxinae). A comprehensive guide to the identification of adult Nymphalidae, Papilionidae, and Pieridae. Meridian Publications, Greenwich, London. pp. 99-116.
- RÄSÄNEN ME, LINNA AM, SANTOS JCR, NEGRI FR. 1995. Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science* 269: 386-390.
- REISSINGER EJ. 1970. Neue neotropische Pieriden (Lepidoptera, Dismorphiinae et Pierinae). *Acta entomologica Musei nationalis Pragae* 38: 409-414.
- RIVAS-MARTÍNEZ S, NAVARRO G. 1994. Mapa biogeográfico de Suramérica. Madrid.
- RULL V. 2004. Biogeografía histórica de las tierras altas de Guayana y origen de la biodiversidad neotropical. *Orsis* 19: 34-48.
- RULL V. 2005a. Biotic diversification in the Guayana highlands: a proposal. *Journal of Biogeography* 32: 921-927.
- RULL V. 2005b. Vegetation and environmental constancy in the Neotropical Guayana Highlands during the last 6000 years?. *Review of Palaeobotany & Palynology* 135: 205-222.
- SALAZAR JA, CONSTANTINO LM. 2007. Descripción de nuevas especies de ropalóceros para Colombia (Lepidoptera: Pieridae, Nymphalidae, Satyrinae, Ithomiinae, Riodinidae). *Boletín científico. Museo de Historia natural. Universidad de Caldas* 11: 167-186.
- SALERNO P, RON SR, SEÑARIS C, ROJAS-RUNJAIC FJM, NOONAN BP, CANNATELLA DC. 2012. Ancient tepui summits harbor young rather than old lineages of endemic frogs. *Evolution* 66(10): 3000-3013.
- SICK WD. 1969. Geographical substance. In: Fittkau EJ, Illies J, Klinge H, Schwabe H, Sioli H (Eds). Biogeography and ecology in South America. Volume 2. Monographiae Biologica 19. Dr. W. Junk N. V. Publishers, The Hague. pp. 449-474.
- STANLEY SM. 1998. Earth system history. W.H. Freeman and Company, New York. 656 p.
- STEYERMARK JA. 1979. Plant refuge and dispersal centres in Venezuela: their relict and endemic elements. In: Larsen K, Holm-Nielsen LB (Eds). Tropical Botany. Academic Press, London, New York, San Francisco. pp. 185-221.
- STEYERMARK JA. 1982. Relationships of some Venezuelan forest refuges with lowland tropical floras. In: Whitmore TC, Prance GT (Eds). Biological Diversification in the Tropics. Columbia University Press, New York. pp. 182-220.
- STRAND E. 1912. Zwei neue Satyriden von Roraima. Gesammelt von Herrn Botaniker E. Ule. *Fauna Exotica* 2(11): 43-44.

- TAKHTAJAN A. 1986. Floristic regions of the world. Berkeley: University of California Press. 522 p.
- TATE GHH. 1928. The "Lost World" of Mount Roraima. *Natural History* 28(3): 318-328.
- TATE GHH. 1930. Through Brazil to the summit of Mount Roraima. *National Geographic* 58(5): 585-606.
- TATE GHH. 1932. Life zones at Mount Roraima. *Ecology* 13(3): 235-257.
- TATE GHH. 1938. Auyan-tepui: notes on the Phelps Venezuelan Expedition. *Geographical Review* 28: 452-474.
- TATE GHH, HITCHCOCK CB. 1930. The Cerro Duida region of Venezuela. *Geographical Review* 20(1): 31-52.
- TURNER JRG. 1966. A little-recognised species of *Heliconius* butterfly (Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera* 5(2): 97-112.
- TYLER HA, BROWN, JR. KS, WILSON KH. 1994. Swallowtail butterflies of the Americas. A study in biological dynamics, ecological diversity, biosystematics, and conservation. Scientific Publishers, Gainesville. 376 p.
- UDVARDY MDF. 1975. A classification of the biogeographic provinces of the world. *IUCN Occasional Paper* 18: 1-48.
- ULE E. 1911. Von Amazonenstrom zum Roraima. *Süd- und Mittel-Amerika* 6: 103-106.
- ULE E. 1914. Die Vegetation des Roraima. *Engler's Botanische Jahrbücher* 115(114): 42-53.
- VILLARREAL O, SEÑARIS C, DONASCIMIENTO C. 2002. Contribución al conocimiento faunístico del Wei-Assipu-Tepui, macizo del Roraima, con énfasis en la anurofauna y opiliofauna. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 36: 46-50.
- VILORIA ÁL. 1995. Description of a new species of the genus *Pedaliodes* from the Cerro de La Neblina, Venezuela (Lepidoptera, Satyridae). *Atalanta* 25(3-4): 525-529.
- VILORIA ÁL. 1998. Un nuevo *Pedaliodes* Butler, 1867 de la Serranía de Tapirapécó, Venezuela (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae, Pronophilini). SHILAP. *Revista de Lepidopterología* 26(101): 13-18.
- VILORIA ÁL. 2000. Estado actual del conocimiento taxonómico de las mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) de Venezuela. En: Martín-Piera F, Morrone JJ, Melic A (Eds). Hacia un Proyecto Cyted para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Ibero-américa: PrIBES-2000. m3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 1. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. pp. 261-274.
- VILORIA ÁL. 2002. Limitaciones que ofrecen distintas interpretaciones taxonómicas y biogeográficas al inventario de lepidópteros hiperdiversos de las montañas neotropicales y a sus posibles aplicaciones. En: Costa C, Vanin SA, Lobo J, Melic A (Eds). Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática PrIBES 2002. m3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 2. Sociedad Entomológica Aragonesa, CYTED, Zaragoza. pp. 173-190.
- VILORIA ÁL. 2003. Historical biogeography and the origins of the satyrine butterflies of the Tropical Andes (Insecta: Lepidoptera, Rhopalocera). En: Morrone JJ, Llorente-Bousquets J (Eds). Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, DF. pp. 247-261.
- VILORIA ÁL. 2005. Las mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea) y la regionalización biogeográfica de Venezuela. En: Llorente-Bousquets JE, Morrone JJ (Eds). Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines. Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES XII.I-CYTED). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, DF. pp. 441-459.
- VILORIA ÁL, PYRCZ TW. 1994. A new genus, *Protopedaliodes* and a new species, *Protopedaliodes kukenani*, from the Pantepui, Venezuela (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae). *Lambillionea* 94(3): 345-352.
- VILORIA ÁL, PYRCZ TW. 1995. Notes on *Pedaliodes roraimae* Strand, a little known satyrid from south-eastern Venezuela (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Lambillionea* 95(4): 584-586.
- VILORIA ÁL, PYRCZ TW. 2000. New pronophiline butterflies from the Venezuelan tepuyes (Nymphalidae: Satyrinae). *Journal of the Lepidopterists' Society* 53(3): 90-98.

- WAHLBERG N. 2006. That awkward age for butterflies: insights from the age of the butterfly Subfamily Nymphalinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Systematic Biology* 55(5): 703-714.
- WEBB SD. 1995. Biological implications of the Middle Miocene Amazon seaway. *Science* 269: 361-362.
- WEIDMANN K, HUBER O. 1998. Venezuela, tierra del tepui. Oscar Todtmann Editores, Caracas. pp. 23-31.
- WHITELY H. 1884. Explorations in the neighbourhood of Mounts Roraima y Kukenam, in British Guiana. *Proceedings of the Royal Geographical Society* 6(8): 452-463.
- ZUBEK A, PYRCZ TW. 2011. Description of a new species of *Forsterinaria* Gray from the Pantepuy [sic] (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Genus, International Journal of Invertebrate Taxonomy* 22(3): 523-530.