

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:79151099-B834-4626-9500-C4B8EA11B606>

Lepidoptera del Pantepui. Parte VIII Nuevos Nymphalidae (Charaxinae y Satyrinae) y Riodinidae (Riodininae)

Lepidoptera from the Pantepui. Part VIII
New Nymphalidae (Charaxinae and Satyrinae) and Riodinidae (Riodininae)

Mauro Costa¹, Ángel L. Viloría^{2,7}, Stéphane Attal³, Andrew F. E. Neild⁴, Steven Fratello⁵
& Mohamed Benmesbah⁶

¹Res. Las Cumbres, avenida Las Acacias, La Florida, Caracas 1020-A, Venezuela.

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

³5-15 Rue Olivier-Noyer, F – 75014 París, Francia

⁴Courtesy Research Scientist (Lepidoptera), Florida Museum of Natural History, McGuire Center, University of Florida,
PO Box 112710, Gainesville, FL 32611-2710, EUA

⁵11 First St, W. Islip, NY 11795, EUA

⁶28T avenue des Pyrénées 31880 La Salvetat-Saint-Gilles, Francia

⁷Simon Bolivar Professor, Centre of Latin American Studies, University of Cambridge, Alison Richard Building, 7 West Road,
Cambridge CB3 9DT, Reino Unido

Correspondencia: M. Costa: mauro13x50@gmail.com

(Recibido: 31-10-2019 / Aceptado: 30-11-2019 / On line: 23/12/2019)

RESUMEN

Se describen dos nuevas subespecies y dos especies de Lepidoptera (Papilionoidea) de la porción venezolana del Pantepui: *Memphis paulus clarae* Attal & Costa, **ssp. nov.** (Charaxinae, Anaeni), *Stalachtis halloweenii miranda* Costa & Fratello, **ssp. nov.** (Riodininae, Stalachtini), *Forsterinaria chaniorum* Viloría & Costa, **sp. nov.** y *Euptychia sarah* Benmesbah & Viloría, **sp. nov.** (Satyrinae, Satyrini). La primera subespecie se suma a un grupo de taxones aparentemente endémicos del Auyán Tepui; este tipo de evidencia sugiere la posibilidad de que la meseta del Auyán represente un distrito biogeográfico dentro de la Provincia del Pantepui.

Palabras clave: Auyán Tepui, Ayanganna, *Euptychia*, *Forsterinaria*, Gran Sabana, Kaieteur, *Memphis*, Ptari Tepui, Sierra de Lema, *Stalachtis*.

ABSTRACT

Two new subspecies and two species of Lepidoptera (Papilionoidea) are described from the Venezuelan portion of the Pantepui: *Memphis paulus clarae* Attal & Costa, **ssp. nov.** (Charaxinae, Anaeni), *Stalachtis halloweenii miranda* Costa & Fratello, **ssp. nov.** (Riodininae, Stalachtini), *Forsterinaria chaniorum* Viloría & Costa, **sp. nov.** and *Euptychia sarah* Benmesbah & Viloría, **sp. nov.** (Satyrinae, Satyrini). The first subspecies joins a group of taxa apparently endemic to the Auyán Tepui; this kind of evidence suggests the possibility that the Auyán table mountain represents a biogeographic district within the Pantepui Province.

Keywords: Auyán Tepui, Ayanganna, *Euptychia*, *Forsterinaria*, Gran Sabana, Kaieteur, *Memphis*, Ptari Tepui, Sierra de Lema, *Stalachtis*.

INTRODUCCIÓN

Durante las expediciones realizadas en los últimos 70 años al Auyán Tepui (Fundación Terramar, 1993; Viloría & Pyrcz, 2000, Lindorf, 2006; Costa *et al.* 2014a, 2014b, 2016, 2017, 2018, 2019a, 2019b) se han descubierto varios taxones que hasta la fecha no han sido encontrados en ningún otro tepui; entre ellos destacan *Protopedaliodes profauna* Viloría & Pyrcz, 2000, *Pedaliodes terramaris* Viloría & Pyrcz, 2000, *Perisama tepuiensis* Attal & DeMarmels, 2012, *Archaeogramma claritae* Costa, 2014 y *Dismorphia zathoe* ssp. nov. (descripción en preparación).

El Auyán Tepui se encuentra a unos 70 km al oeste de la Sierra de Lema, el sistema montañoso que delimita el norte de la Gran Sabana y a menos de 30 km al oeste del Macizo de Los Testigos, extensión occidental de la Sierra de Lema, todavía inexplorado (fig. 14-b); las zonas elevadas de esta sierra han sido muestreadas de manera eficiente y sistemática gracias al acceso relativamente fácil de la carretera pavimentada que sube a la Gran Sabana (la única vía transitable en automóvil existente en todo el Pantepui); no obstante, ninguna de las especies arriba mencionadas, típicas del Auyán, ha sido encontrada en la Sierra de Lema (o en otra parte de la extensa Gran Sabana). Así mismo, otros taxones típicos de la Sierra de Lema, entre ellos *Pereute lindemannae pemonna* De Marmels *et al.*, 2003, *Oxeoschistus romeo* Pyrcz & Fratello, 2005 y *Eresia carme judithae* Neild, 2008, no han sido encontrados aun en el Auyán a pesar de estar presentes en un arco de más de 200 km, desde el Macizo del Ptari (Sierra de Lema

occidental) hasta Roraima, Uei Tepui (Gran Sabana) y, en ciertos casos, hasta el Mt. Ayanganna en Guyana, al extremo oriental del Pantepui (fig. 14-a).

Estas evidencias confieren al Auyán Tepui una connotación de subunidad espacial de alto endemismo dentro de la propia Provincia del Pantepui; de hecho, físicamente el Auyán está separado de la Sierra de Lema y de Los Testigos por la cuenca de los ríos Carrao y Akanán, una planicie baja (< 500 m), cuya vegetación es en buena parte de sabana en su vertiente suroriental (fig. 1). Esta condición fisiográfica genera una barrera tal vez insuperable para la dispersión de algunos taxones de altitud, por lo cual, en una dimensión histórica, el Auyán, notablemente aislado respecto a la Sierra de Lema y a los tepuyes orientales de la Gran Sabana, ha conservado una cantidad significativa de taxones endémicos; al contrario, la Sierra de Lema tiene más continuidad con todos los tepuyes orientales de la Gran Sabana, debido a que estos sistemas montañosos se elevan sobre un mismo plateau de mayor altitud (1000-1200 m).

Se describen a continuación cuatro nuevos taxones; el primero aparenta ser otro caso más de endemismo estricto en el Auyán Tepui.

MATERIALES Y MÉTODOS

Ejemplares de varias colecciones públicas y privadas (ver listado de acrónimos usados en el texto) fueron examinados para estudios morfológicos comparativos y sus datos geográficos recopilados para elaborar la Tabla 1 de distribución. Algunos ejemplares (machos y hembras)

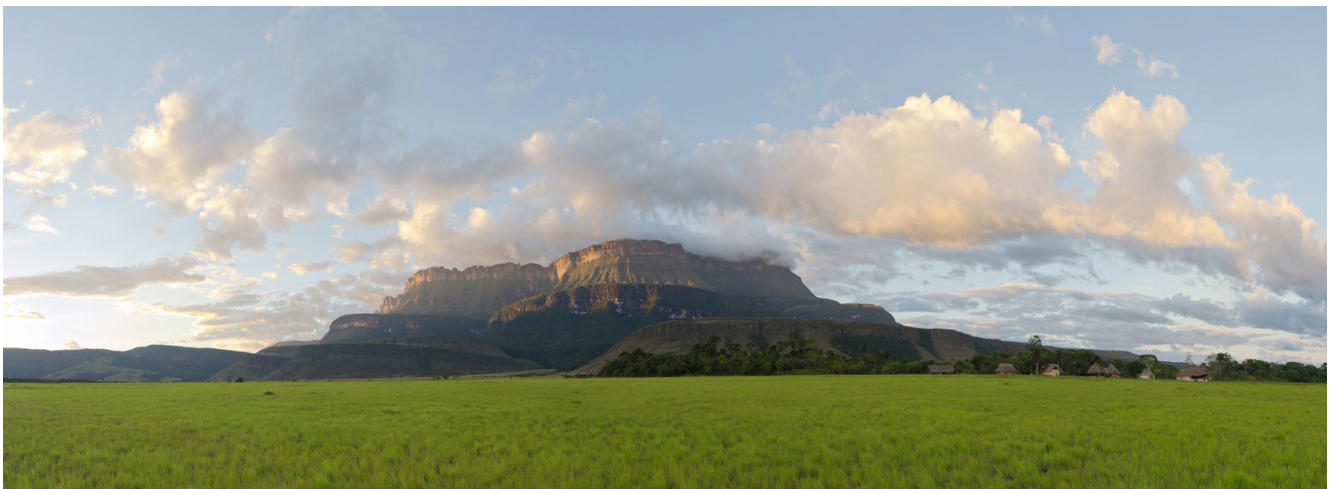


Figura 1. Vertiente sur del Auyán Tepui desde la sabana de Uruyén (foto Paolo Costa). Esta enorme montaña, que alcanza los 2.450 msnm y cuyo plateau tiene una extensión de 667 km², se eleva sobre una planicie baja (<500 msnm) en buena parte recubierta de sabana en su lado suroriental, por lo cual queda notablemente aislada de los otros tepuyes de la Gran Sabana (ver también las figs. 14-a, 14-b).

preservados en las colecciones sirvieron para realizar disecciones; los abdómenes removidos se sumergieron en una solución cáustica (NaOH, 10%) para hidratar y degradar los tejidos blandos y grasosos. Posteriormente se extrajeron, bajo magnificación óptica, las estructuras quitinosas y membranosas de los órganos genitales. Luego de comparar dichas estructuras, identificarlas y guardarlas en microviales con una mezcla 75/25% de glicerol/etanol, se adjuntaron a los correspondientes ejemplares. Para las fotografías de los imagos se utilizó una cámara Nikon D7000 con macro AF-S Micro Nikkor 105 mm 1:2,8 G ED y las fotos de las estructuras genitales masculinas se generaron con una cámara Canon Powershot G7X reflex digital y se editaron mediante la aplicación del software GiMP v.2.8 (GiMP team 2016). La denominación de la venación alar siguió la nomenclatura del sistema Comstock-Needham (Miller, 1970).

Acrónimos de colecciones y otras abreviaturas

AD, Alexandre Delassise, Tours, Francia; **AO**, Andrés Orellana, Caracas, Venezuela; **AFN**, Andrew F. E. Neild, Londres, Reino Unido; **AT**, Alotipo; **BMB**, The Booth Museum, Brighton, East Sussex, Reino Unido; **gen. prep.**, genitales preparados; **HT**, holotipo; **IVIC**, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (Centro de Ecología), Altos de Pipe, Estado Miranda, Venezuela; **MB**, Mohamed Benmesbah, Toulouse, Francia; **MC**, Mauro Costa, Caracas, Venezuela; **MIZA**, Museo del Instituto de Zoología Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay, Venezuela; **MNHN**, Muséum National d'Histoire Naturelle, París, Francia; **NHMUK**, The Natural History Museum, Londres, Reino Unido; **SA**, Stéphane Attal, París, Francia; **sp. nov.**, especie nueva; **ssp. nov.**, subespecie nueva; **USNM**, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, DC, EUA; **ZUEC**, Museu de Zoologia, Universidade Estadual de Campinas, Unicamp, Campinas, São Paulo, Brasil.

RESULTADOS

Familia Nymphalidae Rafinesque, 1815
Subfamilia Charaxinae Guenée, 1865
Género *Memphis* Hübner, [1819]
Memphis paulus Orellana & Costa, 2014

Memphis paulus Orellana & Costa, 2014, fue descrito con base en un macho y una hembra de procedencias distintas (COSTA *et al.*, 2014b): Sierra de Lema para el holotipo macho y Auyán Tepui para el alotipo hembra.

Con material adicional capturado recientemente, hemos podido examinar una serie de 5 ejemplares de la Sierra de Lema (3♂, 2♀) y otros 31 del Auyán Tepui (18♂, 13♀). Si bien se confirma la conespecificidad de los dos ejemplares tipo, el examen de estas dos series revela diferencias morfológicas estables entre las dos poblaciones, independientemente de la limitada variación individual intrapoblacional. Se reconocen por lo tanto dos subespecies distintas: la nominal, *Memphis paulus paulus*, que corresponde a la población de la Sierra de Lema con holotipo macho descrito en COSTA *et al.*, 2014b (p. 48, figs. 13, 14) y una nueva subespecie, ilustrada en el mismo trabajo con un ejemplar hembra, designada originalmente "alotipo" para la especie (p. 48, figs. 15, 16), la cual se describe a continuación.

Memphis paulus clarae Attal & Costa, ssp. nov. (Figs. 1-5, 10-12)

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:79151099-B834-4626-9500-C4B8EA11B606>

[*Memphis paulus* Orellana & Costa, in Costa *et al.* 2014b: 46-51, figs. 15, 16 (hembra), 19 (contorno del ala, hembra) (identificación errónea)]

Memphis paulus ssp. n. Costa *et al.* in prep.; Viloria & Costa 2019: 208.

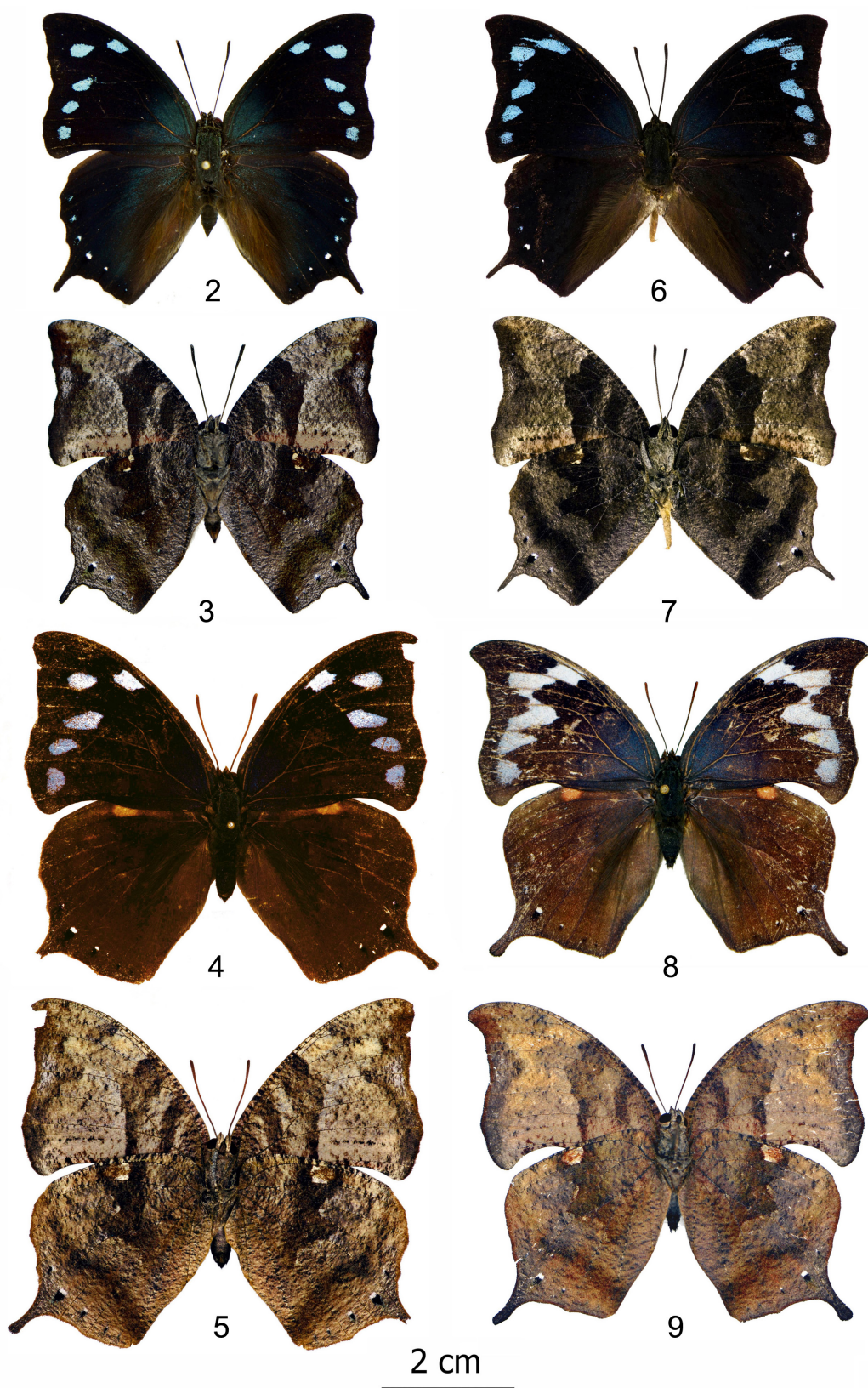
HOLOTIPO: ♂, Venezuela, Bolívar, Auyán Tepui, Guayaraca-El Danto, 1350 m, 05°43'18"N-62°32'24"O, 12/19.I.2017. M. Costa, M. Benmesbah (MIZA).

ALOTIPO: ♀, Auyán Tepui, vía a El Peñón (5°44'23"N - 62°32'19"O), 1730 m, 27.XII.2012, Edo. Bolívar, Venezuela (MIZA).

PARATIPOS (17♂, 12♀): 2♂, 2♀, *idem* holotipo (MIZA); 1♂, Venezuela, Bolívar, Auyán Tepui, El Danto, 1500 m, 12/19.I.2017, M. Costa/M. Benmesbah (MIZA); 2♂, *idem* holotipo, 04.IV.2015, M. Costa (MIZA); 1♂, 1♀, *idem* holotipo, 28.I.2019 (MIZA); 1♂, 1♀, *idem* holotipo, 28.I.2019 (MNHN); 1♂, *idem* holotipo, 04.IV.2015, M. Costa (MC); 1♂, 3♀, *idem* holotipo (MC); 1♂, 1♀, *idem* holotipo, 28.I.2019 (MC); 1♂, 1♀, *idem* holotipo, 04.IV.2015, M. Costa (SA); 1♂, 1♀, *idem* holotipo, 12/19.I.2017, M. Costa/M. Benmesbah (SA); 4♂, 1♀, *idem* holotipo, 12/19.I.2017 M. Costa/M. Benmesbah (MB); 1♂, 1♀, *idem* holotipo, 12/19.I.2017 (AO).

Diagnosis

Memphis paulus clarae, ssp. nov., es similar a la especie nominal, pero se distingue de ella por tener las manchas azules del ala anterior dorsal de menor tamaño, tanto en el macho como en la hembra.



Figuras 2-9. – *Memphitis paulus* ssp. 2. *Memphitis paulus clarae*, ssp. nov., HT ♂, vista dorsal; 3. *Idem*, ventral; 4. *M. paulus clarae*, ssp. nov., AT ♀, vista dorsal; 5. *Idem*, ventral; 6. *Memphitis paulus paulus* HT ♂ (abdomen disecado), vista dorsal; 7. *Idem*, ventral; 8. *M. paulus paulus* ♀, Venezuela, Bolívar, Sororopán Tepui, 1800 m, 26.III.2018, M. Costa (MC), vista dorsal; 9. *Idem*, ventral.

Descripción

Macho (figs. 2, 3). Longitud del ala anterior: holotipo 28,8 mm (serie tipo 28,8-31,5 mm, promedio 30,4 mm; n=18). Cara dorsal con color de fondo azul índigo oscuro a negro. En todo similar a la subespecie nominal, excepto por el tamaño reducido de las manchas azules del lado dorsal en las alas anteriores, lo que representa el elemento de mayor diferenciación; en *M. paulus clarae*, **ssp. nov.** (fig. 2), estas manchas son más aisladas, más redondas y todas de tamaño casi igual, con una distancia similar entre ellas; en particular la configuración de las dos manchas subapicales difiere claramente de *M. paulus paulus* (fig. 6), en donde la mancha costal y la subapical se acercan y tienden a unirse, originándose además una pequeña mancha adicional en el espacio M2-M3. La forma de las alas anteriores menos arqueada en *clarae* presenta un ápice menos prominente. En el lado dorsal, las colas y los bordes externos cerca de la costa de las alas posteriores son oscuros, mientras que en la subespecie *paulus* puede haber sufusión de escamas azul grisáceo. El aspecto general del lado ventral (fig. 3) no presenta diferencias notables respecto a la especie nominal (fig. 7); gracias al número de ejemplares examinados, se nota una sensible variación de los tonos oscuros independientemente de la edad y frescura de los individuos. *Aparato genital* (Figs. 10-12). El aparato genital masculino de *M. paulus clarae*, **ssp. nov.**, es en todo similar al de la subespecie nominal, lo que avala el nivel subespecífico de este taxón.

Hembra (figs. 4, 5 = "alotipo" *M. paulus* in Costa *et al.* 2014b). – De mayor tamaño que el macho; longitud del ala anterior: alotipo, 36 mm (serie tipo 33-36 mm, promedio 34,6 mm, n=13). La descripción completa del alotipo corresponde a la presentada por Orellana & Costa in Costa *et al.* 2014b. El material adicional muestra buena estabilidad general en su morfología, así como los caracteres distintivos de la subespecie, como se nota en la descripción comparativa de la hembra nominal expuesta más abajo.

Distribución, hábitat y etología

El holotipo de *M. paulus paulus* proviene de La Escalera, en el noreste de la Sierra de Lema; los otros 4 ejemplares se encontraron a unos 50 km de distancia, en el Sororopán Tepui (figs. 14-a-b), una de las 3 montañas que conforman el Macizo del Ptarí, en el extremo suroeste de la Sierra de Lema (Costa *et al.* 2014a). Todos los ejemplares de *M. paulus clarae*, **ssp. nov.**, provienen del Auyán Tepui, situado a escasos 70 km al oeste del Macizo del Ptarí. Podría parecer difícil de explicar la subespeciación a tan poca distancia si tomamos en cuenta que las especies andinas hermanas *M. arginussa* (Geyer, 1832) y *M. perenna* (Godman & Salvin, 1884) y sus respectivas subespecies son estables en su distribución en áreas muchos más amplias; el motivo plausible, como se explica en la introducción de este capítulo y de acuerdo con lo que se hipotetiza en la discusión, es que el Auyán está altitudinalmente aislado de la Sierra de Lema y de los demás tepuyes de la Gran Sabana. Es de esperarse, por lo tanto, una distribución de *M. paulus paulus* extendida mucho más al sur de la Sierra de Lema, a lo largo del eje Ptarí-Roraima, quedándose la de *M. paulus clarae*, **ssp. nov.**, confinada estrictamente al Auyán, lo que representa otro caso más de endemismo para un solo tepui dentro de la Provincia Pantepui.

Memphis paulus clarae, **ssp. nov.**, reside en la selva nublada de las vertientes del Auyán Tepui (fig. 13) entre 1350 y 1850 m; su vuelo, en el dosel, es muy rápido, poderoso, elusivo y arisco; todos los individuos conocidos, machos y hembras, han sido atraídos en trampas de plátano fermentado; antes de entrar a una trampa suelen dar varias vueltas alrededor de ella y pararse en una rama cercana; el patrón críptico de las alas ventrales dificulta distinguir este insecto en troncos/ramas cuando está en reposo con sus alas cerradas. *M. p. clarae* aparenta ser más común que la especie nominal y se ha encontrado en la época menos húmeda que corresponde a los primeros meses del año, los preferidos para las expediciones (por las condiciones climáticas favorables).



Figuras 10-12. Aparato genital masculino de *Memphis paulus clarae*, **ssp. nov.** (gen. prep. MB-0291); 10. Vista lateral (con una valva removida); 11. Vista ventral; 12. Aedeagus, vista dorsal (arriba) y lateral (abajo).



Figura 13. Hábitat de *Memphis paulus clarae*, ssp. nov.: selva nublada del talud del Auyán Tepui, 1350-1900 m.

Derivatio nominis

Dedicamos amablemente esta nueva subespecie a Clara, hija de Lars Fjeldsoe-Nielsen, esperando estimular su interés en las ciencias naturales.

Memphis paulus paulus Orellana & Costa, 2014
(Figs. 6-9)

Memphis paulus Orellana & Costa, in Costa et al. 2014b: 46-51, figs. 13, 14 (macho); 15, 16 (hembra); 18 (genital masculino); 19 (contorno del ala, hembra); 20 (contorno del ala, macho) [en parte identificación errónea de *M. paulus clarae* Attal & Costa, n. ssp.]

Memphis paulus paulus Orellana & Costa; Vilorio & Costa 2019: 207, figs. 9.5 E (macho dorsal), G (hembra dorsal), 208.

El ejemplar hembra inicialmente designado como alotipo de *Memphis paulus* Orellana & Costa, 2014, pasa a formar parte del material tipo de la subespecie *M. paulus clarae* Attal & Costa, ssp. nov., arriba descrita. Queda así por describirse la hembra de la subespecie nominal. El material recientemente recolectado en la Sierra de Lema (Sororopán Tepui) se compone de dos machos y dos hembras que se adicionan al único macho previamente conocido. Tanto el aspecto de los machos, como el de las hembras, confirman la distinción subespecífica de las dos poblaciones; en particular, en las hembras la diferencia de

tamaño de las manchas azul claro es todavía más acentuada que en los machos.

Material examinado

1♂ (HT *M. paulus paulus*) La Escalera, km 132 sur El Dorado 5°54'50"N - 61°26'10"O), 1450 m, Sierra de Lema, Edo. Bolívar, Venezuela; 1♂, Venezuela, Bolívar, Sororopán Tepui, 1900 m, 19.I.2018, D. Romero (MC); 1♂, idem, 20.III.2018 (MC); 1♀, VENEZUELA, Bolívar, Sororopán Tepui, 1800 m, 26.III.2018, M. Costa/M. Benmesbah (MIZA); 1♀, idem (MC).

Descripción de la hembra (figs. 8, 9)

De tamaño superior al macho; longitud del ala anterior: 34-38 mm, promedio 36 mm (n = 2). Color de fondo marrón oscuro con cuartos basales azul marino oscuro. Así como el macho de la subespecie nominal presenta manchas azules de mayor tamaño respecto al macho de *M. paulus clarae*, **ssp. nov.**, también la hembra de *paulus* (fig. 8) se distingue de la de *clarae* por este mismo carácter; en este caso las manchas azul claro de *paulus* son tan extensas que casi llenan todos los espacios entre ellas formando

una banda irregular y sinuosa desde los dos tercios de la costa hasta casi el margen interno, el cual es sigmoidal en correspondencia con la emarginación distal. Al contrario, las 13 hembras examinadas de *M. paulus clarae*, **ssp. nov.**, tienen las manchas más pequeñas y bien separadas entre ellas. El resto de los detalles y la cara ventral (fig. 9) son similares en todo a la subespecie *clarae* (ver descripción en Costa *et al.* 2014b).

Familia Riodinidae Grote, 1895
 Subfamilia Riodininae Grote, 1895
 Género *Stalactis* Hübner, 1818
Stalactis halloweenii Hall, 2006

Este taxón fue descubierto en 1999 por SF en el Monte Ayanganna en una de sus expediciones a Guyana (Fratello 1996, 2001a, 2001b, 2004); es la única especie del género *Stalactis* presente exclusivamente en hábitat montano (Hall 2006) y es endémica del Pantepui, del cual forma parte el Ayanganna, montaña ubicada en Guyana en el extremo oriental de esta Provincia biogeográfica (figs. 14-a, 14-b, Costa *et al.* 2014b). Durante las expediciones realizadas

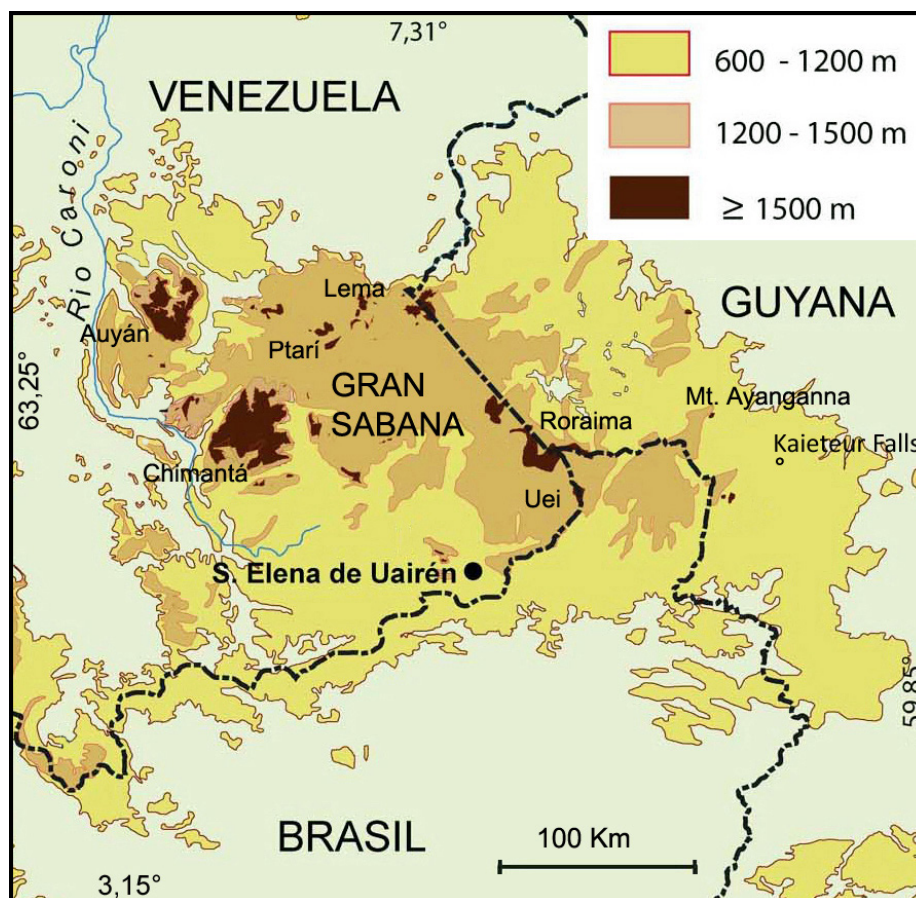


Figura 14-a. Mapa de la porción oriental del Pantepui.

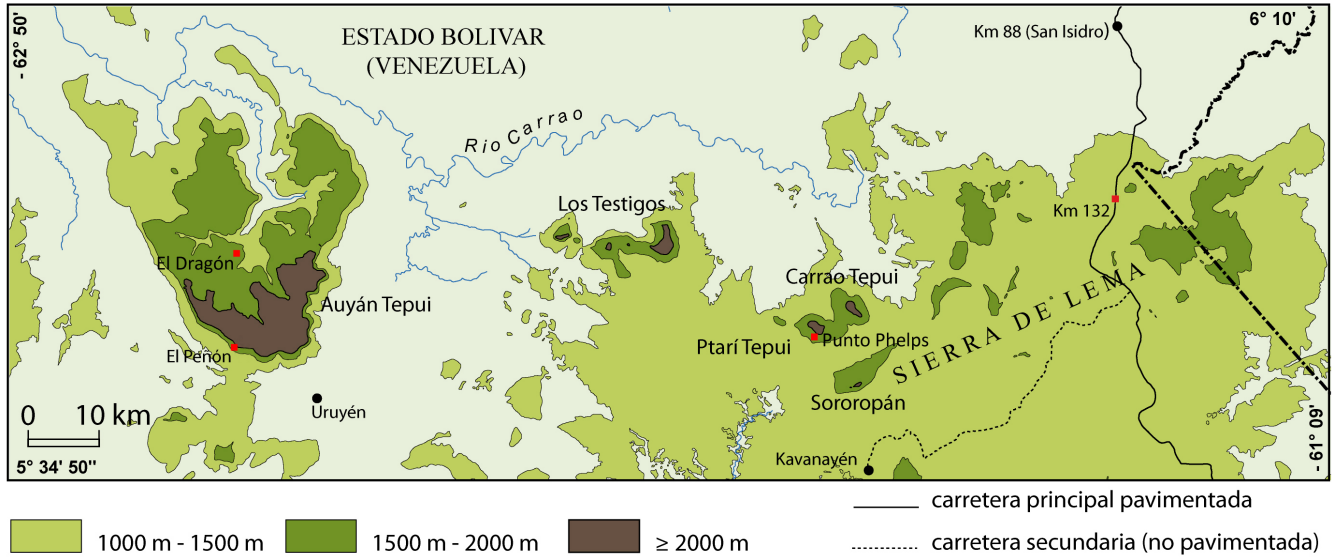


Figura 14-b. Auyán Tepui y Gran Sabana norte (Macizo de Los Testigos, Macizo del Ptarí y Sierra de Lema).

Tabla 1. Localidades referidas en texto y mapas (figs. 14-a, 14-b) para los nuevos taxones.

Zona - Sitio	Coordenadas	Altitud (msnm)	Taxones
Sierra de Lema			
La Escalera, carretera El Dorado-S. Elena, Km 132	5°54'50"N - 61°26'10"O	1400	<i>Memphis paulus paulus</i> <i>Euptychia sarah</i> , sp. nov.
Macizo Ptarí Tepui			
Entre Iworé y Punto Phelps (Ptarí Tepui)	05°44'49"N - 61°48'53"O	1500	<i>Forsterinaria hannieri</i>
Entre Punto Phelps y Base (Ptarí Tepui)	05°45'27"N - 61°48'52"O	1750	<i>Stalachtis halloweeni miranda</i> , ssp. nov.
Cumbre Sororopán Tepui	05°41'33"N - 61°46'54"O	1800-1950	<i>Memphis paulus paulus</i>
Talud Sororopán Tepui	05°42'08"N - 61°47'07"O	1650	<i>Euptychia sarah</i> , sp. nov.
Auyán Tepui			
Guayaraca	05°41'19"N - 62°31'60"O	1100	<i>Euptychia sarah</i> , sp. nov.
Entre Guayaraca y El Danto	05°43'22"N - 62°32'30"O	1400	<i>Memphis paulus clarae</i> , ssp. nov.
El Danto	05°43'45"N - 62°32'24"O	1500	<i>Stalachtis halloweeni miranda</i> , ssp. nov.
Entre El Danto y El Peñón	05°44'24"N - 62°32'18"O	1750	<i>Stalachtis halloweeni miranda</i> , ssp. nov. <i>Euptychia sarah</i> , sp. nov. <i>Memphis paulus clarae</i> , ssp. nov.
El Dragón	05°50'44"N - 62°32'32"O	1730	<i>Euptychia sarah</i> , sp. nov.
Monte Ayanganna			
Vertiente Oriental (talud alto)	05°24'06"N - 59°57'24"O	1350-1650	<i>Stalachtis halloweeni halloweeni</i>
Kaieteur Falls	05°10'30"N - 59°28'50"O	200-450	<i>Euptychia sarah</i> , sp. nov.
Uei Tepui			
Plateau (sur este)	5°00'22"N - 60°36'52"O	2050	<i>Forsterinaria chaniorum</i> , sp. nov.
Roraima			
Campamento Base	5°08'51"N - 60°46'53"O	1900	<i>Forsterinaria chaniorum</i> , sp. nov.

por MC a partir de 2007 en la porción venezolana del Pantepui, se han encontrado otras poblaciones de esta especie, cuyos individuos, al ser comparados con los del Ayanganna, presentan diferencias morfológicas evidentes y suficientemente estables que justifican el reconocimiento de la nueva subespecie que se describe a continuación:

Stalactis halloweenii miranda Costa & Fratello, ssp. nov.
(Figs. 17-20, 21-a, 21-b, 23, 24)

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:act:0F25496C-9DCB-409C-805A-1F24F736C73F>

Stalactis halloweenii Hall; Viloria & Costa 2019: 203, fig. 9.2 E.

Stalactis halloweenii ssp. n. Costa *et al.* in prep.; Viloria & Costa 2019: 214.

HOLOTIPO: ♂, Venezuela, Bolívar, Auyán Tepui, El Danto, 1500 m, 14/18.I.2017, 05°43'49"N-62°32'27"W, Costa/Benmesbah (MIZA).

ALOTIPO: ♀, *idem* holotipo (MIZA)

PARATIPOS (12♂, 15♀): 12♂, *idem* holotipo (3 MIZA, 1 MNHN, 4 MC, 1 SA, 3 MB, gen. prep. MB-0296); 12♀, *idem* holotipo (4 MIZA, 1 MNHN, 3 MC, 1 AD, 3 MB, gen. prep. MB-0286); 1♀, Venezuela, Bolívar, Auyán Tepui, entre El Danto y El Peñón, 1750 m, 24.III.2013,

M. Costa (MC); 1♀, *idem*, 1700 m, 15.I.2017 Costa/Benmesbah (AD); 1♀, *idem*, 1700 m, 16.I.2017 Costa/Benmesbah (SA).

Material adicional examinado

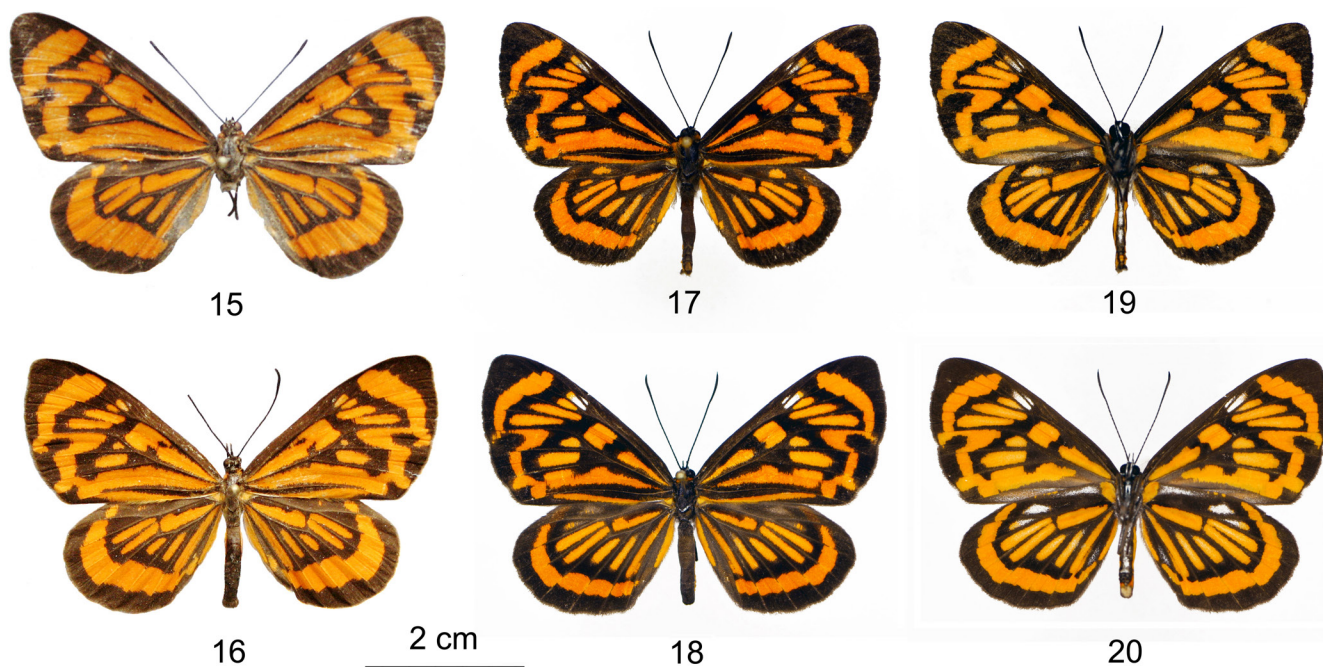
41♂ 18♀ (Venezuela, Bolívar, Ptarí Tepui, entre Punto Phelps y Base, 1750m).

Diagnosis

Stalactis halloweenii miranda, ssp. nov. (figs. 17-20) se distingue de la especie nominal (figs. 15, 16) por su aspecto general con áreas negras más marcadas, la presencia de una banda negra que atraviesa la celda del ala anterior y por tener más estrechas tanto la banda apical anaranjada del ala anterior como la submarginal del ala posterior. La comparación de los órganos genitales masculino y femenino no arroja diferencias apreciables que justifiquen tratar el nuevo taxón como una especie distinta.

Descripción

Macho (figs. 17, 19). Longitud del ala anterior: holotipo 26,6 mm (serie tipo 24-27,8 mm, promedio 25,8 mm, n = 13). Cuerpo, ojos, palpos, antenas, patas y forma de las alas en todo similares a la especie nominal (ver Hall 2006). *Ala anterior*. – Cara dorsal: color de fondo



Figuras 15-20. *Stalactis halloweenii* ssp. 15. *Stalactis halloweenii halloweenii*, HT ♂, Mt. Ayanganna, Guyana (USNM), vista dorsal; 16. *S. halloweenii halloweenii*, PT ♀, Mt. Ayanganna, Guyana (USNM), vista dorsal (fotografías de S. Fratello); 17-19. Holotipo macho *Stalactis halloweenii miranda*, ssp. nov., Auyán Tepui, Venezuela (MIZA); 17. Dorsal; 19. Ventral; 18-20. Alotipo hembra *S. halloweenii miranda*, ssp. nov., Auyán Tepui, Venezuela (MIZA); 18. Dorsal; 20. Ventral.

negro con dibujos anaranjados, excepto en los espacios R1-R2 y R2-R3 donde hay dos estrías blancas cerca de la unión de las venas R1, R2 y R3. Celda discal alargada de color naranja dividida por una barra transversal negra en sus dos tercios distales (en la especie nominal la celda es continua, con solo algunas escamas negras intermedias). Estría anaranjada en la celda anal aislada (conectada a Cu2-2A en *S. halloweenii halloweenii*); estría anaranjada en Cu2-2A que se une a la banda submarginal formando dos pequeñas protuberancias en proximidad del tornus; banda submarginal muy arqueada que se reduce en proximidad de la vena M3 apenas separándose de la banda apical, cuyo ancho es casi la mitad respecto a la subespecie nominal. Espacio M3-Cu1 negro en su parte distal hasta el margen (en *S. halloweenii halloweenii* hay un pequeño punto negro rodeado casi completamente de anaranjado). Cinco estrías subapicales en los espacios contiguos desde R1-R2 hasta M2-M3; la primera blanca, muy pequeña y estrecha; la segunda, más del doble de tamaño, blanca y anaranjada en su extremo distal; la tercera, la cuarta y la quinta, todas anaranjadas y de tamaño creciente. Una pequeña mancha anaranjada en M3-Cu1 en correspondencia de la unión de M3 y Cu1 y otra más grande adyacente en Cu1-Cu2. Cara ventral: similar a la dorsal, con anaranjado menos intenso. La pequeña mancha anaranjada en la base costal del ala (Hall 2006) muy variable y presente solo en algunos ejemplares; en otros no la hay o está representada por escasas escamas. Celda anal grisácea; en algunos ejemplares con algo de anaranjado en su parte distal. *Ala posterior*. Cara dorsal: color de fondo negro con dibujos anaranjados. Un pequeño punto anaranjado, más claro, en

la base del ala. Banda submarginal anaranjada de ancho 2,5 mm (4 mm en la especie nominal) entre las venas Rs y 2A que se reduce en proximidad de Rs-M1 y a veces puede llegar a Sc+R1 en forma de un pequeño punto aislado, raramente presente. Espacio 2A-3A casi totalmente negro, celda anal anaranjada, más clara. Una mancha ovalada postdiscal en el espacio Sc+R1 y otra más pequeña en Rs-M1, que tiende a reducirse hasta desaparecer en algunos ejemplares. Cinco estrías postdiscales anaranjadas desde el espacio M1-M2 hasta Cu2-2A; las dos primeras de igual tamaño, la tercera la más pequeña, la cuarta intermedia y la quinta, la más larga llegando a la base del espacio Cu2-2A (en la especie nominal esta estría se une a la banda submarginal). Celda discal anaranjada con intrusión de una barra negra en su parte superior. Cara ventral: anaranjado menos intenso; similar a la dorsal, excepto en la celda costal negra, salpicada de abundantes escamas blancas en su parte basal y anaranjadas distalmente (sólo en algunos casos); punto ovalado anaranjado en la base del ala; banda submarginal más extensa que abarca también los espacios Sc+R1 y 2A-3A. Escamas blancas en la mancha postdiscal en Sc+R1.

Hembra (figs. 18, 20). Longitud del ala anterior: alotipo 27,5 mm (serie tipo 20-30 mm, promedio 25,5 mm, n = 16). Forma de las alas más redondeada; similar al macho, excepto por la mayor extensión de las manchas blanco-grisáceas de la cara ventral: en las alas anteriores, aparte de las dos estrías bien marcadas en los espacios R1 y R2, hay abundante salpicadura de blanco en la celda anal y en las posteriores hay una estría blanca en la celda costal al igual que la mancha ovalada en Sc+R1; igualmente puede

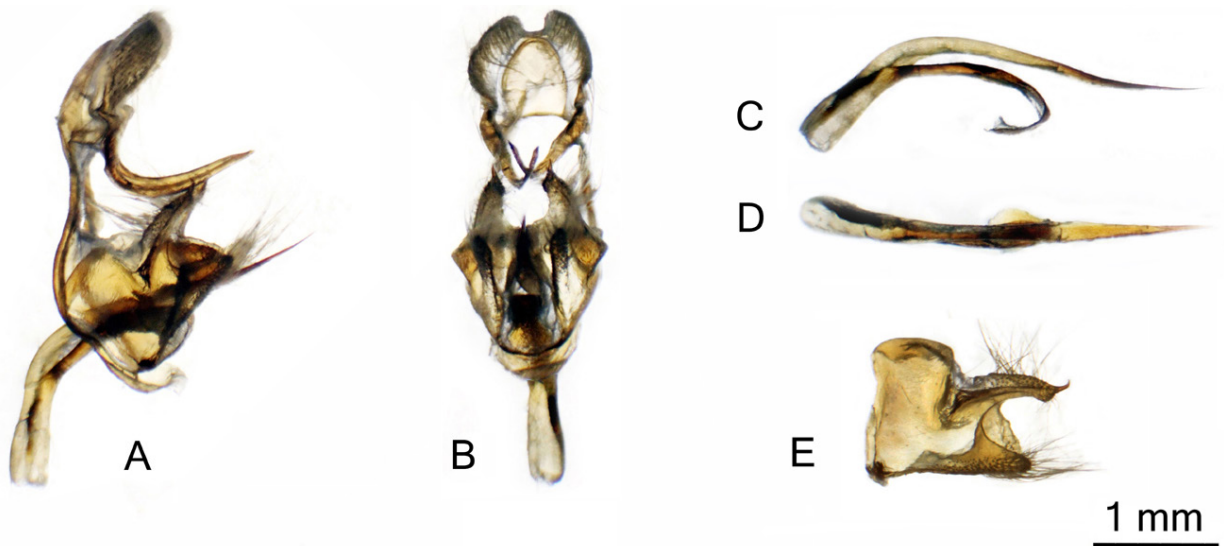


Figura 21-a. Aparato genital masculino de *Stalachtis halloweenii miranda*, ssp. nov. (gen. prep. MB-0296); A. Vista lateral (con una valva removida); B. Vista de frente; C. Aedeagus, vista lateral; D. *Idem*, vista dorsal; E. Valva, vista lateral.



Figura 21-b. Aparato genital femenino de *Stalachtis halloweenii miranda*, ssp. nov. (gen. prep. MB-0286).

haber salpicadura de blanco en todos los demás espacios postdiscales.

Genitales (figs. 21-a, 21-b)

Las estructuras genitales masculina y femenina no presentan diferencias apreciables respecto a las representadas y descritas por Hall (2006), por lo cual consideramos este taxón conespecífico con *Stalachtis halloweenii* nominal.

Variación

Hemos examinado la serie tipo de la subespecie nominal, conocida por 6 ejemplares (2 ♂ y 4 ♀, Mt. Ayanganna, Guyana) y no hemos encontrado variaciones relevantes; lo mismo es válido para *S. halloweenii miranda*, ssp. nov., cuyo fenotipo es sustancialmente estable; las únicas variaciones encontradas, aparte de la pequeña mancha ventral en la base del ala anterior arriba mencionada, están en el tamaño de las manchas blancas ventrales (sobre todo en las hembras) y en la barra negra que atraviesa la celda discal del ala anterior que en algunos casos tiende a reducirse hasta quebrarse en su mitad. El pequeño punto anaranjado en el espacio Sc+R1 del ala posterior dorsal en algunos casos desaparece siendo reemplazado por escamas negras. Los ejemplares frescos muestran un color anaranjado más intenso. En la serie tipo se aprecia una diferencia notable de tamaño sobre todo en las hembras, cuya ala varía desde un mínimo de 20 hasta un máximo de 30 mm.

Distribución, hábitat y etología

Stalachtis halloweenii miranda, ssp. nov., tiene hábitat en la selva nublada de los taludes del Auyán Tepui; una población numerosa fue encontrada en la quebrada cercana al campamento El Danto, a una altitud de 1500 m en la vertiente suroeste del Auyán (fig. 22), en

un ambiente de plantas entre 5 y 15 m de altura. Otros individuos se han encontrado en la subida desde El Danto hasta El Peñón (1850 m), pero siempre por las quebradas que atraviesan el camino y nunca en espacios abiertos, denotando una clara preferencia por las zonas húmedas y protegidas de los fuertes vientos que suelen azotar las laderas del Auyán. De hecho, el vuelo de esta mariposa, normalmente entre 3 y 10 m del suelo, de 9 am a 4 pm, es lento y suave, siempre que no sea molestada. Los individuos de *S. halloweenii miranda*, ssp. nov., se posan en el envés de las hojas con alas abiertas y antenas unidas, tanto los machos como las hembras; ambos sexos también descansan con el abdomen colgando, formando un ángulo de casi 90° respecto al tórax (figs. 23-24). Una explicación plausible para este fenómeno es que el abdomen colgando verticalmente (en vez de mantenerse horizontal y alineado con el tórax) sustancialmente se traduce en una forma de ahorro de energía (J.-Y. Gallard, com. pers.). S. Fratello y J.-Y. Gallard (com. pers.) han notado este comportamiento en varias especies de *Stalachtis* de las tierras bajas. Algunas hembras se han observado alimentándose en pequeñas flores blancas.

Otra población importante de *S. halloweenii miranda*, ssp. nov., fue encontrada en el talud oeste del Ptari Tepui (extremo occidental de la Sierra de Lema) entre 1700 y 2000 m de altitud en hábitat muy similar al del Auyán. Se han examinado 41 machos y 18 hembras; respecto a la población del Auyán, que aparenta ser morfológicamente estable, la del Ptari Tepui presenta una mayor frecuencia en las variaciones arriba mencionadas, pero sin acercarse nunca al fenotipo de la especie nominal. Por los motivos explicados en la introducción de este trabajo, podría esperarse en el Auyán una subespeciación de este taxón tan sedentario y poco proclive a recorrer grandes distancias; sin embargo, su débil vuelo pudiera haber sido el motivo



Figura 22. Auyán Tepui, vertiente sur-oeste; quebrada cerca del campamento El Danto, 1500 msnm, hábitat de una importante población de *S. halloweenii miranda*, **ssp. nov.**

de un desplazamiento desde/hacia la cercana Sierra de Lema, tal vez por vientos o tormentas violentas. Entre el Ayanganna (localidad tipo de *S. halloweenii halloweenii*) y el Ptarí, a pesar de haber una distancia superior a los 200 km, existe continuidad en las tierras elevadas por lo cual se esperaría que el fenotipo del Ptarí fuera más cercano a la especie nominal del Ayanganna que a la nueva subespecie del Auyán. Esta aparente incongruencia no puede ser todavía explicada debido a que entre estos extremos no se conocen otras poblaciones (si es que las hay) siendo aun inexploradas todas las elevaciones intermedias. La falta de datos sobre distribución de poblaciones en los tepuyes de la Gran Sabana y el acentuado aislamiento del Auyán Tepui respecto a la Sierra de Lema (ver la introducción de este capítulo) nos ha inducido a no incluir los ejemplares del Ptarí en la serie de paratipos de la nueva subespecie.

El rango de elevaciones (1500-2000 m) refuerza la connotación de endemismo de *S. halloweenii miranda*, **ssp. nov.**, adaptada al nivel altimontano del Pantepui.

Los datos de recolecta indican que los adultos vuelan durante todo el año y no presentan variación fenotípica estacional; de hecho, este tipo de variación es improbable

en el Pantepui debido a que casi no existe una estación seca marcada. Todavía no conocemos ningún caso de taxones endémicos con formas distintas para épocas de sequía o de lluvia para el Pantepui.

Las orugas de las especies del género *Stalachtis* se nutren de plantas de la familia Simaroubaceae (Beccaloni *et al.* 2008) con fitoquímicos tóxicos y de sabor amargo, lo que sugiere que los adultos pueden estar protegidos químicamente y ser desagradables a sus depredadores potenciales. Este podría ser el caso de *S. halloweenii*, casi siempre observada en grandes grupos, volando apaciblemente en su hábitat aun en presencia de aves insectívoras.

Generalmente las especies del género *Stalachtis* poseen patrones aposemáticos y participan en anillos miméticos con otras especies de mariposas (Seitz 1916–20, D’Abrera 1994, Hall 2006); sin embargo, no hemos podido detectar especies simpátricas con patrones similares de color anaranjado y negro (p. ej., Heliconiinae y Danainae). *Napeogenes rhezia catamelas* Forbes, 1942 e *Hypothyris ninonia lema* Neild, 2008, en nuestro criterio no califican como posibles conmímicos de *S. halloweenii miranda*,



Figuras 23-24. *Stalactis halloweenii miranda*, ssp. nov. (Ptarí Tepui) en posición de descanso en el envés de hojas grandes: el abdomen se inclina hacia abajo y cuelga, probablemente debido a su propio peso, formando un ángulo de casi 90° con el tórax. Este comportamiento es típico indistintamente para hembras (fig. 23) y machos (fig. 24).

ssp. nov. Otros Ithomiini pantepuyananos de tamaño parecido son transparentes y con manchas blancas, como es el caso de *Oleria boyeri*, *Greta clavijoi*, *Hyposcada zarepha bomplandi*, *Pteronymia peteri*, *Pteronymia alissa dorothyae*, todas descritas por Neild (2008). Tampoco se han encontrado otras especies de *Stalactis* volando a estas altitudes, quedando *S. phaedusa zephyritis* (Dalman 1823) como el único congénere reportado de las zonas altas de la Sierra de Lema; esta especie, de tierras bajas, se puede encontrar excepcionalmente en altitudes entre 1300 y 1500 m y vuela mezclándose con el grupo de Ithomiini arriba mencionado con los cuales probablemente forma un anillo mimético mülleriano.

Derivatio nominis

Como muestra especial de aprecio dedicamos esta nueva subespecie de mariposa a la joven venezolana Miranda Viloria-Carrizo, hija de nuestro amigo y colaborador entusiasta de nuestras investigaciones sobre mariposas neotropicales, Ángel L. Viloria. *Miranda* es un nombre de origen latino que significa “digna de ser admirada”.

Discusión

En su enfoque filogenético, Hall (2006) ubica la especie *S. halloweenii* en el grupo “*euterpe*”, uno de los tres grupos en que dividió al género *Stalactis*. Este grupo estaría formado por 4 especies: *euterpe*, *phaedusa*, *lineata* y *halloweenii* y esta última representaría tentativamente al miembro más antiguo, en base a ciertos caracteres de las alas y del órgano genital masculino.

Recientemente se ha realizado un estudio filogenético molecular de este género (Magaldi 2015) que reiteró que el género *Stalactis* (y, por lo tanto, la tribu Stalactini) es monofilético, tal como fue tratado desde Stichel (1910-11) hasta la fecha. En cuanto a la ubicación de *S. halloweenii*, el resultado difiere parcialmente de la hipótesis de Hall. No obstante, este estudio fue realizado sólo con muestras de la nueva subespecie venezolana. El cladograma resultante (Magaldi 2015) arroja confiablemente que *S. halloweenii miranda*, ssp. nov., es el taxón hermano de *S. phaedusa* (Hübner 1818). La gran diferencia en el patrón de coloración entre estos dos taxones, en realidad esconde una homología evidente en el sistema de bandas negras sobre las venas (Magaldi 2015). El desarrollo de patrones aposemáticos disímiles en ambas especies es indicativo de que los mismos podrían ser el producto evolutivo de fuertes presiones de selección independientes que condujeron a asociaciones miméticas distintas.

Familia Nymphalidae Rafinesque, 1815
Subfamilia Satyrinae Boisduval, 1833
Género *Forsterinaria* Gray, 1973

Forsterinaria chaniorum Viloria & Costa, sp. nov.
(Figs. 25-28, 31)

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:act:D6BD2427-E872-4BD5-B36B-2D9D246C693D>

HOLOTIPO: ♂, Venezuela, Bolívar, Uei Tepui, 2050 m, 05°00'22"N-60°36'52"O, 01/03.III.2017, M. Costa (MIZA).

ALOTIPO: ♀, *idem* holotipo (MIZA).

PARATIPOS (33♂, 11♀): 1♂, *idem* holotipo (gen. prep. ALV559-16) (MIZA); 21♂, 3♀, *idem* holotipo, 16/19.III.2015 (MIZA); 4♂, 1♀, *idem* holotipo (MIZA); 1♀, Venezuela, Bolívar, Roraima, Camp. Base, 1900 m, 05°08'56"N - 60°56'52"O, 29.III.2007, M. Costa (MIZA) 2♂, 2♀, 16/19.III.2015 (MC); 1♂, *idem* holotipo (MC); 1♂, *idem* holotipo (MNHN); 1♀, *idem* holotipo, 16/19.III.2015 (MNHN); 1♂, 1♀, *idem* holotipo (SA); 2♂, 2♀, *idem* holotipo, 16/19.III.2015 (MB).

Introducción

En 2007 se recolectó, en la subida al Roraima, a 1900 m de altitud, un ejemplar de *Forsterinaria* similar a *F. hannieri* Zubek & Pycz (2011), pero caracterizado por líneas ventrales en zigzag en las alas posteriores. Inicialmente se consideró una posible variación de *F. hannieri*; sin embargo, en 2015, durante el primer ascenso al Uei Tepui, distante apenas 20 km de Roraima, se localizó cerca de su cumbre, a 2050 msnm, una población de *Forsterinaria* con patrón ventral idéntico al del ejemplar de Roraima. Este hallazgo motivó profundizar el estudio de este taxón, que resultó ser una especie distinta, previamente desconocida, la cual se describe a continuación.

Diagnosis

Las especies *F. hannieri* y *F. chaniorum*, **sp. nov.**, poseen caracteres propios del género *Forsterinaria*, tales como talla mediana, coloración dorsal marrón unicolor y tres líneas o rayas oscuras prominentes (postbasal-discal, discal-postdiscal y postdiscal-submarginal), más o menos festoneadas, en la cara ventral del ala posterior. El órgano genital masculino está caracterizado por subunci ausentes y uncus en forma de pico de ave (*sensu* Forster 1964). Peña & Lamas (2005) descartaron esta última combinación de caracteres como diagnósticas del género, señalando que existen excepciones (por ejemplo, subunci vestigiales). *Forsterinaria chaniorum*, **sp. nov.**, tiene un hábitus similar al de *F. hannieri* (figs. 29-30), especie endémica del Pantepui, de la cual difiere, sin embargo, por su color más oscuro, la sinuosidad más acentuada de la segunda línea ventral (discal-postdiscal), la presencia de una línea postbasal anterior (ausente en *F. hannieri*) y el aedeagus más corto y menos sinuoso en vista lateral, con extremo basal menos estrecho y sin bifurcación.

Descripción

Macho (figs. 25, 27). Longitud del ala anterior: holotipo = 23,4 mm (serie tipo 22–24,6 mm, promedio = 23,7 mm, n = 34). Ojos negros, setosos. Palpos negros con escamas filiformes centrales inferiores negras, muy largas,

lateralmente cubiertos de escamas, cortas y largas, de color pardo claro. Cuerpo pardo oscuro, ventralmente más claro, particularmente el abdomen. Antena delgada, maza gradualmente formada, alcanzan máximo dos quintos de la longitud de la costa. Ala anterior triangular, margen externo casi recto, ápice y tornus ligeramente redondeados; ala posterior suboval, margen externo casi uniforme, sólo ligeramente sinuoso, margen anal sutilmente excavado cerca del tornus. Color dorsal de fondo pardo oscuro uniforme, con lustre general oliváceo; cara ventral de ambas alas color de fondo café más claro (pardo oscuro como en cara dorsal) en la mitad distal; cuatro líneas café oscuro dispuestas en ambas alas de la siguiente forma: la primera, postbasal convexa y uniforme, sin sinuosidades, incompleta en el ala anterior, donde no alcanza ni la costa ni el margen anal, completa en el ala posterior; la siguiente línea, irregular y sinuosa, limitando el borde distal de la región discal, desapareciendo en el ala anterior antes de llegar al margen anal, completa desde la costa al margen anal en el ala posterior; la tercera, festoneada formando cúspides distales sobre cada vena, dividiendo la región postdiscal de la submarginal; en el ala anterior no alcanza el tornus, en la posterior completa; una última línea submarginal muy fina, paralela al margen externo, separada del mismo por aproximadamente un milímetro. Ala anterior con un punto blanco subapical mínimo; ala posterior con una serie de cinco puntos postdiscales blancos, mínimos, finísimos (RS a Cu1). *Aparato genital* (figs. 31, 32). La configuración de tegumen y uncus (fig. 31-C) muy similar a la de *F. hannieri* (fig. 32-c): tegumen aplanado y uncus grande, el doble de la longitud lateral del tegumen, robusto; vinculum apreciablemente más delgado que en *F. hannieri*; saccus tubular, un poco más largo que el tegumen pero algo deprimido en su base, como en *F. hannieri*. Valvas (fig. 31-D-E) alargadas más regularmente que en *F. hannieri* (fig. 32-d-e) y menos profundas en su mitad basal. Aedeagus (fig. 31-A) más largo que la suma de la longitud de tegumen y uncus, en vista dorsal, menos ancho que en *F. hannieri* a nivel de la abertura superior del *ductus ejaculatorius* y luego progresivamente ahusado hacia el extremo distal. El aedeagus de *F. hannieri* (fig. 32-a) también es distinto del de *F. chaniorum*, **sp. nov.**, por lo angosto en su base y su extremo basal bifido, en vista lateral (fig. 32-b) puede presentar un perfil sinuoso, casi imperceptible en su especie hermana, *F. chaniorum*, **sp. nov.**

Hembra (figs. 26, 28). Longitud del ala anterior: alotipo = 24,2 mm (serie tipo 22 – 25,4 mm; promedio = 24,2 mm; n = 12). Similar al macho y ligeramente más grande. Ápice del ala anterior un poco más truncado, color general un poco más claro.



25



26



27



28



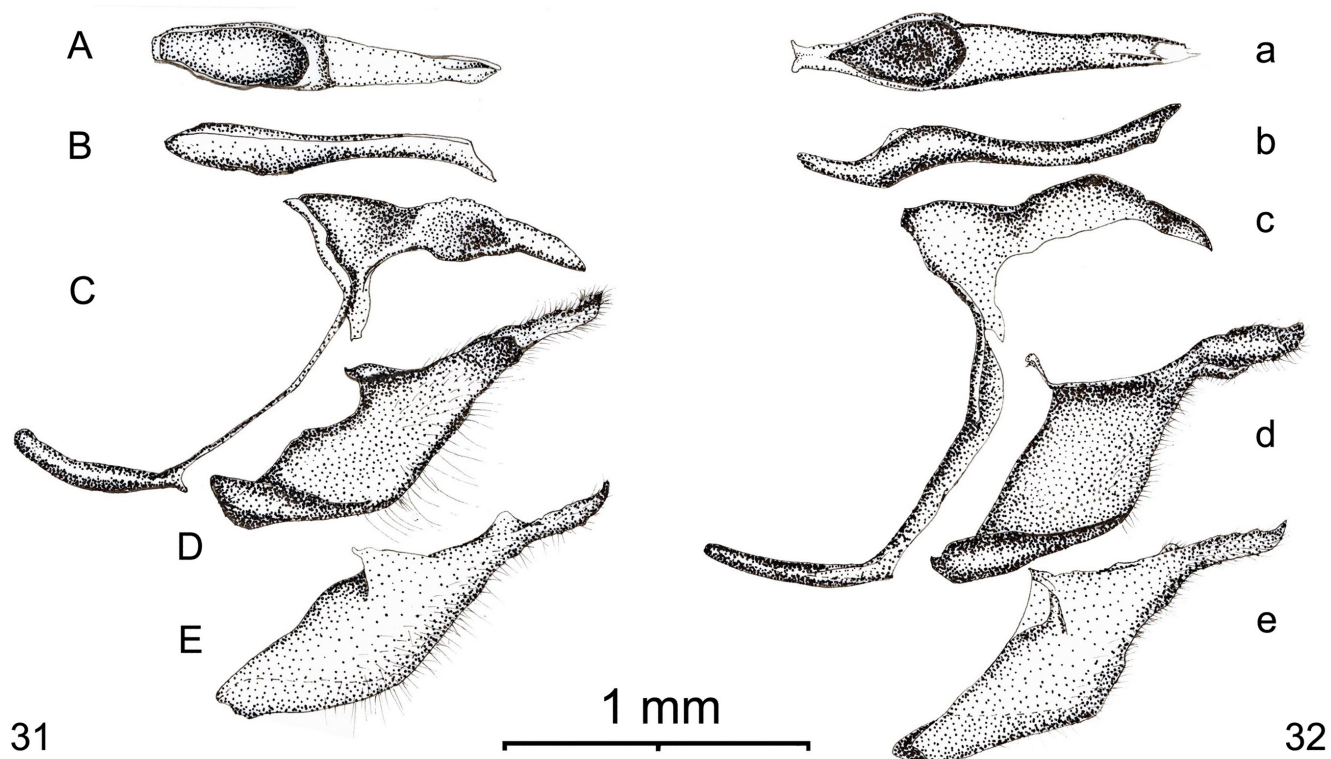
29

1 cm



30

Figuras 25-30. *Forsterinaria* spp.; 25, 27. *Forsterinaria chaniorum*, sp. nov., HT, ♂ (MIZA); 25. Dorsal; 27. Ventral; 26, 28. *F. chaniorum*, sp. nov., AT, ♀ (MIZA); 26. Dorsal; 28. Ventral; 29. *Forsterinaria hannieri*, ♂, ventral: Venezuela, Bolívar, Ptari Tepui, entre Iworé y P. Phelps, 1500 m, 18.IV.2014, M. Costa (MC); 30. *F. hannieri*, ♀, ventral: *idem* (MC).



Figuras 31-32. *Forsterinaria* spp.: aparato genital masculino; 31. *Forsterinaria chaniorum*, sp. nov. (gen. prep. ALV559-16); 32. *Forsterinaria hannieri* (Venezuela, Bolívar, Ptari Tepui, 1500 m, 14.IV.2014, gen. prep. ALV560-16, IVIC). Para ambas especies el aedeagus (vista dorsal A, a; vista lateral B, b) y las valvas (D, E, d, e) se presentan removidas de su posición natural en relación a la estructura principal (C, c, vista lateral).

Variación

Los individuos conocidos de *F. chaniorum*, sp. nov., así como los de *F. hannieri*, presentan un fenotipo estable; no se detectan variaciones significativas en las series de ejemplares examinados del Uei Tepui y Roraima. Al igual que en *F. hannieri* pueden aparecer puntos blancos adicionales por debajo del punto subapical, sobre todo en las hembras.

Derivatio nominis

Dedicada a la familia Chaní del pueblo Pemón de Kavanayén (Gran Sabana, Bolívar), de la cual son parte Ricardo, Tito, Martín, Juan Leo y Mary Isabel, nuestros experimentados guías en muchas de las expediciones a los tepuyes de la Gran Sabana.

Hábitat, distribución y etología

Hasta ahora encontrada en Roraima y en su vecino Uei Tepui, *F. chaniorum*, sp. nov., es propia de un hábitat situado en un nivel superior de altitud (1900-2100 m) respecto a *F. hannieri* (1300-1700 m), de más amplia distribución dentro del Pantepui. En el Uei, una montaña

en parte sin los escarpados verticales característicos de la mayoría de los tepuyes y cuyas laderas (excepto la vertiente sur) están cubiertas de selva continua desde su base, se encontró una abundante población de *F. chaniorum*, sp. nov., a 2050 m de altitud, justamente en donde termina el bosque para dar espacio a la sabana del plateau (fig. 33). Tanto en Roraima como en el Uei Tepui, *F. chaniorum*, sp. nov., comparte hábitat con *Pedaliodes roraimae* Strand (1912) y *Oxeoschistus romeo* Pycz & Fratello (2005). Machos y hembras son atraídos por cebos de plátano fermentado; el vuelo, irregular y nervioso, es similar al de *P. roraimae*, con la cual puede ser confundida debido a semejanzas en tamaño y color. Debido al intervalo de altitud de su hábitat, hay fundados motivos para considerar *F. chaniorum*, sp. nov., una especie endémica del Pantepui.

No existen reportes de *F. hannieri* del Roraima ni del Uei, sin embargo, hay que aclarar que en el camino que sube al Roraima el bosque empieza a 1900 m de altitud e igualmente, en el caso del Uei, el acceso a la cumbre es por la vertiente seca del sur, azotada periódicamente por incendios y transformada en sabana. Por lo tanto, queda

aún inexplorada la selva de esos taludes en el rango de altitudes donde pudiera aparecer *F. hannieri*. De hecho, esta última especie tiene una distribución más amplia que la mencionada en su descripción original (Sierra de Lema y Macizo del Ptari) ya que los autores (Zubek & Pycz 2011) no tomaron en cuenta los ejemplares del AuyánTepui y del Marahuaca (Macizo del Duida, distanciado casi 500 km de la Sierra de Lema), conservados en el MIZA, por lo cual podría estar presente también en la zona del Roraima, distante aproximadamente 100 km de la Sierra de Lema. No tenemos razones para dudar que *F. chaniorum*, sp. nov., y *F. hannieri* puedan coexistir en un mismo nivel altitudinal, sin embargo, la evidencia pareciera indicar que de encontrarse en un mismo tepui deberían ser parapátricas.

Discusión

Las dos especies de *Forsterinaria* conocidas y endémicas del Pantepui tratadas en los párrafos anteriores tienen la apariencia externa de las especies clasificadas por Peña

& Lamas (2005) en el grupo-*boliviana*: *Forsterinaria boliviana* (Godman, 1905), *F. inornata* (C. Felder & R. Felder, 1867), *F. pallida* Peña & Lamas, 2005 y *F. coipa* Peña & Lamas, 2005; todas de la región andina central. Así mismo, ambas también poseen la estructura genital masculina típica de este grupo, caracterizado por la presencia de un proceso lateral interno en la valva, que se desarrolla como una cresta preapical. Esta estructura se encuentra igualmente bien desarrollada en todos los miembros del grupo-*enjuerma*, en casi todos los representantes del grupo-*neonympha* — exceptuando *F. stella* (Hayward, 1957) —, en *F. rustica* (Butler, 1868) y *F. antje* Peña & Lamas, 2005, que pertenecen al grupo-*pichita* (siguiendo la propuesta de agrupación de Peña & Lamas 2005). A nuestro parecer la estructura genital de las especies pantepuyanas evidencia afinidad con *Forsterinaria neonympha* (C. Felder & R. Felder, 1867), de la Cordillera de La Costa, norte de los Andes y sur de América Central, especie que sin embargo tiene un ocelo negro subanal monopupilado, muy distintivo, en la cara



Figura 33. Cumbre norte del Uei Tepui (2150 m); la zona de transición entre la selva nublada y la sabana del plateau es hábitat de *Forsterinaria chaniorum*, sp. nov.; esta mariposa vuela en el bosque altimontano (2050 m) que aparece al fondo detrás del arbustal rojizo de *Bonnetia* (Malpighiales: Bonnetiaceae), preferiblemente en quebradas.

ventral del ala posterior. Así mismo, con las mencionadas *F. rustica* y *F. antje*, que se apartan también en apariencia externa de nuestros nuevos taxones por sus manchas blancas subapicales inferiores en el ala anterior. Entonces, hipotéticamente *F. hannieri* y *F. chaniorum*, **sp. nov.**, parecieran estar bien relacionadas con las especies arriba mencionadas que ocupan predominantemente regiones andinas. Por no haber detectado afinidades estructurales evidentes, descartamos cualquier parentesco cercano con las especies del llamado grupo-brasileño (Peña & Lamas 2005).

Género *Euptychia* Hübner, 1818

Introducción

Durante este siglo el género *Euptychia* ha despertado más interés taxonómico y biológico que en toda su historia pasada (notablemente en los trabajos de Vioria 2002, 2003, 2007, Murray & Prowell 2004, Lamas 2004, Brévignon 2005, Vioria & Piñango 2007, Piñango & Vioria 2008, Pulido *et al.* 2011, Freitas *et al.* 2012, 2013, 2019, Nakahara *et al.* 2015a, Neild *et al.* 2015, Hamm & Fordyce, 2016). La especie tipo del género, *Euptychia mollina*, fue descrita por Hübner en 1818 (Lamas & Nakahara 2015) y hasta 1988, se habían descrito 15 taxones (actualmente considerados representantes de 13 especies). En los últimos 14 años se describieron otras 22 especies (Brévignon 2005, Pulido *et al.* 2011, Nakahara *et al.* 2014, 2015a, 2015c, 2015d, 2016, 2017, Neild *et al.* 2014, 2015, Fratello *et al.* 2015, Henao 2019). Según Nakahara *et al.* (2017) y Marín *et al.* (2019) este género sería uno de los más diversificados dentro de la subtribu *Euptychiina* Reuter (1896), ya que representaría por lo menos 45 especies. Sólo 4 especies descritas de las zonas bajas del Escudo de Guayana aparecen como endémicas del mismo: *E. marceli* Brévignon, 2005, *E. neildi* Brévignon, 2005, *E. audacia* Brévignon, Fratello & Nakahara, 2015, *E. aquila* Fratello, Nakahara & Brévignon, 2015. Una quinta especie, *E. roraima* Nakahara, Fratello & Harvey, 2014 descrita del Roraima Tepui, que forma parte de los “Guiana Highlands” (Vioria & Costa 2019, Costa *et al.* 2019b), es conocida hasta ahora sólo por el holotipo y ha sido considerada endémica de las zonas montañas del Pantepui (Nakahara *et al.* 2014). Varias expediciones (24, hasta la fecha) efectuadas por Costa y colaboradores en la porción venezolana del Pantepui, han permitido el descubrimiento de nuevas especies de *Euptychia*. A continuación describimos una de ellas, probablemente endémica de esta provincia biogeográfica.

Euptychia sarah Benmesbah & Vioria, **sp. nov.**

(Figs. 34-37, 40-42)

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:act:9B718A1D-6F19-4FA1-A6E8-5813E7EFC2B>

HOLOTIPO: ♂, Venezuela, Bolívar, Auyán Tepui, El Dragón, 1730 m, 05°50'44"N - 62°32'32"O, 01/05. II.2019, M. Costa/M. Benmesbah (MIZA).

ALOTIPO: ♀, *idem* holotipo (MIZA)

PARATIPOS (5♂, 8♀): 5♂, *idem* holotipo (1 MIZA, 1 MNHN, 2 MB, 1 MC); 3♀, *idem* holotipo (1 MC, 2 MB); 1♀, Venezuela, Bolívar, Auyán Tepui, El Danto-El Peñón, 1750 m, 16.I.2017, M. Costa/M. Benmesbah (MB); 1♀, *idem*, 19.I.2017 (MB); 1♀, Venezuela, Bolívar, Auyán Tepui, Guayaraca-El Danto, 1100 m, 22.III.2013, M. Costa (MIZA); 1♀, Venezuela, Bolívar Auyán Tepui, Guayaraca-El Danto, 1400 m, 19-I-2017, M. Costa/M. Benmesbah (MNHN); 1♀, *idem*, 07.II.2019 (AFN).

Material adicional examinado

(3♂, 7♀): 1♂, Kaieteur Falls, British Guiana, Feb.-Mar. 1936, A. Hall (fotografías de S. Nakahara) (BMB); 1♀, *idem* (NHMUK); 2♂, Venezuela, Bolívar, Sororopán Tepui, 1650 m, 05°42'08"N-61°47'07"O, 25.III.2018, M. Costa/M. Benmesbah (MB); 3♀, Venezuela, Bolívar, Sierra de Lema, La Escalera, 1400 m, 13.IV.2003(1), 22.II.2004(2), 27.XII.2013(3), M. Costa (MIZA); 1♀, Venezuela, Bolívar, Sierra de Lema, La Escalera, km 125, 1500 m, 08.VIII.2000, A. Orellana (AO); 2♀, Km 122, Sierra de Lema, 1440 m, SE Bolívar, SE Venezuela, 25.X.00, A. Neild (AFN).

Diagnosis

La afinidad del hábitus, talla y patrón de coloración de este nuevo taxón con varias especies de *Euptychia*, así como la presencia de una proyección del tegumen sobre la base del uncus y la ausencia de subunci libres, nos inducen a considerar su inclusión en el género *Euptychia* Hübner. El macho de *Euptychia sarah*, **sp. nov.**, se distingue de todas las otras especies conocidas de *Euptychia* por tener una mancha subapical de escamas negras modificadas bien definida, amplia y redondeada en la cara dorsal del ala anterior (fig. 40). Este carácter es aparentemente único en el género y diferencia fácilmente la nueva especie de *E. audacia*, *E. atlantica* Nakahara & Freitas, 2017, *E. pillaca* Nakahara & Willmott, 2015, *E. truncata* Nakahara & Hall, 2015 y *E. similis* Henao Bañol, 2019 (*nec E. similis* Butler, 1867, ver Ríos-Málaver 2019). La hembra de *E. sarah*, **sp. nov.**, es similar a la hembra de *E. aquila* (figs. 38-39), de la cual se diferencia principalmente por el tinte rojizo de las bandas de la cara dorsal, que son marrones en *E. aquila*; esta diferencia de color es obvia en especímenes recién

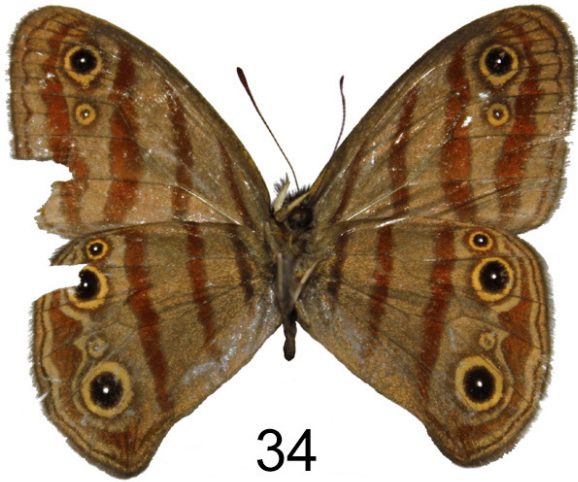
emergidos y frescos, pero tiene tendencia a desaparecer en especímenes desgastados o más viejos. En segundo lugar, por tener en la cara ventral un ocelo pequeño en M3-Cu1 aislado del ocelo en Cu1-Cu2; en *E. aquila* este pequeño ocelo, cuando se expresa, se fusiona con el ocelo en Cu1-Cu2 (Fratello *et al.* 2015; Fratello, com. pers.) Por último, las hembras de estas dos especies se diferencian por el aspecto de los ocelos del ápice y del tornus del ala posterior dorsal, los cuales son ovalados en dirección radial en *E. aquila* y más redondos en *E. sarab*.

Descripción

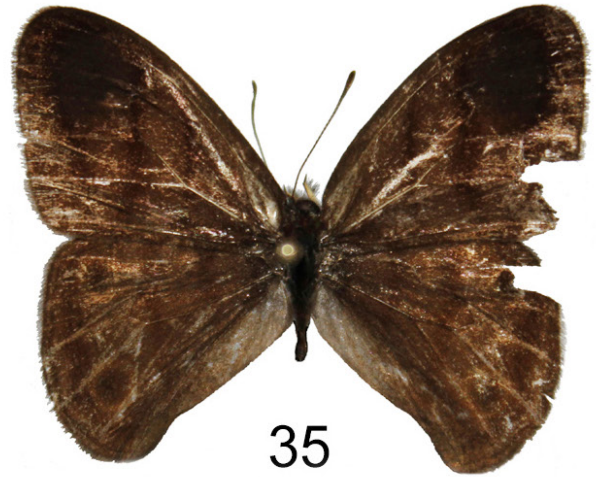
Macho (figs. 34-35). Longitud del ala anterior: holotipo 17 mm (serie tipo 17–18 mm, promedio 17,2 mm, n = 6). Ojos, marrón oscuro, setosos. Palpos con escamas filiformes beige crema excepto en su parte ventral y central, constituida por una banda de escamas marrones más largas. Antenas marrón oscuro, alcanzando la mitad de la longitud de la costa, con maza del mismo color, formada gradualmente. Cuerpo negro setoso, con pelos marrones de ligeros reflejos verdosos en el tórax. *Alas anteriores* triangulares, margen externo casi recto, ápice redondeado, tornus formado por un ángulo bien marcado de un poco más de 90°, Sc dilatada en su porción basal. *Cara dorsal*: color de fondo marrón oscuro, zona subapical redondeada bien marcada y más oscura entre Cu1 y R5, formada por escamas modificadas negras más alargadas y más densas que las del resto de las alas; bandas de la cara ventral apenas visibles al trasluz. *Cara ventral*: color de fondo marrón claro; cuatro bandas de color marrón ferruginoso atravesando el ala desde la costa hasta el margen anal entre R y A2, paralelas al margen externo; la primera basal y fina siguiendo la porción externa y proximal de Rs; la segunda, discal, atravesando el centro de la celda, un poco más ancha, ligeramente curva y con concavidad hacia el margen externo; la tercera, postdiscal, más ancha que la precedente, pasando por la extremidad de la celda y desviándose ligeramente en Cu2-2A hacia el tornus; la cuarta, submarginal, ensanchándose gradualmente desde el ápice hasta Cu2 en donde forma una cúspide orientada hacia la base estrechándose y terminando en punta hacia el margen anal; línea submarginal fina de color marrón oscuro, desde R5 hasta 2A, paralela al margen externo, recta en Cu2-2A y luego progresivamente ondulada formando festones con cúspides bien marcadas en el medio de las celdas entre Cu1 y M1, apuntando hacia la base; dos ocelos en la zona subapical entre la banda postdiscal y la banda submarginal, uno grande en M1-M2, desbordándose a los espacios adyacentes, formado por un disco negro pupilado de blanco rodeado por un iris amarillo y un aro externo marrón; ocelo pequeño en M3-Cu1, similar al grande e

igualmente constituido, pero de diámetro muy reducido, especialmente el disco negro. *Alas posteriores* triangulares con margen externo redondeado y tornus bien marcado. *Cara dorsal*: color de fondo igual al del ala anterior; ocelos de la cara ventral en Cu1-Cu2 y M1-M2 apenas visibles al trasluz natural como discos marrones oscuros contorneados por anillos claros en el tornus y en el ápice; bandas de la cara ventral apenas visibles al trasluz. *Cara ventral*: color de fondo marrón claro similar al del ala anterior; cuatro bandas como las anteriores, perpendiculares a la costa y paralelas al margen externo; primera, basal, fina, recta desde la costa hasta la parte proximal de 3A; segunda, discal, atravesando la celda en el medio, un poco más ancha, corriendo desde la costa hasta casi llegar al margen anal; tercera, postdiscal, más ancha que la precedente, desde la costa hasta el margen anal pasando por la extremidad distal de la celda; cuarta, submarginal, paralela al margen externo, angosta en su origen apical y ensanchándose hasta formar una sinuosidad similar a una «m» entre Cu1 y M2, luego se reduce en anchura hasta llegar al tornus; las bandas postdiscal y submarginal se fusionan en el tornus paralelamente al margen anal; línea submarginal fina, desde Rs hasta el tornus, paralela al margen externo, ondulada, formando cúspides en el centro de las celdas, que apuntan hacia la base entre Cu1 y M1; tres ocelos en la zona submarginal, dispuestos entre la banda postdiscal y la banda submarginal, formados por un disco negro con pupila blanca, rodeado por un iris amarillo y éste, a su vez, por un anillo rojizo muy fino bordeado por otro marrón más oscuro, de contorno externo difuminado; primer ocelo en Rs-M1 pequeño, segundo en M1-M2, del mismo tamaño que el ocelo apical del ala anterior, tercero en Cu1-Cu2, un poco más grande que el precedente; ocelo en M3-Cu1 vestigial, constituido por un iris amarillo pupilado de blanco y rodeado de marrón oscuro. *Genitales* (fig. 41). Tegumen rectangular en vista lateral, pequeña proyección posterior del margen dorsal asoma por encima de la base del uncus. Uncus fino, ligeramente curvado hacia abajo, de la misma longitud del tegumen. Apéndices angulares presentes. Saccus de la misma longitud del tegumen, curvado hacia arriba. Valva setosa, dos veces la longitud del tegumen, con borde ventral redondeado, más fina en su cuarto distal en vista lateral, extremidad distal con torsión helicoidal sobre su eje, apuntando hacia adentro en dirección al eje del cuerpo. Aedeagus de la misma longitud que la valva, curvado hacia arriba en vista lateral, ligeramente ensanchado en su extremidad distal.

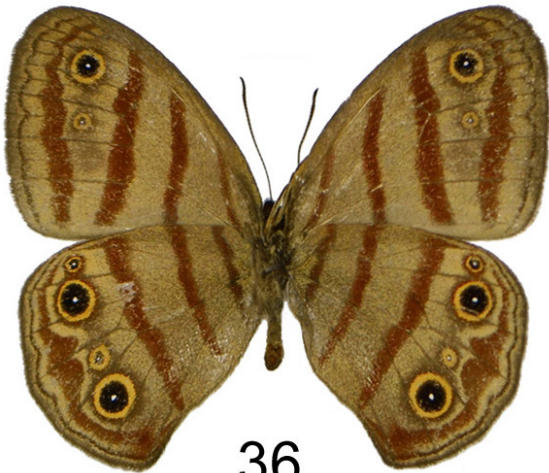
Hembra (figs. 36-37). Longitud del ala anterior: alotipo 16,2 mm (serie tipo 16-18 mm, promedio 17,1 mm; n = 9). Dimorfismo sexual moderado. De tamaño un poco menor que el macho. Aspecto general de las alas, más redondeado,



34



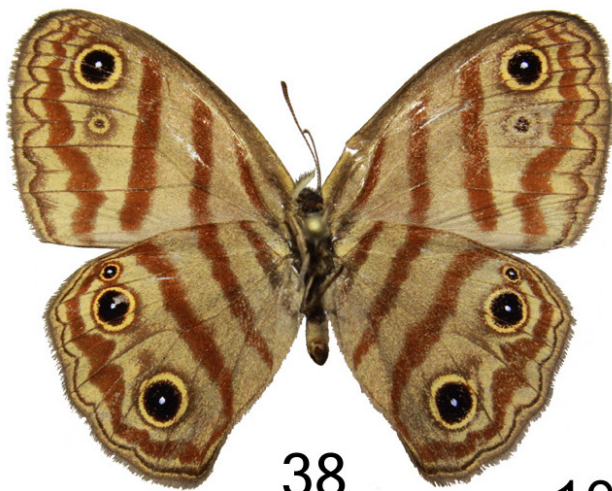
35



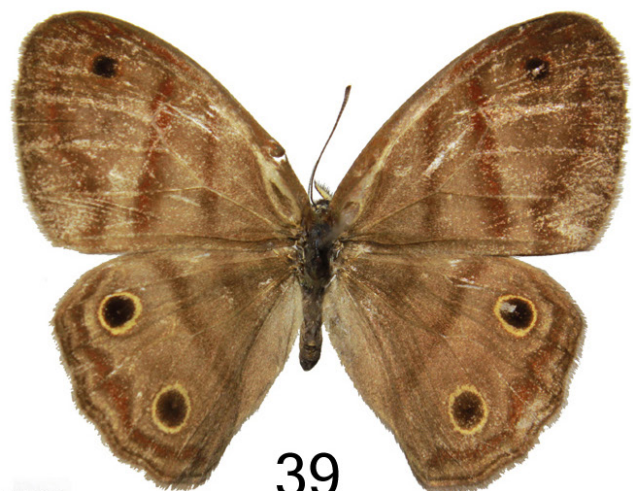
36



37



38



39

10 mm

Figuras 34-39. *Euptychia* spp.; 34-35. *Euptychia sarah*, sp. nov., HT♂ (MIZA); 34. Ventral; 35. Dorsal; 36-37. *E. sarah*, sp. nov., AT♀ (MIZA); 36. Ventral; 37. Dorsal; 38-39. *Euptychia aquila*, ♀, Guyana Francesa, Mitaraka, Sommet en Cloche, 660 m, 05.III.2015 (MB); 38. Ventral; 39. Dorsal.

en particular el margen externo del ala anterior. Difiere del macho principalmente en la cara dorsal por su color de fondo marrón más claro, la zona apical de las alas anteriores color marrón oscuro. Resaltan a primera vista en las caras dorsales de ambas alas las bandas discales, postdiscales y submarginales de color rojizo ladrillo. Presenta ocelos dorsales: uno desvaneciente en M1-M2 del ala anterior; dos bien definidos en el ala posterior en Cu1-Cu2 y M1-

M2, ambos formados por un disco negro con pupila blanca, rodeado por un iris amarillo y por un aro rojizo muy fino. Cara ventral con color de fondo más claro y con más contraste en los diseños.

Variación (Fig. 42)

Los especímenes de la serie tipo y del material adicional revisado presentan las siguientes variaciones: dos hembras

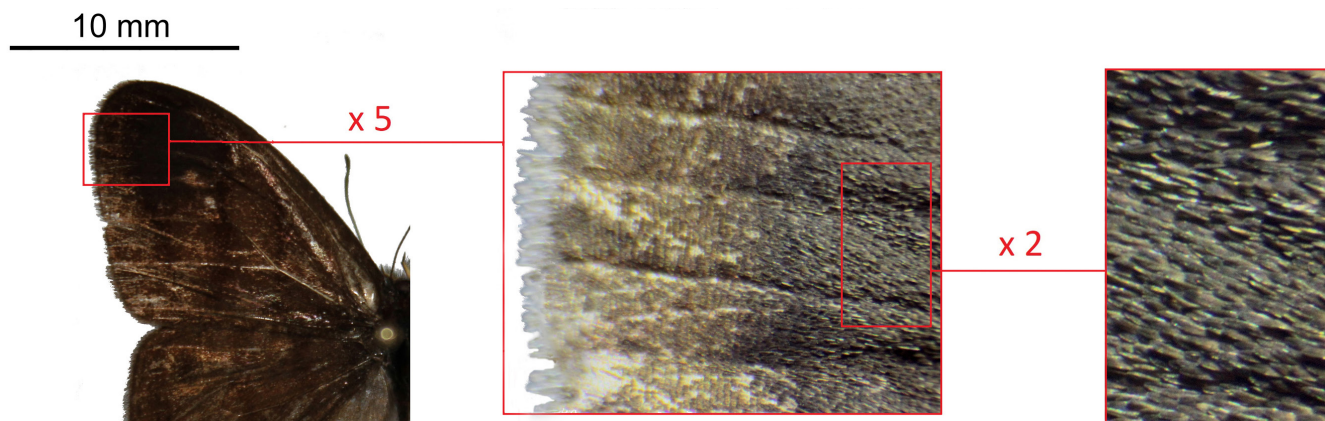


Figura 40. *Euptychia sarab*, sp. nov., HT ♂; escamas negras modificadas de la mancha subapical, bien definida, amplia y redondeada en la cara dorsal del ala anterior.

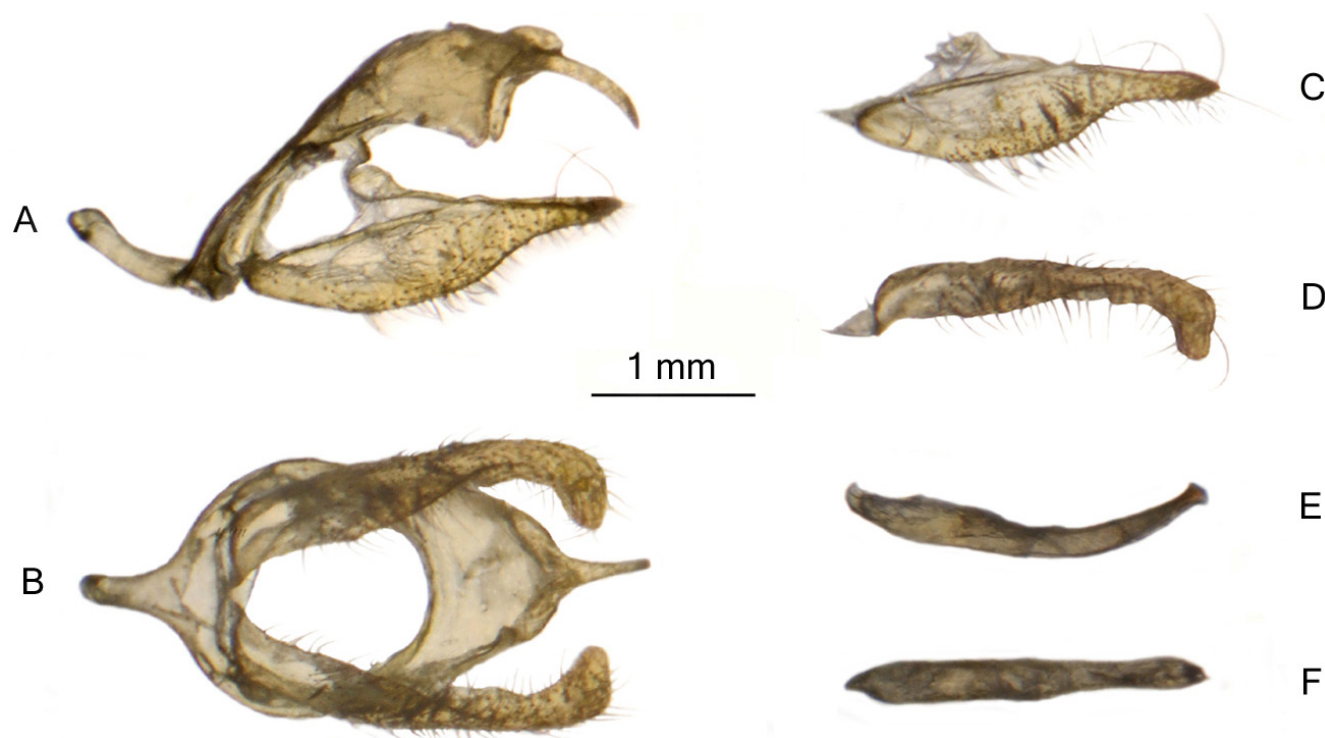


Figura 41. *Euptychia sarab*, sp. nov., HT ♂: estructura genital masculina (gen. prep. MB-0276); A. Vista lateral (con una valva removida); B. Vista ventral; C. Valva en vista lateral; D. *Idem*, vista dorsal; E. Aedeagus, vista lateral; F. *Idem*, vista dorsal.

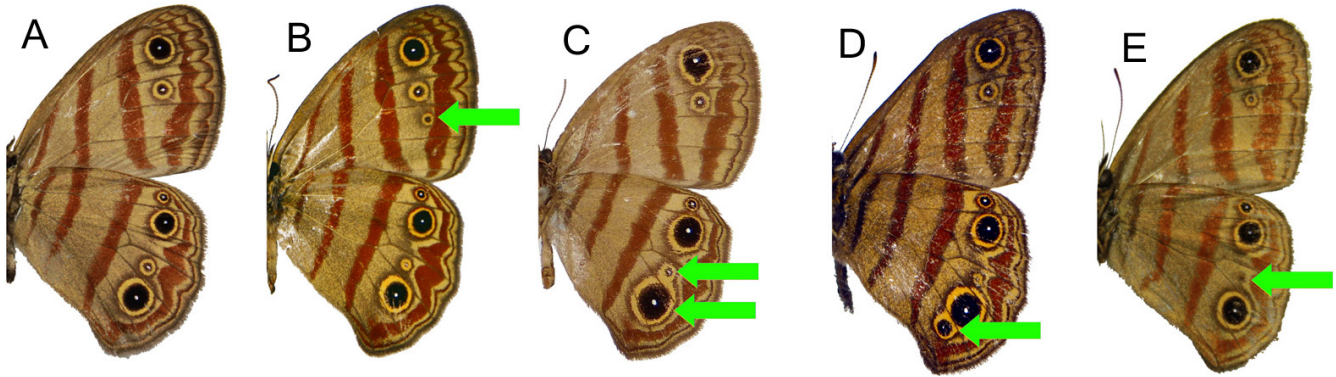


Figura 42. Variaciones en *Euptychia sarah*, sp. nov.; **A.** Hábitus típico; **B, C, D, E.** Variaciones en cara ventral.
A. ♀, Venezuela, Bolívar, Auyan Tepui, El Danto-Peñón 1750 m, 16.I.2017, M. Costa/M. Benmesbah (MB).
B. ♀, Venezuela, Bolívar, Auyan Tepui, Guayaraca-El Danto, 1100 m, 22.III.2013, M. Costa (MIZA).
C. ♀, Kaieteur Falls, British Guiana, Feb.-Mar. 1936, A. Hall (NHMUK) ©Trustees of the NHMUK.
D. ♂, Venezuela, Bolívar, Auyán Tepui, El Dragón, 1730 m, 01/05.II.2019, M. Costa/M. Benmesbah (MC).
E. ♂, Venezuela, Bolívar, Sororopán Tepui, 1650 m, 25.III.2018, M. Costa/M. Benmesbah (MB).

del Auyán denotan un pequeño ocelo adicional en la cara ventral del ala anterior en Cu1-Cu2 (fig. 42-B); la hembra de Kaieteur Falls (fig. 42-C) muestra ocelos proporcionalmente más grandes respecto a todos los paratipos y a los ejemplares examinados, al punto que los ocelos en Cu1-Cu2 y en M3-Cu1 se fusionan; una hembra y un macho del Auyán Tepui tienen un pequeño ocelo adicional en Cu2-2A en la cara ventral del ala posterior (fig. 42-D) y un macho del Sororopán presenta el ocelo en M3-Cu1 muy poco marcado (fig. 42-E).

El hábitus distinto de la hembra de Kaieteur Falls, único entre las 16 hembras examinadas, la falta de otros ejemplares de ese sitio y lo expuesto en la introducción de este capítulo, nos motivaron a excluir los dos ejemplares de Kaieteur de la serie tipo; lo mismo vale para los escasos ejemplares de la Escalera (Sierra de Lema, de donde aún no se conocen machos) y del Sororopán (de donde no se conocen hembras). Por lo tanto, la serie tipo queda restringida a los ejemplares provenientes del Auyán Tepui. Sin embargo, pareciera razonable considerar a todos los individuos examinados como conespecíficos de *Euptychia sarah*, sp. nov. Investigaciones futuras podrían confirmar tal criterio y permitirían apreciar mejor potenciales diferencias entre las distintas poblaciones.

Derivatio nominis

Del nombre femenino *sarah*, sustantivo en aposición, dedicado a Sarah Benmesbah, hermana del primer autor, quien le expresa toda su admiración y cariño fraternal por su inteligencia, sensibilidad, coraje y tenacidad.

Hábitat, distribución y etología

Todos los individuos de *Euptychia sarah*, sp. nov., se han encontrado en hábitats de selva nublada del Pantepui entre 1100 y 1850 m excepto dos de ellos, los ejemplares depositados en el BMB y NHMUK, ambos recolectados en Kaieteur Falls en 1936. Estos ejemplares provienen de una altitud sensiblemente inferior (unos 200-450 m). Los registros históricos y la presencia de estos ejemplares a tan baja elevación son ambos interesantes fenómenos. En épocas relativamente recientes (1989-1999), durante recolecciones intensivas de unos 75 días en Kaieteur Falls y en el Kaieteur Gorge no fue posible detectar este taxón (S. Fratello, com. pers.); esto implicaría que en la región de Kaieteur, esta especie fuese naturalmente rara, muy localizada o estacional. La presencia aparentemente anómala de especies de bosque nublado premontano en elevaciones mucho más bajas en Kaieteur, se ha registrado previamente para algunos otros taxones considerados endémicos o casi endémicos premontanos del Pantepui: por ejemplo, *Napaea fratelloi* Hall & Harvey, 2005, *Memphis montesino* Pyrcz, 1995 y *Mesosemia phace* Godman, 1903 (Fratello 2003, 2004, 2012). Aunque no se ha realizado ninguna investigación definitiva para explicar este fenómeno, la fisiografía de Kaieteur Falls y Gorge es probablemente un factor clave y merece ser considerado en detalle. Las Kaieteur Falls (fig. 43), que representan un espectáculo realmente majestuoso, están entre las cataratas de una sola caída de mayor caudal en el mundo y son apenas uno de una serie de muchos saltos del río Potaro, un río de aguas oscuras de aproximadamente 225 km de longitud. Estas cataratas se encuentran en el borde oriental



Figuras 43-44. Kaieteur Falls y Kaieteur Gorge; **43.** Río Potaro en flujo de caudal alto, las imponentes Kaieteur Falls ; en el fondo, más allá de la extensa Meseta del Potaro, las laderas orientales y escarpes de las Pakaraima Mts., que alcanzan más de 800 m de altitud ; **44.** Kaieteur Gorge, el cañón en primer plano, justo al pie de las cataratas, río abajo.

de las Pakaraima Mts., a medio camino entre las cabeceras del río Potaro (Mt. Ayanganna y sus alrededores) y su desembocadura en el río Esequibo, el mayor río de Guyana. Después de serpentear en innumerables meandros a través de la amplia Meseta del Potaro (unos 450 msnm), el Río Potaro se precipita desde el escarpado de la meseta, en una sola y poderosa caída libre de aproximadamente 225 m de altura, en el Kaieteur Gorge, un cañón imponente (fig. 44) cuyas pendientes delimitan el curso del río por varios kilómetros. Aunque *E. sarah*, **sp. nov.**, no se ha encontrado recientemente en este sitio, los taxones arriba mencionados si se recolectaron tanto en el bosque de la meseta cerca de la boca del salto (*N. fratelloi*) como en Kaieteur Gorge (*M. montesino* y *M. phace*), río abajo a unos 250 m de altitud (S. Fratello, com. pers.). No sabemos con exactitud donde fueron capturados los dos

ejemplares históricos de Kaieteur. *Mesosemia phace* y *N. fratelloi* se conocen de los bosques nublados de las laderas de los tepuyes venezolanos orientales en altitudes entre 1500 y 2200 m, *M. montesino* desde elevaciones menores (900 – 2000 m) en el Pantepui venezolano, por lo tanto, su presencia en Kaieteur es ciertamente sorprendente; los escarpados orientales de las Pakaraima Mts., que se elevan a más de 800 m y que se encuentran inexplorados para los lepidópteros, están aproximadamente a 15 km al oeste de Kaieteur; los principales tepuyes de Guyana (Mt. Ayanganna y Mt. Wokomong) que alcanzan altitudes por encima de los 2000 m, están aproximadamente a 50 km al oeste de Kaieteur.

Una explicación ecológica posible para este fenómeno radica en que la topografía de las cataratas y del desfiladero y la humedad atmosférica local producen



Figuras 45-46. Hábitat de *Euptychia sarah*, sp. nov.; 45. Talud del Sororopán Tepui, 1650 msnm y su selva nublada de árboles de más de 50 m de altura; 46. Plateau del Auyán Tepui, Río Arcoiris, cerca del campamento El Dragón (1730 msnm) y la selva nublada que se desarrolla a lo largo de su curso.

un microclima que permitiría que las plantas huésped de algunas mariposas endémicas del Pantepui existan y prosperen a una elevación menor. Una combinación de grandes olas de neblina que se elevan desde el cañón por el impacto de esta imponente caída y el aire tropical cálido y húmedo que se eleva aproximadamente 250 m o más sobre los acantilados de la garganta, produce un ambiente muy brumoso y nublado. Persistentemente a lo largo del año, la neblina envuelve a diario la cumbre de la meseta cerca del salto y de la garganta superior durante muchas horas (S. Fratello, com. pers.). Esta evidencia meteorológica empírica sugiere la posibilidad de que esta región haya podido desarrollar un bosque nublado de tierras bajas. La proliferación de musgos y epífitas allí, más propia de los bosques nubosos montanos que de las selvas tropicales de tierras bajas, es una evidencia más que respaldaría esta hipótesis.

Fuera de Kaieteur, la exploración intensiva del bosque tropical de tierras bajas en esta parte del norte de Sur América no ha rendido ningún ejemplar de *E. sarah*, sp. nov., por lo tanto la consideramos como especie endémica del Pantepui, donde se ha encontrado en los siguientes sitios: Sierra de Lema, Ptarí, Sororopán y Auyán Tepui; Es probable que esta especie también se encuentre en las laderas de todos los otros tepuyes de la Gran Sabana (sureste de Venezuela) y en la porción guayanesa del Pantepui.

Los dos machos del Sororopán fueron recolectados a 1650 m en una cresta montañosa donde había un claro de unos 10 m de diámetro, con vegetación más baja,

alrededor de las 13:00 hrs. Parecían bajar de la selva alta circundante (fig. 45) con un vuelo nervioso, dando vueltas en esta pequeña área. Las hembras del Auyán Tepui fueron capturadas alrededor del camino durante los ascensos, entre 1100 y 1850 m. No se encontró ningún macho en estas localidades. En los niveles de mayor altitud (2000-2450 m) no encontramos la especie, la cual reapareció en el centro del plateau en un bosque nublado que se desarrolla a orillas del Río Arcoiris (fig. 46, Brewer-Carías 2017) a 1730 msnm cerca del campamento El Dragón; en este hábitat los machos exhibían un comportamiento territorial, se posaban sobre hojas entre 2 y 4 m de altura, controlando un territorio de aproximadamente 10 m de diámetro (atravesado por un pequeño arroyo) mientras que las hembras se encontraron volando en las zonas sombreadas del bosque, comportamiento típico de las *Euptychiina*.

Discusión

Juzgando por las homologías del patrón oclar al ser comparada con otras especies del género y en parte por el tipo similar de dimorfismo sexual que presentan, así como afinidades notables en cuanto a estructura genital, *Euptychia sarah*, sp. nov., se adviene bien a un grupo de especies que contiene como subconjunto lo que Nakahara *et al.* (2017) han denominado el “clado *audacia*”. De acuerdo con las homologías morfológicas detectadas por nosotros, este grupo incluiría al menos un taxón del sureste brasileño: *E. atlantica*; ocho especies amazónicas (todas

del Escudo de Guayana): *Euptychia aquila*, *E. audacia*, *E. marceli*, *E. picea* Butler, 1867, *E. roraima*, *E. rufocincta* Weymer, 1911, *E. similis* Henao Bañol (*nec E. similis* Butler, ver Ríos-Málaver 2019) y *Euptychia* sp. nov. Costa *et al.* (en prep.); tres especies andinas: *E. padroni* Nakahara, Lamas & Willmott, 2015, *E. pillaca* y *E. truncata* y la singular especie centroamericana y norandina *E. insolata* Butler & Druce, 1872. Ninguna pareciera presentar en las alas anteriores una mancha subapical de escamas negras modificadas bien definida, amplia y redondeada tan extensa como la de *E. sarah*, **sp. nov.**

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Paolo Costa y Dulce Romero por su ayuda y compañía en las recientes expediciones al Pantepui junto a Ricardo, Tito y Martín Chaní, de la comunidad pemón de Kavanayén (Bolívar), Boris y Nicolás Briceño de la comunidad pemón de Santa Marta y Uruyén. Este trabajo no hubiera sido posible sin el apoyo de curadores y encargados de colecciones; Vilma Savini, José Clavijo, Jürg De Marmels, Quintín Arias, (MIZA), Keith Willmott (MGCL), Brian Harris (USNM) y Blanca Huertas (NHMUK). Especial agradecimiento a Steve Fratello, autor de la sección de etología en *Euptychia sarah* **n. sp.**; a Andrew Neild por la revisión de este trabajo y por las valiosas sugerencias aportadas; a Lars Fjeldsoe-Nielsen, por haber contribuido al patrocinio de la más reciente expedición al Auyán Tepui; a Shinichi Nakahara por sus noticias sobre el primer ejemplar macho conocido de *E. sarah* **sp. nov.**, localizado y fotografiado por él en el BMB, y a John Cooper, curador (ret.) de esta última institución, por haber permitido el acceso a sus datos; a Luiza de Moraes Magaldi y André Freitas (ZUEC) por compartir desinteresadamente los resultados inéditos de su tesis sobre filogenia molecular del género *Stalachtis*. También queremos agradecer a Gilles Séraphin (Francia), autor de los mapas de distribución; a Héctor Suárez (IVIC) por su trabajo fotográfico, procesamiento y digitalización de imágenes; a Paco y Conchita Romero (Venezuela) por permitir el acceso a su colección y finalmente, a los Trustees del NHMUK por el permiso de reproducir la imagen de un ejemplar de *Euptychia sarah*, **sp. nov.**, de Kaieteur Falls. MB agradece al MNHN y a Pro-Natura International, quienes organizaron la expedición “Our Planet Reviewed—French Guiana 2015” durante la cual se obtuvo el ejemplar hembra de *E. aquila* mencionado en este trabajo. Este trabajo recibió la lectura crítica de Jorge M. González, Gilson Rivas y un revisor anónimo; sus aportes mejoraron notablemente el contenido y la calidad de nuestra redacción.

REFERENCIAS

- Attal, S. & J. De Marmels. 2012. Le genre *Perisama* Doubleday, 1849, présent au Auyan-Tepui (Venezuela) avec une nouvelle espèce (Lepidoptera, Nymphalidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 117(1): 111–113.
- Beccaloni, G. W., Á. L. Viloria, S. K. Hall & G. S. Robinson. 2008. *Catalogue of the hostplants of the Neotropical butterflies. Catálogo de las plantas huésped de las mariposas neotropicales*. m3m: Monografías 3er Milenio, volumen 8. Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA)/ Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES)/ Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED) / Natural History Museum, London (NHM) / Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), 536 pp.
- Boisduval, J. A. 1833. *Icones historiques des Lépidoptères d'Europe nouveaux ou peu connus*. 1. Rhopalocères. Paris: [J. A. Boisduval], 251 pp., 47 pls.
- Brévignon, C. 2005. Description de nouveaux Satyrinae provenant de Guyane française (Lepidoptera, Nymphalidae). *Lambillionea* 105 (3) (1): 393–404.
- Brévignon, C. 2008. Inventaire des Satyrinae de Guyane Française (Lepidoptera: Nymphalidae). pp. 62–94. *In*: Lacomme, D. & L. Manil (eds): *Lépidoptères de Guyane. Tome 3. Rhopalocères* 2. Paris: Association des Lépidoptéristes de France.
- Brévignon, C. & M. Benmesbah. 2012. Complément à l'inventaire des Satyrinae de Guyane (Lepidoptera: Nymphalidae). pp. 36–52. *In*: Lacomme, D. & L. Manil (eds): *Lépidoptères de Guyane. Tome 7. Nymphalidae*. Paris: Association des Lépidoptéristes de France.
- Brévignon, C., S. A. Fratello & S. Nakahara. 2015. *Euptychia audacia* Brévignon, Fratello & Nakahara, new species. Pp. 295–298, figs. 1(1–4), 2(1–4), 3, 4(1). *In*: Fratello, S. A., S. Nakahara, C. Brévignon & D. J. Harvey. Two new species of *Euptychia* Hübner, 1818 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) from the Guiana Shield, with notes on *E. marceli* Brévignon, 2005 and *E. rufocincta* Weymer, 1911. *Journal of the Lepidopterists' Society* 69(4).
- Brewer-Carías, C. 2017. Tras la huella del Salto Ángel. *Rio Verde* (Caracas). <http://rioverde.com.ve/?l=articulo&id=64&categoria=destacado>
- Butler, A. G. 1867. A monograph of the genus *Euptychia*, a numerous race of butterflies belonging to the family Satyridae; with descriptions of sixty species new to science, and notes to their affinities, etc. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1866 (3): 458–504.
- Butler, A. G. 1868. Catalogue of diurnal Lepidoptera of the family Satyridae in the collection of the British Museum. London: Taylor and Francis, vi + 211 pp., 5 pls.
- Butler, A. G. & H. Druce. 1872. Descriptions of new genera and species of Lepidoptera from Costa Rica. *Cistula Entomologica* 1(5): 95–118.
- Costa, M. 2014. *Archaeogramma claritae* Costa, sp. nov. pp. 43–45. *In*: Costa, M., Á. L. Viloria, S. Attal & A. Orellana. Lepidoptera del Pantepui. Parte II. Descripción de nuevos Nympha-

- lidae (Papilionoidea). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 119 (1).
- Costa, M., Á. L. Viloría, S. Attal, M. Benmesbah, S. Fratello & Zs. Bálint. 2019b. Lepidoptera from the Pantepui. Part VII. A distinctive *Lamprospilus* species from the Guiana Highlands (Lepidoptera: Lycaenidae, Theclinae). *Opuscula Zoologica* 50(2): 111–128.
- Costa, M., Á. L. Viloría, S. Attal, M. Benmesbah, A. F. E. Neild & Zs. Bálint. 2018. Lepidoptera from the Pantepui. Part V. New Lycaenidae (Theclinae: Eumaeini). *Opuscula Zoologica* (Budapest) 49(2): 163–179.
- Costa, M., Á. L. Viloría, S. Attal, A. F. E. Neild, S. A. Fratello, C. Callaghan & J. Y. Gallard. 2017. Lepidoptera del Pantepui. Parte IV. Nuevos Riodinidae Riodininae y Pieridae Pierinae. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 122(3): 269–286.
- Costa, M., Á. L. Viloría, S. Attal, A. F. E. Neild, S. Fratello & S. Nakahara. 2016. Lepidoptera del Pantepui. Parte III. Nuevos Nymphalidae, Cyrestinae y Satyrinae. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 121(2): 179–206.
- Costa, M., Á. L. Viloría, S. Attal & A. Orellana. 2014b. Lepidoptera del Pantepui. Parte II. Descripción de nuevos Nymphalidae (Papilionoidea). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 119(1): 39–52.
- Costa, M., Á. L. Viloría, S. Attal, A. Orellana & M. Benmesbah. 2019a. Lepidoptera del Pantepui. Parte VI. Nuevos Hesperidae (Hesperinae) y Nymphalidae (Limenitidinae y Satyrinae). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 123(1): 77–102.
- Costa, M., Á. L. Viloría, O. Huber; S. Attal & A. Orellana. [2014]a. Lepidoptera del Pantepui. Parte I: Endemismo y caracterización biogeográfica. *Entomotrópica* 28(3): 193–216.
- D'Abrebra, B. 1988. *Butterflies of the Neotropical Region. Part V. Nymphalidae & Satyridae (Conc.)*. Victoria, Black Rock: Hill House Publishers, pp. 680–877.
- D'Abrebra, B. 1994. *Butterflies of the Neotropical Region. Part VI. Riodinidae*. Victoria, Black Rock: Hill House Publishers, pp. viii + 879–1096.
- Dalman, J. W. 1823. *Analecta entomologica*. Holmiae: Lindhian, [ii] + vii + 104 + [iv] pp., 4 pls.
- De Marmels, J., J. A. Clavijo & M. E. Chacín. 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.
- Felder, C. & R. Felder. 1867. *Reise der österreichischen Fregatte Novara um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859 unter den Befehlen des Commodore B. von Wüllerstorff-Urbair. Zoologischer Theil. Zweiter Band. Zweite Abtheilung: Lepidoptera*. Wien: Carl Gerold's Sohn (3): [2] + 379–536, pls. 48–74.
- Forbes, W. T. M. 1942. Note on the butterflies of Venezuela Guiana. *Boletín de Entomología Venezolana* 1(2): 25–36.
- Forster, W. 1964. Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Boliviens XIX. Lepidoptera III. Satyridae. *Veröffentlichungen der Zoologischen Staatssammlung München* 8: 51–188, pls. 27–35.
- Fratello, S. A. 1996. Wokomung – a remote Guyana tepui. *Tropical Lepidoptera News* 1996(2): 1, 4–5.
- Fratello, S. A. 2001a. Guyana montane expeditions, II. *Lepidoptera News* 2001(2): 8–9.
- Fratello, S. A. 2001b. Falls from paradise. *Natural History* (New York) 110(10): 26–28.
- Fratello, S. A. 2003. Guyana expeditions (January–April 2001). *News of the Lepidopterists' Society* 45(4): 109–111, 116–121.
- Fratello, S. A. 2004. The female of *Mesosemia phace*, *M. methion* and other *Mesosemia* mysteries. *News of the Lepidopterists' Society* 46(3): 89, 98–100.
- Fratello, S. A. 2005. An expedition to Guyana's Acarai Mts. Including two new and one undescribed butterfly species. *News of the Lepidopterists' Society* 47(1): 29–31, 34–37.
- Fratello, S. A. 2012. *Memphis montesino* Pycrz collected in Guyana, S. America & notes concerning a few riodinids from the same habitat. *News of the Lepidopterists' Society* 54(2): 46–47, 68.
- Fratello, S. A., S. Nakahara & C. Brévignon. 2015. *Euptychia aquila* Fratello, Nakahara & Brévignon, new species. Pp. 299–302, figs. 1(5-8), 2(9-2), 4(2), 6, 7. In: Fratello, S. A., S. Nakahara, C. Brévignon & D. J. Harvey. Two new species of *Euptychia* Hübner, 1818 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) from the Guiana Shield, with notes on *E. marceli* Brévignon, 2005 and *E. rufocincta* Weymer, 1911. *Journal of the Lepidopterists' Society* 69(4).
- Fratello, S. A., S. Nakahara, C. Brévignon & D. J. Harvey. 2015. Two new species of *Euptychia* Hübner, 1818 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) from the Guiana Shield, with notes on *E. marceli* Brévignon, 2005 and *E. rufocincta* Weymer, 1911. *Journal of the Lepidopterists' Society* 69(4): 293–306.
- Freitas, A. V. L., E. P. Barbosa, J. P. Santos & O. H. H. Mielke. 2013. A new genus, *Atlanteuptychia* gen. nov., for *Euptychia ernestina* (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Zoologia* (Curitiba) 30(6): 661–668. <http://dx.doi.org/10.1590/S1984-46702013005000005>
- Freitas, A. V. L.; L. L. Mota; E. P. Barbosa & J. Y. O. Carreira. 2019. Immature stages of the *Selaginella*-feeding *Euptychia mollina* (Nymphalidae: Satyrinae) from the Brazilian Amazon. *Zoologia* 36: e32053. <https://doi.org/10.3897/zoologia.36.e32053> [pp. 1–7].
- Freitas, A. V. L., N. Wahlberg, P. F. Matos-Maraví, M. A. Marín & O. H. H. Mielke. 2012. *Euptychia bouletti* (Le Cerf) new combination (Nymphalidae: Satyrinae), a rare and endangered butterfly from southeastern Brazil. *Neotropical Entomology* 41(6): 461–467. <http://dx.doi.org/10.1007/s13744-012-0073-5>
- Fundación Terramar. 1993. Informe técnico sobre los tepuyes, Formación Roraima, Venezuela. *Acta Terramaris* 6: 1–74.
- Geyer, C. 1832. Pp. 1–48, pls. [138–143]. In: Hübner, J. *Zuträge zur Sammlung exotischer Schmetterlinge, bestehend in Bekanntmachung einzelner Geschlechter neuer oder seltener nichteuropäischer Arten*, 4–5. Augsburg: Jacob Hübner.
- Godman, F. D. C. 1903. Notes on some Central and South American Erycinidae, with descriptions of new species.

- Transactions of the Entomological Society of London* 1903(4): 529–550, pls. 20–23.
- Godman, F. D. C. 1905. Descriptions of some new species of Satyridae from South America. *Transactions of the Entomological Society of London* 1905(1): 185–190, pl. 10.
- Godman, F. D. C. & O. Salvin. 1884. *Biologia Centrali-Americana. Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera*. London: Dulau & Co., Bernard Quaritch, 1(29–33): 289–360, pls. 28–37.
- Gray, R. E. 1973. Replacement name for *Haywardina* Forster, 1964 (Lepidoptera: Satyridae). *Entomological News* 84(5): 171–172.
- Grote, A. R. 1895. Systema Lepidopterorum Hildesiae juxta opera praeliminaria, quae ediderunt Bates, Scudder, Guilielmus Mueller, Comstock, Dyar, Chapman, compositum. *Mitteilungen aus dem Roemer-Museum Hildesheim* 1: [4] pp.
- Guenée, A. 1865. Annexe F. *Lépidoptères de Madagascar*, pp. 25–48, pls. 4–7. In: Vinson, A. *Voyage à Madagascar au couronnement de Radama II*. Paris: Roret.
- Hall, J. P. W. 2006. A remarkable new riordinid species, *Stalachtis halloweenii* (Riordinidae: Stalachtini), from Mount Ayan-ganna, Guyana. *Journal of the Lepidopterists' Society* 60(3): 138–142.
- Hall J. P. W. & D. J. Harvey. 2005. *Napaea fratelloi* Hall & Harvey, sp. nov. pp. 123, figs. 33, 85, 103. In: Hall, J. P. W. *A phylogenetic revision of the Napaeina (Lepidoptera: Riordinidae: Mesosemiini)*. Washington, D. C.: Entomological Society of Washington, [vi] + 235 pp.
- Hamm, C. A. & J. A. Fordyce. 2016. *Selaginella* and the satyr: *Euptychia westwoodi* [sic] (Lepidoptera: Nymphalidae) oviposition preference and larval performance. *Journal of Insect Science* 16(1)(39): 1–4.
- Hayward, K. J. 1957. Nuevas *Euptychia* de Bolivia (Lepidoptera Satyridae). *Revista Chilena de Entomología* 5: 107–121.
- Henaó-Bañol, E. R. 2019. Dos nuevas especies de mariposas (Nymphalidae: Satyrinae) de la región amazónica colombiana. *Boletín Científico Museo de Historia Natural, Universidad de Caldas*, 23(2): 193–207. DOI: 10.17151/bccm.2019.23.2.10
- Hübner, J. 1818. *Zuträge zur Sammlung exotischer Schmettlinge, bestehend in Bekundigung einzelner Fliegmuster neuer oder rarer nichteuropäischer Gattungen*. Augsburg: Jacob Hübner, 1: 1–40.
- Hübner, J. [1819]. *Verzeichniss bekannter Schmettlinge*. Augsburg: Jacob Hübner, (2–8): 17–128.
- Klots, A. B. 1956. Lepidoptera, pp. 97–111. In: Tuxen, S. L. (ed.) *Taxonomists's glossary of genitalia in insects*. 2nd ed. Copenhagen: Munksgaard.
- Lamas, G. 2004. Nymphalidae. Satyrinae. Tribe Satyrini. Subtribe Euptychiina, pp. 217–223. In: Lamas, G. (Ed.): *Checklist: Part 4A. Hesperioidea - Papilionoidea*. In: Heppner, J. B. (Ed.): *Atlas of Neotropical Lepidoptera. Volume 5A*. Gainesville, Florida: Association for Tropical Lepidoptera; Scientific Publishers.
- Lamas, G. & S. Nakahara. 2015. Nomenclatural status of *Euptychia mollina* Hübner, 1818 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Zootaxa* 946 (4), 587–590. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3946.4.8>
- Lindorf, H. 2006. La expedición universitaria a la meseta Auyán-Tepui, abril 1956. *Acta Botanica Venezuelica* 29(1): 177–188.
- Magaldy, L. M. 2015. *Filogenia molecular e a delimitação taxonômica das espécies do gênero Stalachtis Hübner, 1818*. Campinas, SP: Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 91 pp. [Dissertação (mestrado)].
- Marín, M. A., T. Zacca, S. Nakahara, E. P. Barbosa, M. Espeland, B. Huertas, G. Lamas, K. R. Willmott & A. V. L. Freitas. 2019. An overview of the Euptychiina (Satyrinae) diversity. pp. 76–98. In: Guarín-Molina, J. H., C. E. Giraldo-Sánchez & J. L. Jaramillo-González (comps.). *Congreso Sociedad Colombiana de Entomología, Memorias & Resúmenes. 46 Congreso Socolen, Medellín, 17, 18 y 19 de julio de 2019*. Medellín: Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. USB.
- Miller, L. D. 1970. Nomenclature of wing veins and cells. *Journal of Research on the Lepidoptera* 8: 37–48.
- Miller, L. D. & J. Y. Miller. 1988. A new *Euptychia* species from Northwestern Mexico (Satyridae). *Journal of the Lepidopterists' Society* 42(4): 276–280.
- Murray, D. L. & D. P. Prowell. 2004. Molecular phylogenetics and evolutionary history of the neotropical satyrine subtribe Euptychiina (Nymphalidae: Satyrinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34(1): 67–80.
- Nakahara, S., E. P. Barbosa & A. V. L. Freitas. 2017. A potentially endangered new species of *Euptychia* Hübner, 1818 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) from the Atlantic Coastal Forest of Brazil. *Neotropical Entomology* 46(3): 302–309.
- Nakahara, S., S. A. Fratello & D. J. Harvey. 2014 A new species of *Euptychia* Hübner, 1818 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae: Satyrini) from Mount Roraima, Guyana. *Zootaxa*, 3881(3): 291–300. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3881.3.7>
- Nakahara, S. & A. V. L. Freitas. 2017. *Euptychia atlantica* Nakahara & Freitas, sp. nov. pp. 303–308, figs. 1, 2. In: Nakahara, S., E. P. Barbosa & A. V. L. Freitas. A potentially endangered new species of *Euptychia* Hübner, 1818 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) from the Atlantic Coastal Forest of Brazil. *Neotropical Entomology* 46(3).
- Nakahara, S. & J. P. W. Hall. 2015. *Euptychia truncata* Nakahara & Hall, new species. Pp. 64–68, figs. 1a–d, 3a. In: Nakahara, S., J. P. W. Hall, G. Lamas & K. R. Willmott. Seven new species and one new subspecies of *Euptychia* Hübner, 1818 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) from the tropical Andes. *Tropical Lepidoptera Research* 25(2).
- Nakahara, S., J. P. W. Hall, G. Lamas & K. R. Willmott. 2015a. Seven new species and one new subspecies of *Euptychia* Hübner, 1818 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) from the tropical Andes. *Tropical Lepidoptera Research* 25(2): 63–79.
- Nakahara, S., D. H. Janzen, W. Hallwachs & M. Espeland. 2015b. Description of a new genus for *Euptychia hilara* (C. Felder & R. Felder, 1867) (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Zootaxa* 4012(3): 525–541. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4012.3.7>

- Nakahara, S., G. Lamas & K. R. Willmott. 2015. *Euptychia padroni* Nakahara, Lamas & Willmott, new species. Pp. 65, figs. 1i-j, 68-69, fig. 3c. In: Nakahara, S., J. P. W. Hall, G. Lamas & K. R. Willmott. Seven new species and one new subspecies of *Euptychia* Hübner, 1818 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) from the tropical Andes. *Tropical Lepidoptera Research* 25(2).
- Nakahara, S., J.-F. Le Crom, & G. Lamas. 2015c. A remarkable new *Euptychia* Hübner, 1818 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae: Satyrini) from the Amazon basin of Peru and Colombia. *Journal of Research on the Lepidoptera* 48: 59-63.
- Nakahara, S., J. E. Llorente-Bousquets, A. Luis-Martínez, J. Y. Miller & A. D. Warren. 2015d. Two new species of *Euptychia* Hübner, 1818 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) from Mexico and Guatemala. *Journal of Research on the Lepidoptera* 48: 51-57.
- Nakahara, S., G. Vega & K. R. Willmott. 2016. Description of a new species of *Euptychia* Hübner, 1818 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) from the western Andes. *Zootaxa* 4184(2): 358-366.
- Nakahara, S. & K. R. Willmott. 2015. *Euptychia pillaca* Nakahara & Willmott, new species. Pp. 65, figs. 1e-h, 66-68, fig. 3b. In: Nakahara, S., J. P. W. Hall, G. Lamas & K. R. Willmott. Seven new species and one new subspecies of *Euptychia* Hübner, 1818 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) from the tropical Andes. *Tropical Lepidoptera Research* 25(2).
- Neild, A. F. E. 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.* Greenwich, London: Meridian Publications, 275 pp., 84 pls.
- Neild, A. F. E., S. Nakahara, S. A. Fratello & D. J. Harvey. 2014. A new species of *Euptychia* Hübner, 1818 (Nymphalidae: Satyrinae: Satyrini) from the Amazon basin and the Guianas. *Tropical Lepidoptera Research* 24(1): 4-9.
- Neild, A. F. E., S. Nakahara, T. Zacca, S. A. Fratello, G. Lamas, J.-F. Le Crom, D. R. Dolibaina, F. M. S. Dias, M. M. Casagrande, O. H. H. Mielke & M. Espeland. 2015. Two new species of *Euptychia* Hübner, 1818 from the upper Amazon basin (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae). *ZooKeys* 541: 87-108. <http://dx.doi.org/10.3897/zookeys.541.6297>
- Orellana A. & M. Costa. 2014. *Memphis paulus* Orellana & Costa sp. nov. pp. 46-51. In: Costa, M., Á. L. Viloría, S. Attal & A. Orellana: Lepidoptera del Pantepui. Parte II. Descripción de nuevos Nymphalidae (Papilionoidea). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 119(1).
- Peña, C. & G. Lamas. 2005. Revision of the butterfly genus *Forsterinaria* Gray, 1973 (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). *Revista Peruana de Biología* 12(1): 5-48.
- Piñango, J. E. & Á. L. Viloría. 2008. Life history of *Euptychia* sp. (Nymphalidae: Satyrinae) feeding on *Selaginella* (Selaginellaceae). *XXIII International Congress of Entomology*. Durban, South Africa [6 a 12 de julio de 2008] [abstract].
- Pulido, H. W., M. G. Andrade, C. Peña & G. Lamas. 2011. Two new taxa of *Euptychia* Hübner, 1818 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) from the Andes of Colombia and Peru. *Zootaxa* 2906: 43-51.
- Pyrz, T. W. 1995. A new *Memphis* from the Pantepui, Venezuela (Lepidoptera: Nymphalidae: Charaxinae). *Tropical Lepidoptera* 6(1)(1): 11-13.
- Pyrz, T. W. & S. A. Fratello. 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.
- Rafinesque, C. S. 1815. *Analyse de la Nature ou tableau de l'Univers et des Corps organisés*. Palermo: Aux dépends de l'Auteur, 224 pp.
- Reuter, E. 1896. Über die Palpen der Rhopalocera. Ein Beitrag zur Erkenntnis der verwandtschaftlichen Beziehungen unter den Tagfaltern. *Acta Societatis Scientiarum fennicae* 22(1): i-xvi, 1-577, 6 pls.
- Ríos Málaver, I. C. 2019. Synonymy and homonymy in two butterfly species recently described from Colombia (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). *Anartia* 29: 49-53.
- Seitz, A. 1916a. Betrachtungen über die Eryciniden. *Entomologische Rundschau* 33(7): 33, 37-39, (9): 45-46, (10): 49-50.
- Seitz, A. 1916b. 8. Familie Erycinidae. In: *Die Gross-Schmetterlinge der Erde*. Stuttgart: Alfred Kernen, 5: 617-624.
- Seitz, A. 1916c. Betrachtungen über die Eryciniden. *Entomologische Rundschau* 33(11): 52-53.
- Seitz, A. 1916d. 8. Familie Erycinidae [continuación]. In: *Die Gross-Schmetterlinge der Erde*. Stuttgart: Alfred Kernen, 5: 625-640.
- Seitz, A. 1916e. Betrachtungen über die Eryciniden. *Entomologische Rundschau* 33(12): 59-60.
- Seitz, A. 1916f. 8. Familie Erycinidae [continuación]. In: *Die Gross-Schmetterlinge der Erde*. Stuttgart: Alfred Kernen, 5: 641-648.
- Seitz, A. 1916g. Betrachtungen über die Eryciniden. *Entomologische Rundschau* 33(13): 62-64.
- Seitz, A. 1916h-1918a. 8. Familie Erycinidae [continuación]. In: *Die Gross-Schmetterlinge der Erde*. Stuttgart: Alfred Kernen, 5: 649-720, 729-738, pls. 121-143.
- Seitz, A. 1920. 8. Familie Erycinidae [continuación]. In: *Die Gross-Schmetterlinge der Erde*. Stuttgart: Alfred Kernen, 5: 721-728.
- Stichel, H. 1910. Fam. Riodinidae. Allgemeines. Subfam. Riodininae. *Genera Insectorum* 112A: 1-238, pls. 1-23.
- Stichel, H. 1911. Fam. Riodinidae. Allgemeines - Subfam. Riodininae. *Genera Insectorum* 112B: 239-452, pls. 24-27.
- Strand, E. 1912. Zwei neue Satyriden von Roraima. Gesammelt von Herrn Botaniker E. Ule. *Fauna exotica* 2(11): 43-44.
- Viloría, Á. L. 2002. *Episodios en la naturaleza limitrofe*. [Maracaibo]/Cali: Universidad Católica Cecilio Acosta/Imágenes de la Naturaleza, 220 pp.
- Viloría, Á. L. 2003. Historical biogeography and the origins of the satyrine butterflies of the Tropical Andes (Insecta: Lepidoptera, Rhopalocera). pp. 247-261. In: Morrone, J. J. & J. Llorente-Bousquets (eds.): *Una perspectiva latinoamericana*

- de la biogeografía*. México, D. F.: Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Viloria, Á. L. 2007. The Pronophilina: synopsis of their biology and systematics (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Tropical Lepidoptera* 15(1-2): 1–17.
- Viloria, Á. L. & M. Costa. 2019. Endemic butterflies. pp. 193–222. In: Rull, V., T. Vegas-Vilarrúbia, O. Huber & C. Señaris (eds.): *Biodiversity of Pantepui: the pristine “Lost World” of the Neotropics*. Cambridge, Massachusetts: Elsevier.
- Viloria, Á. L. & J. E. Piñango. 2007. Aspectos ecológicos y biogeográficos de *Euptychia* spp. (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). pp. 132. In: *Programa y Libro de Resúmenes. VII Congreso Venezolano de Ecología*. Puerto Ordaz / Ciudad Guayana, Venezuela [5 a 9 de noviembre de 2007]. Caracas: Fundación La Salle / Ediciones IVIC.
- Viloria, Á. L. & T. W. Pycrz. 2000. New pronophiline butterflies from the Venezuelan tepuyes (Nymphalidae: Satyrinae). *Journal of the Lepidopterists’ Society* 53(3): 90–98.
- Warren, A. D., K. J. Davis, E. M. Stangeland, J. P. Pelham N. V. & Grishin. 2014. *Illustrated Lists of American Butterflies (North and South America)*. <http://www.butterfliesofamerica.com> (consultado en agosto 2019)
- Westwood, J. O. 1851. pp. 363–374. In: *Doubleday, E. (Ed.): The genera of diurnal Lepidoptera: comprising their generic characters, a notice of their habits and transformations, and a catalogue of the species of each genus*. 2. London: Longman, Brown, Green & Longmans.
- Weymer, G. 1911. 4. Familie: Satyridae. pp. 173–283, pl. 46. In: *Seitz, A. (Ed.): Die Gross-Schmetterlinge der Erde*. Vol. 5. Stuttgart: A. Kernen.
- Zubek, A. & T. W. Pycrz. 2011. Description of a new species of *Forsterinaria* Gray from the Pantepuy [sic] (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Genus, International Journal of Invertebrate Taxonomy* (Wrocław) 22(3): 523–530.