

Limitaciones que ofrecen distintas interpretaciones taxonómicas y biogeográficas al inventario de lepidópteros hiperdiversos de las montañas neotropicales y a sus posibles aplicaciones

Angel L. Viloria
 Centro de Ecología, Instituto
 Venezolano de Investigaciones
 Científicas (IVIC)
 Apartado 21827, Caracas 1020-A,
 Venezuela.
 aviloria@olkos.ivic.ve

Proyecto de
 Red Iberoamericana de Biogeografía
 y Entomología Sistemática **PRIBES 2002**.
**C. COSTA, S. A. VANIN, J. M. LOBO
 & A. MELIC (Eds.)**

ISBN: 84-922495-8-7

m3m : Monografías Tercer Milenio
 vol. 2, SEA, Zaragoza, Julio-2002.
 pp.: 173-190.

RIBES : Red Iberoamericana de
 Biogeografía y Entomología Sistemática.
<http://entomologia.rediris.es/pribes>
 Coordinadores del proyecto:
 Dr. Jorge LLorente Bousquets (coord.)
 Dra. Cleide Costa (coord. adj.)

Coeditores del volumen:

Sociedad Entomológica Aragonesa -SEA
<http://entomologia.rediris.es/sea>
 Avda. Radio Juventud, 37
 50012 Zaragoza (ESPAÑA)
 amelic@retemail.es

CYTED— Programa Iberoamericano de
 Ciencia y Tecnología para el Desarrollo.
 Subprograma Diversidad Biológica.
 Coordinador Internacional:
 Dr. Peter Mann de Toledo

**LIMITACIONES QUE OFRECEN DISTINTAS
 INTERPRETACIONES TAXONÓMICAS Y
 BIOGEOGRÁFICAS AL INVENTARIO
 DE LEPIDÓPTEROS HIPERDIVERSOS DE LAS
 MONTAÑAS NEOTROPICALES Y A SUS
 POSIBLES APLICACIONES**

Angel L. Viloria

Resumen

Los grupos más diversos de lepidópteros diurnos de las zonas media y alta de las montañas neotropicales presentan problemas taxonómicos de considerable importancia. Una revisión general de los antecedentes en los estudios sistemáticos de aquellos taxones revela que antiguas interpretaciones adolecen de criterios biogeográficos para robustecer la lógica del reconocimiento de taxones; un asunto esencial en las estimaciones de biodiversidad. Para minimizar este problema, se propone la corrección de la sistemática de un grupo modelo en todos sus niveles de jerarquía taxonómica, desde subespecie hasta orden, confrontando simultáneamente con los posibles escenarios explicativos de la distribución espacial de aquellas categorías en el ámbito global. Introducir criterios simples pero rigurosos (no necesariamente novedosos) para tratar de resolver la taxonomía y la biogeografía en estos casos, tiende a mejorar el entendimiento de problemas particulares de la hiperdiversidad entre los lepidópteros que sean objeto de inventarios en zonas espacialmente complejas como los Andes y otras zonas montañosas de América tropical.

Palabras clave: Estimaciones de biodiversidad, Lepidoptera diurnas, montañas neotropicales.

Constraints imposed by various taxonomic and biogeographical interpretations on the inventory of hyperdiverse Neotropical mountain Lepidoptera and on its potential applications

Abstract

The most diverse groups of diurnal Lepidoptera from the Neotropical mountains show considerable taxonomical problems. A general account of the systematic studies on these taxa reveals that old interpretations lack of biogeographical criteria to strengthen the logics of taxon recognition, a fundamental issue for estimating biodiversity. To minimize this problem, it is proposed the correction of the systematics of a model group at every hierarchy of its taxonomy, from subspecies to order, taking into account the possible scenarios to explain the spatial distribution of each taxonomical category. Introducing simple, but rigorous (although not necessarily new), criteria in resolving the taxonomy and biogeography in these cases, tends to improve the understanding of particular problems of mega-diversity among the Lepidoptera in areas spatially complex like the Andes and other mountain regions of tropical America.

Key words: Biodiversity estimation, diurnal Lepidoptera, Neotropical mountains.

Introducción

Al fijarse la meta de cumplir un inventario taxonómico que mantenga una vigencia temporal razonable, el taxónomo debería reconocer *a priori* las limitaciones técnicas —teóricas y prácticas— inherentes a su objetivo. Esta precaución adquiere un carácter particularmente crítico en la entomología. El inventario de insectos en regiones tropicales de alta diversidad biológica se convierte en un reto casi utópico. En el mejor de los casos la vida útil de un entomólogo puede durar unas pocas décadas, de las cuales sólo una proporción corresponde al lapso en que ya existe madurez suficiente de criterio para proceder a identificaciones taxonómicas confiables que puedan manejarse en listados, cifras y ultimadamente en las ecuaciones que la ecología maneja para representar la diversidad y establecer comparaciones. Un inventario razonablemente completo de un grupo de insectos en un área determinada podría tomar buena parte de, sino toda, la vida de una persona. Por otro lado, la actividad del

entomólogo experto es necesariamente variada y en el caso hipotético de que se dedicara únicamente a un inventario, sería imposible restringirla exclusivamente a las etapas más cruciales del proceso, cuales son la captura y la preservación de especímenes testigo, o el escrutinio de las muestras para lograr las identificaciones taxonómicas más adecuadas.

Las afirmaciones que anteceden no son ni han sido desconocidas para ningún entomólogo. Es evidente que un inventario de insectos no puede ser labor de un individuo, y hay en la mayoría de los casos acuerdos explícitos o tácitos entre los especialistas para que en un momento dado el interés común sobre una localidad particular permita organizar un grupo de trabajo que inicie el proceso de inventario de los taxones que en ella habitan, compilando el registro histórico y estableciendo una metodología apropiada con la que la labor conjunta permita aproximarse a una lista taxonómica completa en el lapso más breve.

Este protocolo universal de cooperación está motorizado por el afán natural del hombre de catalogar las formas vivientes y / o de referirlas a una unidad espacial. Sin embargo, hay que mencionar que la ética humana de las últimas dos décadas ha conferido valores especiales y sin precedentes a la diversidad biológica, determinando, tal vez indirectamente, que la taxonomía, por mucho tiempo una actividad científica de segunda, se convirtiera en un oficio comprometido con el futuro de la humanidad. De esta manera a través de organizaciones de carácter internacional, existe un nuevo orden moral según el cual ya es lícito programar subvenciones para que equipos completos de especialistas en insectos puedan organizar tareas específicas para medir la diversidad de especies en localidades selectas.

Los entomólogos se encuentran tan entusiasmados como alarmados al presentir que ni siquiera con la anuencia de la política internacional y el soporte financiero de las organizaciones establecidas sería posible alcanzar el milenar sueño de capturar, contar e identificar cada una de las especies. La biología nunca ha sido (ni será) una ciencia exacta. Se pueden contar los granos de arena que hay en un centímetro cúbico de suelo, pero nunca habrá una medida exacta de la cantidad de especies que hay en un lugar. En la ciencia contemporánea el compromiso individual o colectivo dirigirá los próximos pasos. Ya no pueden escapar los taxónomos de la embarazosa situación de tener que responder con cifras a una sociedad que ejerce no sólo presión moral sino que empieza a aportar recursos monetarios para acelerar la búsqueda de un ideal. Ante el magno propósito de ponderar la riqueza biológica, desluce la magra capacidad de respuesta de una comunidad de entomólogos que dispersa por el mundo no encuentra otra salida que restringir sus objetivos. La cautela ya no permite imaginar un inventario total de especies, y las tendencias más sensatas están apuntando a focalizar esfuerzos en ciertos grupos de seres vivos, más o menos resueltos desde el punto de vista taxonómico, que una vez cuantificados puedan servir para extrapolar resultados mediante artefactos matemáticos para la predicción de diversidad o riqueza.

Estas notas se encuentran dirigidas en particular a los miembros del Proyecto de la Red Iberoamericana de Entomología Sistemática (PRIBES) y en general al resto de los lectores interesados. En ellas se expondrá un punto de

vista personal, escéptico si se quiere, del problema particular de inventariar las mariposas de montaña de la subfamilia Satyrinae en el trópico americano. Tan solo las limitaciones prácticas del trabajo de campo que demandaría este grupo taxonómico constituyen razón seria para declarar momentáneamente cualquier proyecto de inventario como "crónicamente inconcluso". Quizá en el futuro próximo pueda dedicar unas líneas a reflexionar sobre ese particular. Mientras tanto, aquí se desarrollarán algunas ideas solamente en torno al sesgo de la interpretación taxonómica, al complejo biogeográfico consiguiente y al tremendo efecto que ambos tienen sobre los inventarios o predicciones.

Cuantificación de taxones y el uso de indicadores

En un ensayo sobre la diversidad taxonómica en las mariposas, Vane-Wright (1978) consideró que el número total de especies (S_t) es posiblemente el factor más importante para cualquier consideración sobre el tema; así mismo, estimó que las preguntas más interesantes sobre el origen de la diversidad biológica nacen al relacionar S_t con unidades de área. En ecología la diversidad biológica, medida en número de taxones, generalmente considera no sólo los espacios ocupados por los taxones, sino también otras medidas de abundancia individual para construir índices que expresan cantidades relativas. Puesto que todos los índices o fórmulas estimativas de la riqueza o la diversidad biológica (a nivel de especie o superior) requieren de la contabilidad precisa de los taxones, es imprescindible que la taxonomía (nivel alfa) de los grupos que se desean evaluar se encuentre resuelta satisfactoriamente antes de proceder a utilizar tales grupos en análisis de predicción o estimación de biodiversidad.

Entre los grupos de organismos que exhiben alta diversidad taxonómica en las regiones tropicales, se cuentan los lepidópteros. Lamas (1978) y Adams (1983, 1985) se anticiparon en sugerir que algunos grupos de mariposas diurnas neotropicales, por sus características biológicas, pudieran aprovecharse como indicadores ecológicos sobre todo en materia de conservación. Sin embargo, hay que aclarar con antelación que el concepto de taxón indicador que manejan los ecólogos es fundamentalmente distinto de aquel que se maneja en el estudio de la biodiversidad. Con respecto a este último, el ejemplo más conocido en la lepidopterología fue publicado por Beccaloni & Gaston (1995), quienes modelaron en base a cifras de diversidad de un grupo de mariposas neotropicales (Nymphalidae: Ithomiinae), una ecuación con la cual es posible predecir la riqueza local de especies de mariposas. Los miembros de la subfamilia Ithomiinae son básicamente insectos de la zona tropical y subtropical y alcanzan diversidades considerables en los bosques bajos y en el ambiente premontano del cinturón intertropical americano. Se ha idealizado la idoneidad de las características particulares del grupo para posibles programas de evaluación rápida (Rapid Assessment Programs, RAP), puesto que son mariposas relativamente bien conocidas desde el punto de vista taxonómico y por lo tanto relativamente fáciles de identificar por personal debidamente entrenado. Adicionalmente pueden ser rápidamente coleccionadas en los lugares

Tabla I

Composición de la subfamilia Satyrinae en la región neotropical. Antecedentes: en 1968 se consideraban solamente las tribus Haeterini, Euptychiini y Pronophilini como representantes de los satíridos neotropicales (todas se creían endémicas de América). En 1997 la tribu Pronophilini llegó a contar con 67 géneros. Criterios de homología introducidos en una serie de estudios de morfología comparada (Viloria, 1998) revelaron un panorama taxonómico distinto dentro de la fauna de mariposas satirinas de la región neotropical.

Tribu	Distribución conocida	Presunto origen geográfico	Número de géneros neotropicales	Proporción de géneros en la fauna neotropical
Haeterini	Neotropical	Neotropical	5	4,39%
Euptychiini	Pantropical	Pangeano	41	35,96%
Pronophilini	Neotropical	Neotropical	38	33,33%
Erebiini	Holártica/ Neotropical/ Patagónica	Laurasiático	8	7,02%
Hypocystini	Anfipacífica	Gondwaniano	19	16,67%
Parargini	Cosmopolita	Pangeano	1	0,88%
<i>Incertae sedis</i>	Neotropical	Neotropical	2	1,75%

donde existen debido a su vistosidad en tamaño y coloración, moderación en la velocidad de su vuelo y abundancia individual con respecto a la mayoría de los otros lepidópteros.

Sin embargo, en los bosques nublados de las regiones montañosas de América tropical, particularmente por encima de los 1500 m.s.n.m., la fauna de itominos comienza a enrarecerse. A partir de estas elevaciones la diversidad total de mariposas o bien pareciera mantenerse, por lo menos hasta ciertas elevaciones (no más de 2700 m), o cambia en las proporciones de su composición. Esto es particularmente cierto en los Andes ecuatoriales y del norte, donde por razones obvias, no es posible usar de manera confiable la ecuación Beccaloni-Gaston en la predicción de la diversidad total de mariposas.

Nos preocupa la falta de universalidad de los modelos predictivos basados en la cuantificación de “grupos indicadores” y para expresar esta inquietud hemos tomado como ejemplo el caso de la subfamilia Satyrinae, la cual se enriquece particularmente en las montañas andinas, precisamente donde comienzan a desaparecer los Ithomiinae, hasta llegar a dominar numéricamente todo la lepidopterofauna diurna de los bosques altiandinos y la zona oreál (páramos y punas).

Clasificación taxonómica de la hiperdiversidad

Partiendo de un punto hipotético en el que no fuese necesario todavía disponer de un grupo indicador o de un grupo de sustitución para una función matemática predictiva de la diversidad local, y suponiendo aún que se hubieren resuelto los problemas prácticos inherentes a un inventario taxonómico, el problema fundamental de la estimación de la diversidad biológica seguiría yaciendo en la capacidad de los investigadores para discernir diferencias y semejanzas entre taxones y segregarlos en categorías para cuantificar su riqueza. La sola cuestión del concepto de especie crea limitaciones considerables a cualquier metodología de cuantificación (ver p. ej., Reig, 1979; Llorente & Michán, 2000). Pruebas ineludibles de los criterios taxonómicos disímiles y de las discrepancias consiguientes en las estimaciones numéricas de las diversidades mundial y/o local la presentan, en el caso de las mariposas, las variadas

cifras que manejan los mismos especialistas (comparar p. ej. Heppner, 1991; Ackery *et al.*, 1999; Lamas, 2000; Viloria, 2000).

Nuestra experiencia particular en el estudio de un grupo de mariposas muy diverso ha arrojado la conclusión de que la estimación razonada de la diversidad biológica no solamente requiere la resolución del problema semántico o epistemológico de la definición de los taxones, sino que además demanda la adecuación de los criterios taxonómicos a cada grupo zoológico en particular. No siendo esto suficiente, creemos también que cada categoría taxonómica requiere criterios comparativos diferentes (morfológicos, biogeográficos, fisiológicos, etc.). En las líneas siguientes se ofrecerá una visión general de los aspectos relevantes para la diversidad taxonómica y biogeográfica de la subfamilia Satyrinae en la región neotropical, con detalles sobre casos particulares y luego se explicará cómo se ven afectadas las estimaciones de la biodiversidad según la evolución de los criterios taxonómicos y del grado de resolución de la taxonomía a nivel alfa en este grupo. Finalmente, se comentará sobre aspectos de biogeografía histórica que deberían contemplarse en la posible definición de un grupo hiperdiverso como indicador de la diversidad biológica.

Los satíridos en la región neotropical

Sin duda, la subfamilia Satyrinae (Lepidoptera: Nymphalidae) debe incluirse entre los grupos de organismos hiperdiversos de América tropical. Lamas *et al.* (en prep.) reconocen alrededor de novecientas (900) especies y numerosas subespecies, que se reparten en 124 géneros. Viloria (1998 y en prensa) distingue seis (6) tribus para ubicar al menos 122 de éstos géneros (Tabla I). El reconocimiento de tal número de tribus no sólo duplica la última cifra disponible a este nivel jerárquico dentro de la subfamilia (Miller, 1968), sino que cambia apreciablemente las proporciones internas de diversidad a nivel genérico (ver porcentajes en Tabla I y Figura 1). En otro contexto el reconocimiento de elementos tribales no endémicos y comunes a otras regiones del mundo abre además la posibilidades de considerar la importancia del elemento biogeográfico e histórico entre los componentes de la biodiversidad de este grupo de mariposas. En términos relativos la subfamilia Satyrinae en la

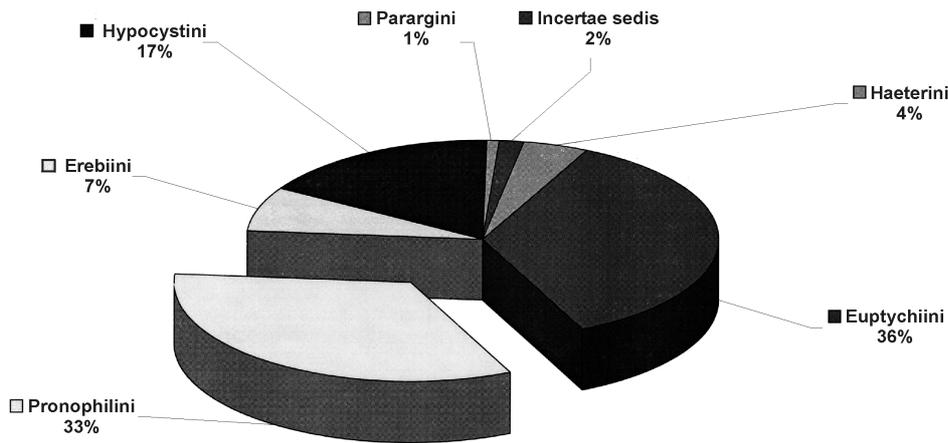


Fig. 1. Proporciones gráficas (porcentaje de géneros) en la composición tribal de la subfamilia Satyrinae en la región neotropical

región neotropical es más diversa que hace tres décadas, y la diferencia está dada exclusivamente por el cambio operado en los criterios taxonómicos.

Los satíridos neotropicales alcanzan su máxima diversidad en las montañas andinas. En un solo sistema montañoso en el sur de Ecuador Pycrz (inédito) identificó más de cien especies, la mayoría pertenecientes a la tribu Pronophilini. Una localidad con diversidad promedio para un sistema andino es la Serranía del Tamá en la frontera entre Colombia y Venezuela, donde se han reconocido cerca de cincuenta (50) especies en un transecto que va de los 2000 a los 3600 m.s.n.m. (Pycrz & Viloría, en prensa). A pesar de su importancia como nodo biogeográfico en la región y del elevado endemismo faunístico local, esta última serranía no fue considerada en los estudios sobre la diversidad de los pronofilinos en los Andes de Colombia y Venezuela, que culminaron con dos monografías importantes sobre la composición y el origen de esta fauna en la porción norte de los Andes (Adams, 1985 y 1986).

La Tabla II compara los datos numéricos referentes a diversidad y endemismo en los Pronophilini en siete sistemas montañosos contiguos de Colombia y Venezuela. Se indican los datos compilados por Adams (1985) cuando se suponía que las faunas colombiana y venezolana habían sido investigadas exhaustivamente. Trabajos de campo o investigaciones de colecciones antiguas procedentes de esas y otras regiones montañosas que componen los mismos sistemas han sumado taxones previamente desconocidos (Le Crom, 1994; Torres & Le Crom, 1997; Pycrz, 1999a, 1999b; Pycrz & Viloría, 1999 y en prensa, y Viloría & Pycrz, 2001; Viloría *et al.*, en prensa; Viloría, inédito), pero las cifras actuales que aparecen en la tabla han sufrido las modificaciones más importantes debido a la exclusión de varios géneros de la tribu Pronophilini (Viloría, en prensa; Lamas & Viloría, en prep., y Lamas *et al.*, en prep.) y al más reciente reconocimiento de especies que habían pasado desapercibidas según los criterios taxonómicos de autores previos (p. ej., ver Pycrz & Viloría, 1999). Nuevamente y por las razones de concepción taxonómica que ya se han mencionado, en un periodo de década y media aparecen cambios considerables en la biodiversidad (particularmente para las Cordilleras Central y Occidental de Colombia).

Otros datos de interés que se muestran en la Tabla II, como el área disponible por encima de los 2000 m de altitud y la máxima elevación de los valles entre las montañas consideradas serán traídos a discusión en las gráficas y disgresiones de la última parte de estas notas.

¿Cómo y en que medida se han alterado los estimados de biodiversidad y la composición de la fauna de satíridos pronofilinos en los Andes tropicales como consecuencia de los cambios taxonómicos recientes?. Un ejemplo interesante se muestra en la Tabla III para un grupo de diez especies “negras” que coexisten en simpatria en la Cordillera Occidental colombiana. El reconocimiento reciente de las especies actuales no necesariamente constituye elemento para poner en duda la competencia de los autores previos, sino que pone en evidencia que aquellos posiblemente no contaban con series de individuos lo suficientemente grandes como para apreciar los límites de la variación individual dentro de este grupo tan difícil, y por otro pudieron haber interpretado de otra manera la posible distribución de algunas especies que solamente se encuentran en Ecuador, Perú o Bolivia, cuya característica más sobresaliente es la ausencia total de marcas conspicuas en el patrón de coloración de las alas. Hoy en día se utilizan no sólo los caracteres morfológicos manejados por primera vez por Forster (1964) y Adams & Bernard (1977) (p. ej. genitalia masculina), sino que se han explorado estructuras menos evidentes que tienen mucho valor para distinguir especies (p. ej. androconias) y hasta géneros (homologías de los elementos de la coloración, etc.). La influencia de estos avances en el conocimiento e interpretación de la morfología externa (herramienta netamente tradicional en la taxonomía de nivel alfa) se ha prestado muy bien para el mejoramiento de la noción de morfoespecie y ha resultado en la multiplicación de las cifras que hasta hace poco se manejaban como verdaderas en el contexto de las faunas regionales. En la Tabla IV se resume la historia taxonómica de algunas especies del complejo genérico *Pedaliodes*, en algún momento ligadas a *Parapedaliodes* Forster, el cual finalmente quedó definido como un género monotípico. Los traslados de las especies de un género a otro en ocasiones alteran profundamente los listados regionales o locales. Así por ejemplo, tanto la Tabla V como la Figura 2 muestran

Tabla II

Riqueza de especies y porcentajes de taxones endémicos en relación a las áreas de biomas de montaña disponibles y al aislamiento fisiográfico en siete sistemas montañosos del norte de los Andes suramericanos. Cifras proporcionadas en 1985 en letra normal, cifras recientes en negrita.

Sistema montañoso	Sierra Nevada de Santa Marta	Sierra de Perijá	Cordillera de Mérida	Serranía del Tamá	Cordillera Oriental	Cordillera Central	Cordillera Occidental
Nº sp. (Adams, 1985)	22	35	36	-	87	78	53
Nº sp. (actual)	21	32	34	47	87	97	75
Nº sp. + ssp. (actual)	24	32	36	47	91	106	78
% sp. endémicas (Adams 1985)	54,5	31,4	33,3	-	31,0	15,4	7,5
Nº sp. endémicas (actual)	11	9	10	5	29	22	18
% sp. endémicas (actual)	52,4	28,1	29,4	10,6	33,3	22,7	24
Nº sp. + ssp. endémicas (actual)	15	14	18	18	40	34	25
% sp. + ssp. endémicas (actual)	62,5	43,7	50	38,3	43,9	32,1	32,1
área sobre 2000 m.s.n.m. (km ²)	2600	400	9800	870	48300	33400	10600
altitud máxima del valle adyacente	400	1200	1000	2000	1800	2800	1700

Tabla III

Comparación histórica de las identificaciones taxonómicas de un grupo problemático de especies “negras” del género *Pedaliodes* en la Cordillera Occidental de Colombia. La mayoría de las especies son endémicas (e) en ese sistema cordillerano, en otros casos se indica el rango de distribución por países entre los paréntesis.

Especies reconocidas actualmente (2001)	Identificación hasta 1986	Autor del error
<i>P. transmontana</i> (e)	<i>P. simmias</i> (Perú-Bolivia)	Fassl, 1911
<i>P. occulta</i> (e)	<i>P. proerna</i> (Venezuela-Colombia)	Adams, 1986 (en parte)
<i>P. heberna</i> (e)	<i>P. paeonides</i> var. <i>obscura</i>	Krüger, 1924 (en parte)
<i>P. poema</i> (e)	Desconocida	-
<i>P. obstructa</i> (e)	<i>P. paeonides</i> var. <i>obscura</i> / <i>P. proerna proerna</i>	Krüger, 1924 (en parte)/ Adams, 1986 (en parte)
<i>P. caeca</i> (e)	<i>P. exanima</i> (Perú) / <i>P. obscura</i> (Bolivia)	Fassl, 1911 / Adams, 1986
<i>P. canela</i> (e)	Desconocida	-
<i>P. costipunctata</i> (Colombia-Ecuador)	<i>P. proerna proerna</i> (Venezuela-Colombia) / <i>P. simmias</i> (Perú-Bolivia) / <i>P. paeonides</i> (Ecuador)	Weymer & Maassen, 1890 / Fassl, 1911 / Krüger, 1924
<i>P. montagna</i> (Venezuela-Perú)	Desconocida (1981)	-
<i>Pedaliodes</i> sp. [nov.] (Colombia)	Desconocida	-

Tabla IV

Síntesis cronológica del género *Parapedaliodes* Forster (1964). Antes de 1964 no existía el género y las especies se ubicaron en *Pronophila* o *Pedaliodes*; en 1964 se erigió *Parapedaliodes* con cuatro especies que habitan en las montañas de Ecuador y Perú; en 1986 se consideraba que contenía 10 especies, incluyendo ahora algunas de Colombia. En una revisión reciente el género se restringe a la especie tipo, con dos subespecies distribuidas en tierras de mediana altitud en Ecuador y Perú [se crea un género aparte para 13 especies + 5 subespecies de alta montaña, distribuidas en Colombia, Ecuador y norte de Perú].

Especie	Antes de 1964	Forster 1964	Adams 1986	Vilorio et al. en prensa
<i>parepa</i>	<i>Pronophila</i> / <i>Pedaliodes</i>	<i>Parapedaliodes</i>	<i>Parapedaliodes</i>	<i>Parapedaliodes</i>
<i>milvia</i>	<i>Pedaliodes</i>	<i>Parapedaliodes</i>	<i>Parapedaliodes</i>	<i>Parapedaliodes</i> (ssp. de <i>milvia</i>)
<i>parrhoebia</i>	<i>Pronophila</i> / <i>Pedaliodes</i>	<i>Parapedaliodes</i>	<i>Parapedaliodes</i>	<i>Neopedaliodes</i>
<i>phintia</i>	<i>Pronophila</i> / <i>Pedaliodes</i>	<i>Parapedaliodes</i>	<i>Parapedaliodes</i>	<i>Neopedaliodes</i> (ssp. de <i>parrhoebia</i>)
<i>philotera</i>	<i>Pronophila</i> / <i>Pedaliodes</i>	?	<i>Parapedaliodes</i>	<i>Neopedaliodes</i>
<i>margaretha</i> (1 ssp. nov.)	Desconocida	Desconocida	<i>Parapedaliodes</i>	<i>Neopedaliodes</i>
<i>nora</i>	Desconocida	Desconocida	<i>Parapedaliodes</i>	<i>Neopedaliodes</i>
<i>zipa</i>	Desconocida	Desconocida	<i>Parapedaliodes</i>	<i>Neopedaliodes</i>
<i>juba</i> (1 ssp. nov.)	<i>Pedaliodes</i>	?	<i>Parapedaliodes</i> (como <i>cyrene</i>)	<i>Neopedaliodes</i>
<i>entella</i>	<i>Pedaliodes</i>	?	?	<i>Neopedaliodes</i>
<i>phoenicusa</i>	<i>Pronophila</i> / <i>Pedaliodes</i>	<i>Muscopedaliodes</i>	<i>Panyapedaliodes</i>	<i>Neopedaliodes</i>
<i>chingazaensis</i>	Desconocida	Desconocida	Desconocida	<i>Neopedaliodes</i>
<i>triquetra</i>	<i>Pedaliodes</i>	?	?	<i>Neopedaliodes</i>
sp. nov.	Desconocida	Desconocida	Desconocida	<i>Neopedaliodes</i>
sp. nov. (2 ssp. nov.)	Desconocida	Desconocida	Desconocida	<i>Neopedaliodes</i>
sp. nov.	Desconocida	Desconocida	<i>Parapedaliodes</i>	<i>Neopedaliodes</i>

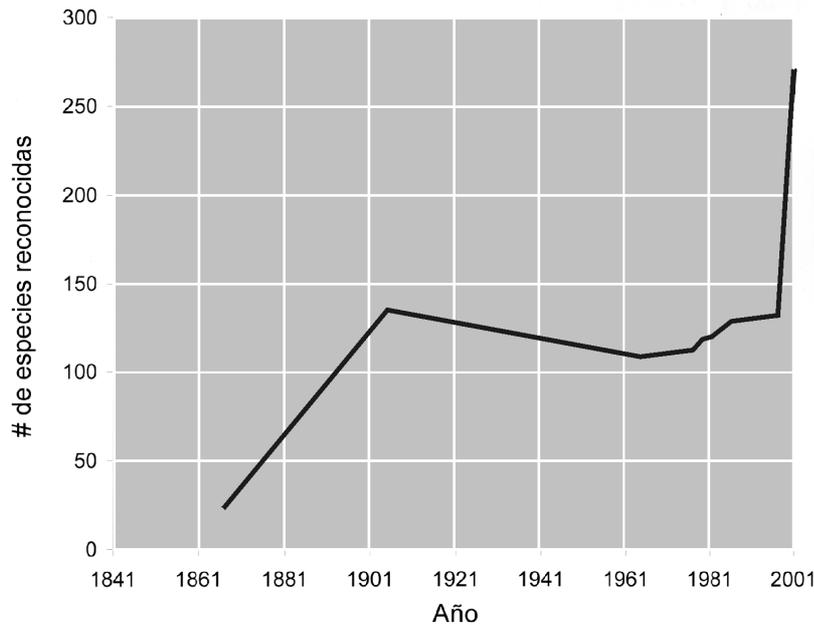


Fig. 2. Línea de incremento en el conocimiento taxonómico del género *Pedaliodes* Butler, medido como número de especies reconocidas entre 1862 y 2001.

Tabla V

Cronología del conocimiento de la diversidad de especies del género *Pedaliodes* (en negrita) y de otros géneros afines. Las siete primeras fechas utilizadas como referencia corresponden a las de las publicaciones de los trabajos taxonómicos más importantes sobre el grupo: Hewitson (1862), Butler (1867), Thieme (1905), Weymer (1912), Forster (1964), Adams & Bernard (1977, 1979, 1981), Adams (1986).

Género	1867	1905	1964	1977	1979	1981	1986	1997	2001
<i>Altopedaliodes</i>	-	-	5	5	5	7	7	9	11
<i>Antopedaliodes</i>	-	-	3	3	3	3	3	3	1
<i>Corderopedaliodes</i>	-	-	3	-	-	-	-	-	3
<i>Dangond</i>	-	-	-	-	1	1	1	1	1
<i>Muscopedaliodes</i>	-	-	3	3	3	4	-	-	-
Nuevo género	-	-	-	-	-	-	-	-	13
<i>Panyapedaliodes</i>	-	-	4	4	4	4	9	9	14
<i>Paramo</i>	-	-	-	1	1	1	1	1	1
<i>Parapedaliodes</i>	-	-	4	4	4	4	8	8	1
<i>Pedaliodes</i>	24	135	109	113	118	120	129	132	270+
<i>Pherepedaliodes</i>	-	-	2	2	2	2	2	2	3
<i>Physcopedaliodes</i>	-	-	1	4	4	4	4	4	1
<i>Praepedaliodes</i>	-	-	1	1	1	1	2	2	6+
<i>Praeprophila</i>	-	-	1	1	1	1	3	3	3
<i>Protopedaliodes</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	3
<i>Punapedaliodes</i>	-	-	1	1	1	1	2	-	2
<i>Redonda</i>	-	-	-	-	-	1	1	1	3
<i>Steromapedaliodes</i>	-	-	1	1	1	-	-	-	4

que el descubrimiento de especies del género *Pedaliodes* (el más diverso entre las mariposas a nivel mundial) tiene una tendencia creciente muy marcada. En 130 años se describieron más de cien especies, pero en los últimos cuatro años se ha duplicado ese total. Llama la atención el decrecimiento de la curva entre 1905 y 1964, que no es más que un artefacto creado por el relativo estancamiento en el descubrimiento y descripción de especies y la remoción de varias otras a géneros que fueron erigidos a finales de ese intervalo. El enriquecimiento creciente en los otros géneros también es considerable.

¿Cuál es el grado de confiabilidad que posee la nueva taxonomía de satíridos neotropicales para el inventario regional de especies, géneros o categorías superiores?. La

taxonomía de lepidópteros sigue basándose principalmente en el estudio comparativo de estructuras morfológicas. La relevancia de la morfología comparada en el caso de los satíridos neotropicales es relativa al nivel jerárquico o categoría taxonómica que se considere. La exploración en la constancia de algunas estructuras, ha demostrado que antiguos sistemas de caracteres para la segregación de tribus, como el de Reuter (1896) basado principalmente en la articulación y forma de los palpos labiales, o el de Miller (1968) que pretendía encontrar grupos naturales separables por analogías en la morfometría de las patas, acusan debilidades insuperables cuando se trata de clasificar algunos géneros atípicos. Trabajos recientes en la fauna neotropical (Vilorio, 1998 y en prensa) parecen demostrar

más solidez a este nivel utilizando la combinación de dos caracteres fundamentales, la venación de las alas posteriores y la pilosidad entre las facetas oculares. Estos caracteres sin embargo, resultan inútiles para establecer diferencias en la categoría de género. A este nivel, ha probado su eficiencia el establecimiento de las homologías en la estructura genital masculina (Forster, 1964; Adams, 1986), pero también en conjunto con aquellas del patrón de distribución de elementos oclares en el diseño alar, la forma y venación de las alas, la presencia y distribución de manchas androconiales en aquellas, así como la morfología de las antenas.

Dentro de un mismo género la separación entre especies de mariposas se efectúa tradicionalmente mediante el reconocimiento de diferencias en la coloración de las alas. Existen sin embargo, casos difíciles, como el de ciertos taxones del género *Pedaliodes* (ver figuras 3-6), en donde además es necesario el estudio de las genitales masculinas y las manchas androconiales para identificar las diferentes especies y subespecies con un mínimo de incertidumbre.

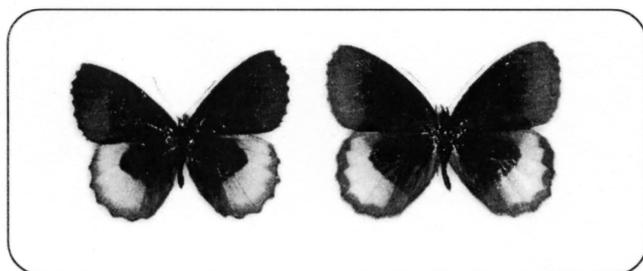
El estudio taxonómico de las mariposas del género *Pedaliodes* se complica ulteriormente debido a la enorme diversidad de especies que éste contiene ($n > 270$), al considerable número de taxones con morfología superficial muy similar, a la multiplicidad de subespecies en casos absolutamente particulares, y al marcado endemismo local, manifiesto en frecuentes sustituciones de área de distribución en el espacio horizontal y altitudinal. Lo que a la taxonomía representaría una serie de problemas, posiblemente constituiría una batería de ventajas para la biogeografía y la ecología. Así, los endemismos y las distribuciones de especies alopátridas, parapátridas y simpátridas, como veremos posteriormente, constituyen elementos de interés para indagar en los orígenes biogeográficos de la diversidad biológica; mientras que ciertas cualidades como el acentuado sedentarismo de estas mariposas, su dominancia poblacional en las comunidades de mariposas de las selvas montañosas neotropicales, sus interacciones con los bambúes como plantas hospederas de sus larvas, y la aparente sensibilidad de sus rangos de distribución a la perturbación de los bosques donde habitan, son seguramente premisas necesarias para considerar estos insectos como posibles indicadores ecológicos.

Diversidad biológica, biogeografía y cladogénesis

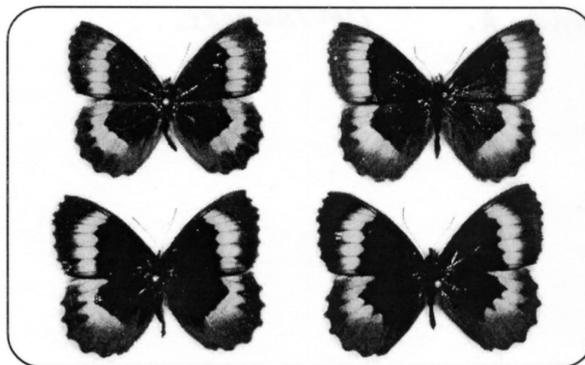
La Tabla II que contiene los datos numéricos sobre diversidad taxonómica de la tribu Pronophilini en siete sistemas montañosos del norte de los Andes, si bien muestra considerables diferencias entre los taxones (especies) contabilizados en 1985 y los reconocidos en la actualidad, proporciona para ambos casos indicios de las mismas tendencias cuando se relaciona el total de taxones y su endemismo, tanto con el área montañosa disponible para estas mariposas en cada caso, como con el grado de aislamiento fisiográfico de los sistemas considerados. Adams (1985) observó que la diversidad biológica (en este caso representada por el número total de especies) es directamente proporcional al tamaño del área montañosa disponible por encima de los 2000 m (Figura 7). La línea de correlación se conserva

(aunque con una pendiente ligeramente más pronunciada) cuando se sustraen los géneros que hoy no se consideran pronofilinos y se suman las especies y las subespecies conocidas actualmente para cada región. También fue posible en 1985 encontrar que existe una correlación lineal negativa entre el porcentaje de taxones endémicos en cada sistema y la altura máxima del valle inmediato (Figura 8), lo que equivale a decir que el endemismo es menor en los sistemas que fisiográficamente se encuentran menos aislados de los otros. Estas tendencias, también mantenidas al comparar las cifras actuales, sugirieron a Adams que el origen de la diversidad, la distribución espacial y el endemismo en la fauna de mariposas pronofilinas en el norte de los Andes no sería casual, sino que posiblemente obedecía a una relación histórica de los taxones con las variables físicas consideradas en su estudio. Observando la relación de estos factores, la propuesta del modelo de cladogénesis de los Pronophilini (Adams, 1985), se sustenta en la preexistencia hipotética de una especie ancestral distribuida ampliamente entre todos los sistemas montañosos a un nivel altitudinal mediano. Los calentamientos y enfriamientos alternativos por períodos largos en los ambientes de las regiones andinas durante los ciclos glaciares del Pleistoceno (documentados actualmente por múltiples estudios paleoecológicos) habrían hecho oscilar las zonas de vida en la gradiente vertical, provocando en primer lugar el aislamiento alopátrida de poblaciones que evolucionaron lo suficiente como para no poder cruzarse entre sí una vez que los biomas montañosos volvieron a coalescer en la parte baja de las montañas por efecto del enfriamiento glacial. Resultaba así una secuencia de mezcla, aislamiento, divergencia y remezcla de las poblaciones a partir de una especie ancestral en un espacio finito, que daría origen a especies alopátridas hermanas (habitando sistemas montañosos distintos) y especies parapátridas o simpátridas más distantes filogenéticamente (repartiéndose el espacio vertical en la gradiente altitudinal de un mismo sistema montañoso) (Figura 9). El modelo estuvo sustentado por la evidencia real de tales pares, tríos o cuartetos de especies en las montañas andinas, y aunque en su momento se formuló intuitivamente en base a la experiencia taxonómica del autor, mantuvo su validez cuando se sometió a una prueba de análisis de parsimonia, en donde se utilizaron datos discretos resultantes del escrutinio de las homologías de casi un centenar de caracteres para una muestra de especies del complejo *Pedaliodes* (Viloria, 1998).

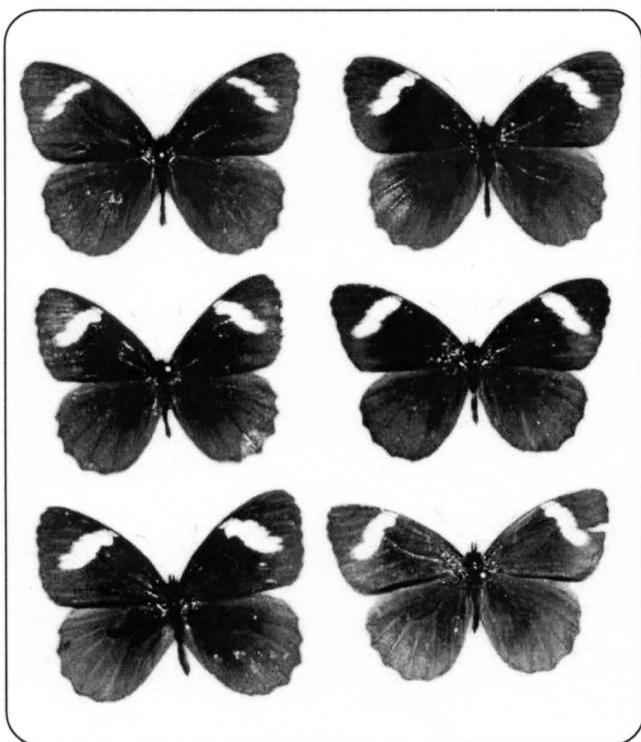
En una simulación más compleja de este modelo, se introducen gráficamente y a escala, 1) las altitudes relativas de cada sistema montañoso (que representa el incremento de área por encima de los 2000 m. de altitud) y; 2) las profundidades relativas de los valles inter-montañosos; además entran en la simulación más de tres sistemas cordilleranos. Dependiendo por un lado del alcance del descenso del cinturón vegetacional y por otro de la duración del mismo es posible obtener muchas más especies en montañas más altas con poco aislamiento geográfico, pero obviamente los más altos índices de endemismo aparecen en las montañas más aisladas. Esta simulación (Figura 10) sugiere una función adicional que Adams no consideró en la propuesta original del modelo y que le da todavía más soporte: existe correlación lineal positiva entre la altura



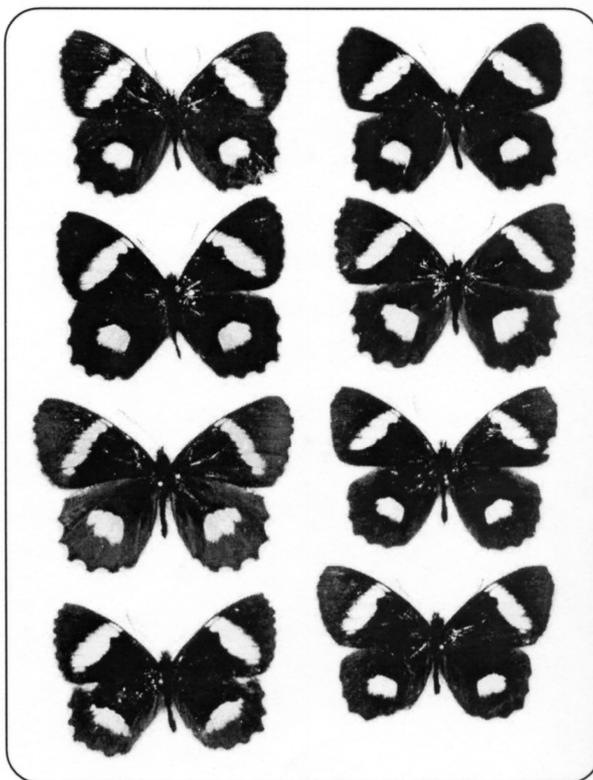
3



4



5



6

Figs. 3-6. Algunas mariposas del género *Pedaliodes* y afines: de izquierda a derecha y de arriba hacia abajo, cuatro casos de especies difíciles para la taxonomía tradicional, y según la cual se venía reconociendo una diversidad de especies menor: **3.** *Pedaliodes phaeina* Staudinger [Colombia] y *Pedaliodes* sp. nov. [Perú] (ambas identificadas previamente como *P. phaeina*); **4.** *Pedaliodes phaea* (C. y R. Felder) [Colombia], *Pedaliodes ochrotaenia* (C. y R. Felder) [Colombia, reconocida previamente como subespecie de *P. phaea*], *Pedaliodes* sp. nov. [Colombia], *Pedaliodes* sp. nov. (variante) [Colombia, reconocida previamente como *P. phaea ochrotaenia*]; **5.** *Corderopedaliodes corderoi* (Dognin) [Ecuador], *Pedaliodes porina* (Hewitson) [Bolivia], *Pedaliodes palaepolis* (Hewitson) [Bolivia]; *Pedaliodes porina* ssp. nov. [Peru], *Pedaliodes palaepolis* ssp. nov. 1 [Peru], *Pedaliodes palaepolis* ssp. nov. 2 [Ecuador] (todas frecuentemente confundidas bajo '*Physcopedaliodes*' *porina*); **6.** *Pedaliodes niphoessa* Thieme [Colombia], *Pedaliodes niphoessa* (variante amarillenta) [Colombia], *Pedaliodes phaedra* ssp. nov. 1 [Ecuador], *Pedaliodes phaedra* ssp. nov. 2 [Ecuador], *Pedaliodes phaedra phaedra* (Hewitson) [Ecuador], *Pedaliodes melaleuca melaleuca* Weymer [Colombia, Ecuador], *Pedaliodes phaedra* ssp. nov. 3 [Ecuador], *Pedaliodes melaleuca* ssp. nov. [Ecuador] (todas confundidas como *P. phaedra*).

Fig. 7. Relación entre el número de taxones (tribu Pronophilini) y área montañosa disponible por encima de 2000 m.s.n.m. en siete sistemas montañosos del norte de los Andes (datos de Adams, 1985 y actualizados por el autor).

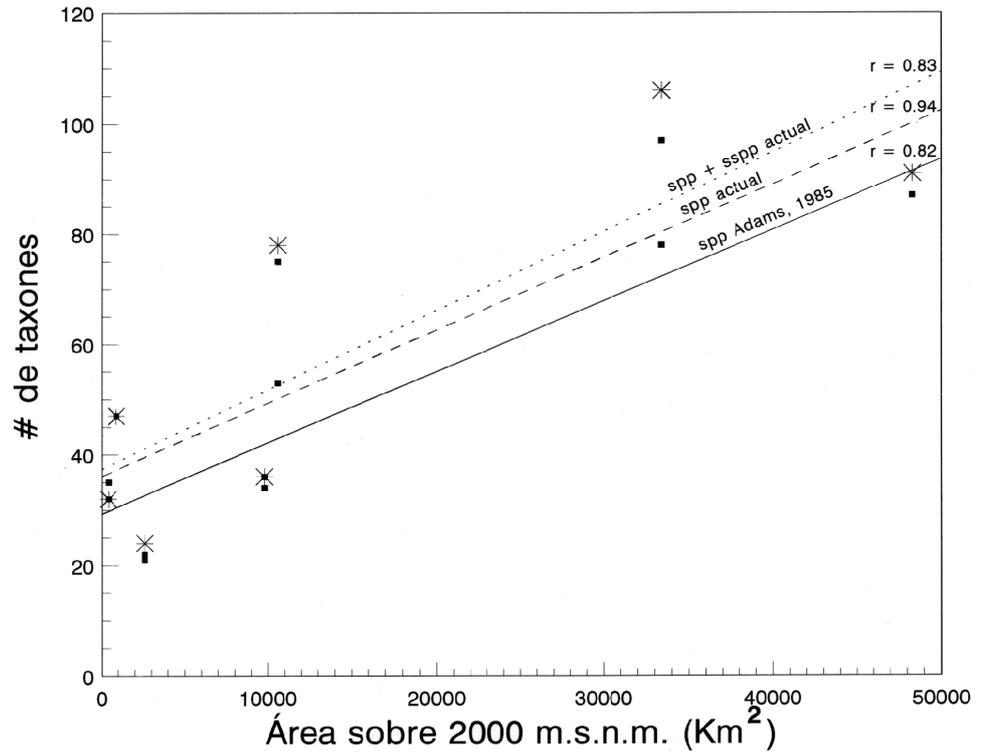
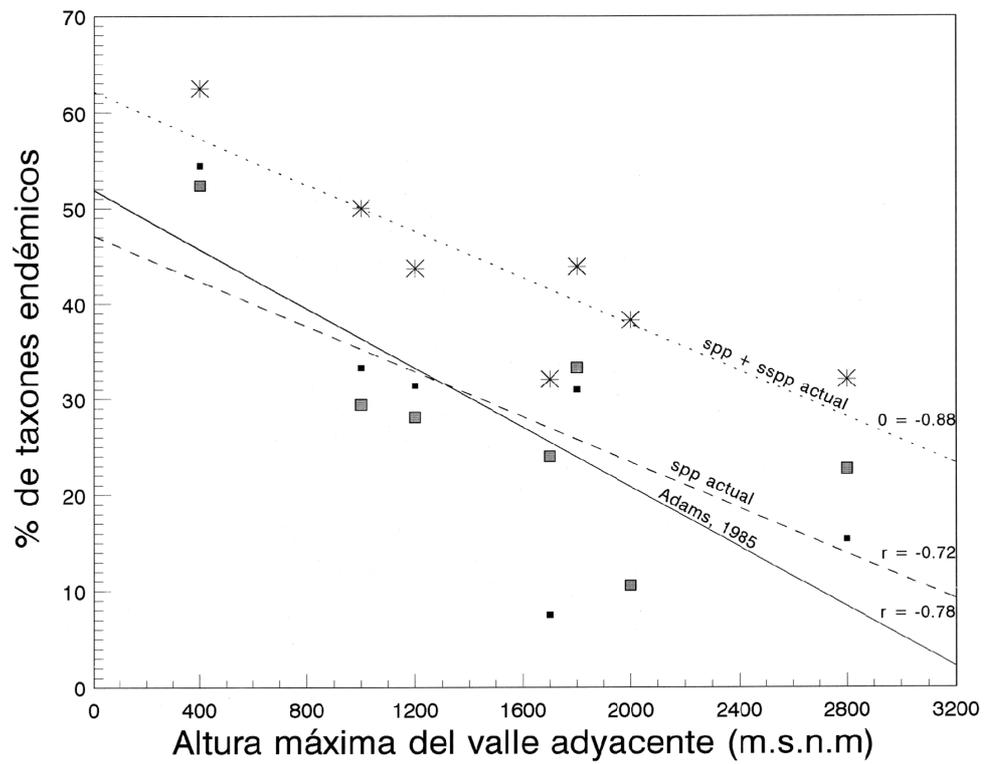


Fig. 8. Relación entre porcentajes de taxones endémicos (tribu Pronophilini) en siete sistemas montañosos del norte de los Andes y la altura máxima de los valles adyacentes (datos de Adams, 1985 y actualizados por el autor).



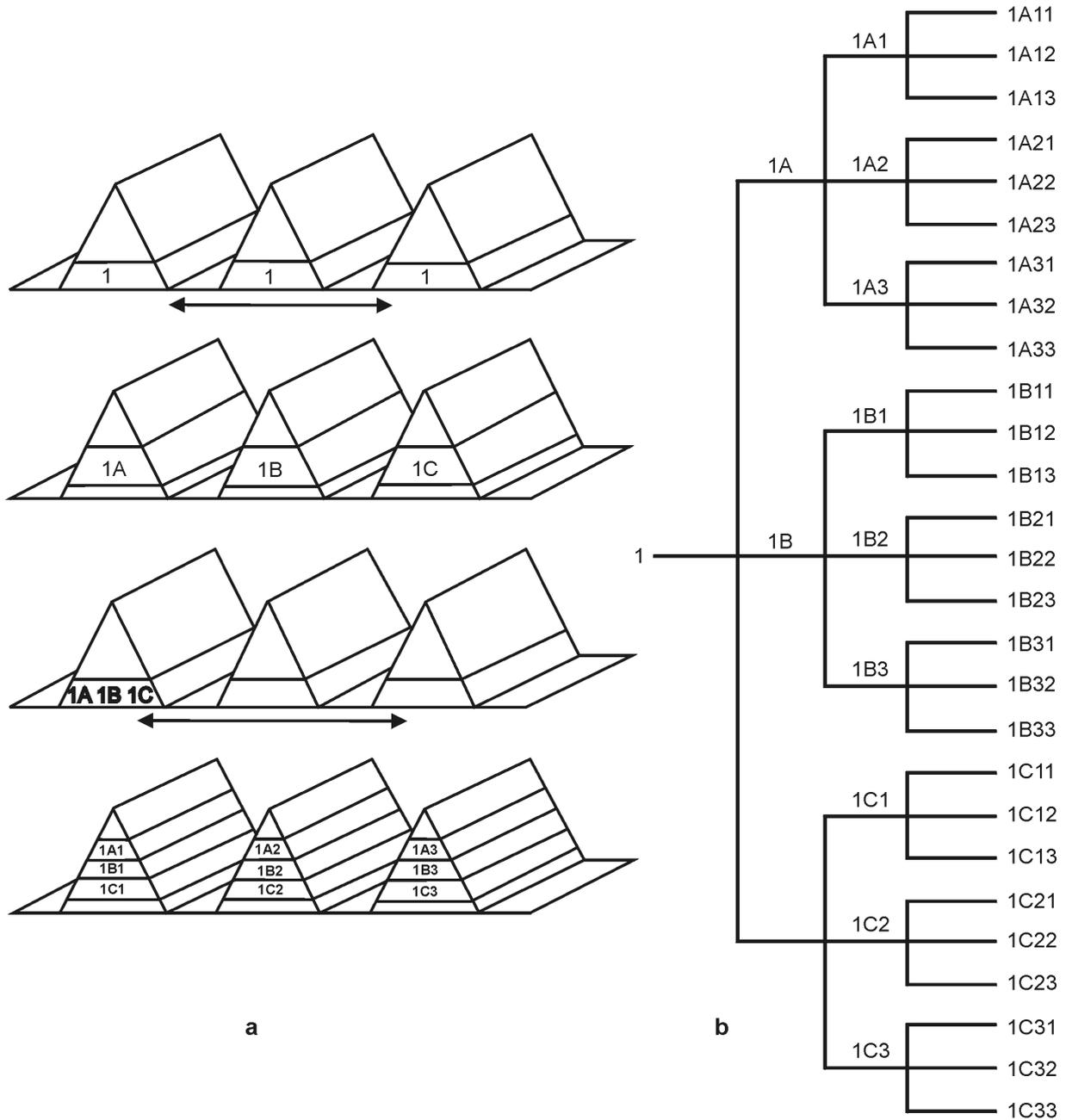
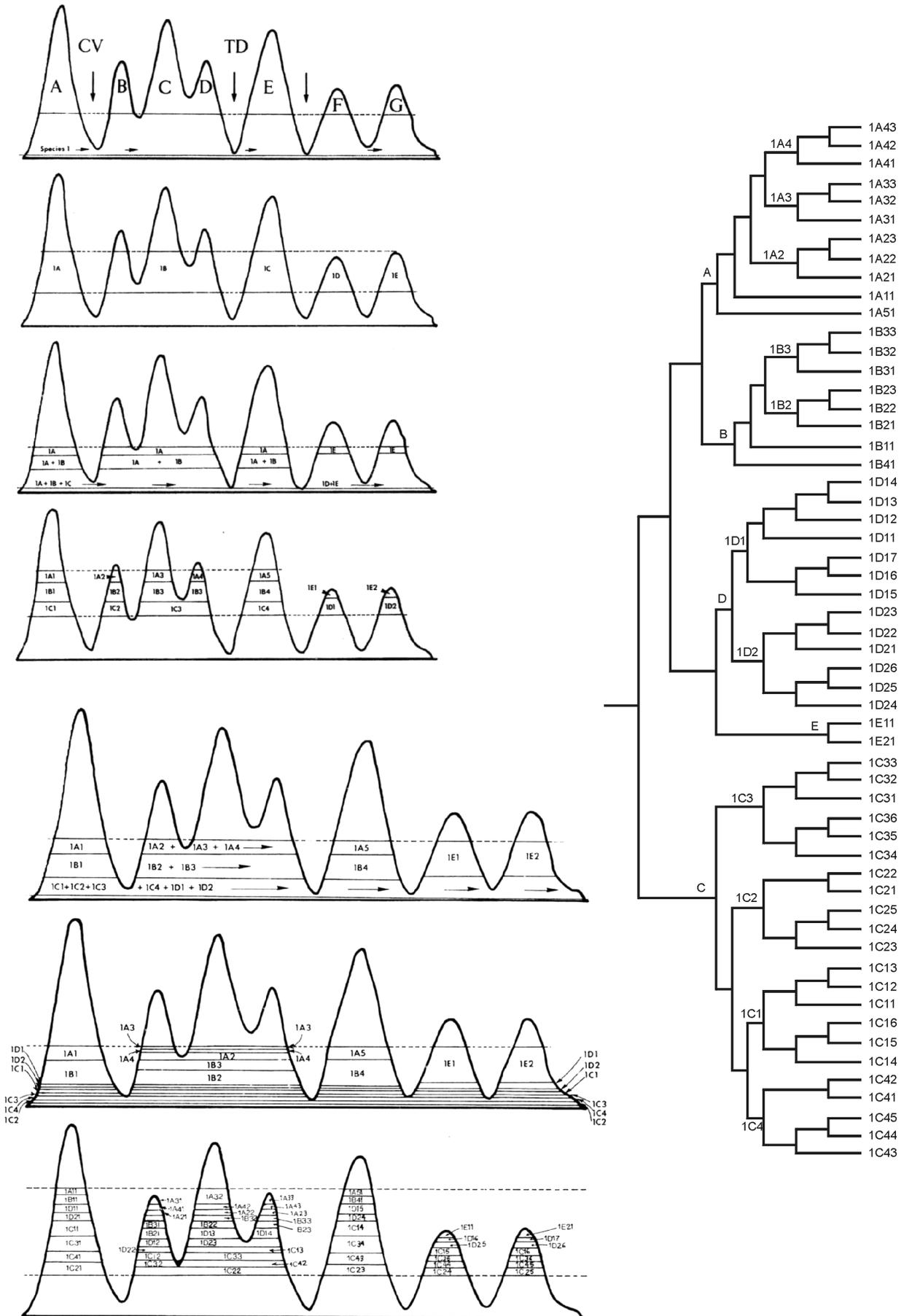


Fig. 9. Modelo gráfico para explicar la especiación de grupos hiperdiversos dentro de la tribu Pronophilini en el norte de los Andes (Adams, 1985) y cladograma hipotético correspondiente (derecha), el cual resulta tricotómico (no resuelto) debido a que las profundidades de los valles vecinos se suponen iguales.

Página siguiente:

Fig. 10. Simulación de un ejemplo complejo de cladogénesis en los Pronophilini aplicando el modelo de Adams, donde intervienen más de tres sistemas montañosos con elevaciones y valles internos desiguales, así como más eventos glaciales. A la derecha el cladograma hipotético correspondiente.



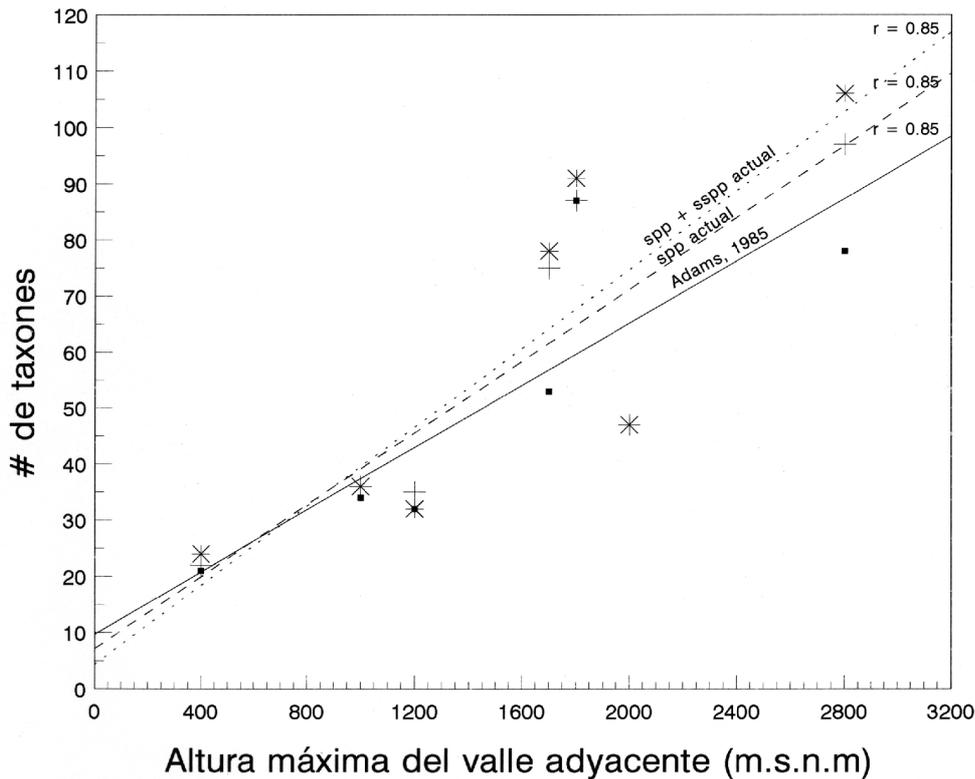


Fig. 11. Relación entre el número de taxones (tribu Pronophilini) en siete sistemas montañosos del norte de los Andes y la altura máxima de los valles adyacentes inmediatos (datos de Adams, 1985 y actualizados por el autor).

máxima del valle inter-montañoso inmediato a cada cordillera y el número de especies que la habitan, es decir, se generan más taxones en el sistema montañoso más accesible físicamente para las especies ancestrales. Al llevar los datos reales al gráfico desaparece cualquier duda al respecto (Figura 11).

Conclusiones

Los parámetros fisiográficos del paisaje y la paleoecología en las predicciones cuantitativas de la diversidad biológica.

Al tener evidencia de que la relación entre un parámetro físico (o fisiográfico en el caso aquí revisado) y la diversidad biológica es causal y no casual, surge inmediatamente la interrogante acerca de la posibilidad de predecir ésta última utilizando una función matemática que exprese estas relaciones cuantitativamente. Actualmente Viloría *et al.* (en prep.) están trabajando en la formulación de una ecuación basada en el modelo de Adams que permita estimar el número de mariposas pronofilinas en un sistema montañoso de los Andes. Para ello se están considerando tanto los parámetros fisiográficos actuales de los Andes, como los eventos paleoecológicos registrados local y regionalmente. De poder demostrarse la posibilidad de modelar esta función se pondría en evidencia la necesidad del conocimiento de las causas históricas que han tenido que ver con el origen de la diversidad biológica en las mariposas y en otros grupos de seres vivientes, un asunto mencionado por Lamas (1997), pero pasado por alto por algunos autores que han estudiado este problema cuando se consideraban

importantes solamente las causas ecológicas analizadas fuera de un contexto histórico (ver p. ej., Vane-Wright, 1978; Schmid & Wilson, 1985).

Los modelos predictivos basados exclusivamente en la cuantificación de grupos indicadores (sin establecimiento de la relación causal, como en el caso que pudiera derivarse de los datos de la Tabla VI) parecieran presentar desventajas frente a los modelos que consideran no sólo el grupo taxonómico en sí, sino las variables ambientales (ver p. ej., Lobo, 2000). El caso aquí discutido sugiere además que un grupo de insectos con una taxonomía resuelta y una filogenia esclarecida y acoplada a un modelo biogeográfico sobre su origen pudiera emplearse como indicador de biodiversidad cuando se introduce el componente histórico en cualquier modelo de predicción. Sin embargo, considero que en el caso particular de las mariposas neotropicales es probable que no exista una metodología más eficaz para el inventario o estudio de la diversidad local que la del muestreo exhaustivo de todos los grupos utilizando tal vez algún método de extrapolación a través de curvas de acumulación de especies (Soberón & Llorente, 1993).

Agradecimiento

Expreso mi agradecimiento a los organizadores del segundo taller del PrIBES en São Paulo, particularmente a Cleide Costa y Sergio Ide, y a las instituciones y empresas que hicieron posible el taller con su apoyo económico. Agradezco a Wilmer Rojas (IVIC) por su valiosa ayuda en la elaboración de las gráficas que acompañan estas notas; y a los editores por la eficiencia en su labor.

Tabla VI

Comparación de cifras entre países neotropicales y sus áreas geográficas, en referencia al número de especies reconocidas del complejo genérico de *Pedaliodes* y afines. No parece haber correlación entre riqueza de especies y área por razones atribuibles a la orografía de cada país y a las consecuencias de la historia geológica sobre los sistemas montañosos habitados por los Pronophilini. Sin embargo, posiblemente exista correlación entre el número de especies y la proximidad al ecuador geográfico (efecto Rapoport; Rapoport, 1976).

País	Área (km²)	Distancia mínima del ecuador (°)	Número de especies
México	1.972.546	+14,5	4
Guatemala	108.889	+13,7	2
Belize	22.966	+15,9	0
Honduras	112.087	+13,0	0
El Salvador	21.393	+13,2	0
Nicaragua	118.358	+10,7	0
Costa Rica	50.700	+8,0	6
Panamá	77.082	+7,2	4
Surinam	142.823	+1,8	0
Guayana Francesa	91.000	+2,1	0
Guyana	214.970	+1,1	2
Venezuela	912.050	+0,7	60
Colombia	1.138.339	0	119
Ecuador	283.561	0	98
Perú	1.285.215	0	161
Bolivia	1.098.582	-9,7	60
Paraguay	406.752	-19,3	2
Uruguay	186.925	30,1	0
Brasil	8.506.663	0	8
Argentina	2.776.661	-21,8	4

Bibliografía

- ACKERY, P. R., R. DE JONG & R. I. VANE-WRIGHT 1999. 16. The butterflies: Hedyloidea, Hesperioidea and Papilionoidea. In: KRISTENSEN, N. P. (ed.): Part 35. Lepidoptera, Moths and Butterflies. Volume 1: Evolution, Systematics and Biogeography. En: FISCHER, M. (ed.): *Handbuch der Zoologie*. Volume IV – Insecta. Berlin: Walter de Gruyter y Co., pp. 263-300.
- ADAMS, M. J. 1983. Andean brown butterflies. In: WELLS, S. M.; PYLE, R. M. y N. M. COLLINS (eds.): *The IUCN invertebrate red data book*. Gland: IUCN, pp. 473-476.
- ADAMS, M. J. 1985. Speciation in the pronophilina butterflies (Satyridae) of the Northern Andes. *Journal of Research on the Lepidoptera* **1985** (suppl. 1): 33-49.
- ADAMS, M. J. 1986. Pronophilina butterflies (Satyridae) of the three Andean Cordilleras of Colombia. *Zoological Journal of the Linnean Society* **87**: 235-320.
- ADAMS, M. J. & G. I. BERNARD 1977. Pronophilina butterflies (Satyridae) of the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Systematic Entomology* **2**: 263-281.
- ADAMS, M. J. & G. I. BERNARD 1979. Pronophilina butterflies (Satyridae) of the Serranía de Valledupar, Colombia-Venezuela border. *Systematic Entomology* **4**: 95-118.
- ADAMS, M. J. & G. I. BERNARD 1981. Pronophilina butterflies (Satyridae) of the Cordillera de Mérida, Venezuela. *Zoological Journal of the Linnean Society* **71**: 343-372.
- BECCALONI, G. W. & K. J. GASTON 1995. Predicting the species richness of Neotropical forest butterflies: Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae) as indicators. *Biological Conservation* **71**: 77-86.
- BUTLER, A. G. 1867. Revision of the group of lepidopterous insects hitherto included in the genus *Pronophila* of Westwood. *Annals and Magazine of Natural History* (3) **20** (118): 266-268.
- FASSL, A. H. 1911. Die vertikale Verbreitung der Lepidopteren in der Columbischen Central-Cordillere. *Fauna Exotica* **7**: 25-26.
- FORSTER, W. 1964. Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Boliviens, XIX. Lepidoptera III. Satyridae. *Veröffentlichungen der Zoologischen Staatssammlung München* **8**: 51-188, pls. 27-35.
- HEPPNER, J. B. 1991. Faunal regions and the diversity of Lepidoptera. *Tropical Lepidoptera* **2** (suppl.): 1-85.
- HEWITSON, W. C. 1862. On *Pronophila*, a genus of diurnal Lepidoptera; with figures on the new species, and reference to all those which have been previously figured or described. *Transactions of the Entomological Society of London* **1**(3): 1-17, pls. 1-6.
- LAMAS, G. 1978. Mariposas y conservación de la naturaleza en el Perú. *Boletín de la Colonia Suiza Perú* **1978**(4): 61-64.
- LAMAS, G. 1997. Comparing the butterfly faunas of Pakitzta and Tambopata, Madre de Dios, Peru, or why is Peru such a mega-diverse country?. In: ULRICH, H. (ed.): *Tropical biodiversity and systematics*. Bonn: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, pp. 165-168.
- LAMAS, G. 2000. Estado actual del conocimiento de la sistemática de los lepidópteros, con especial referencia a la región neotropical. In: MARTÍN-PIERA, F., J. J. MORRONE & A. MELIC (eds.): *Hacia un Proyecto Cyted para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PrIBES-2000*. m3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 1. Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa, pp. 253-260.
- LAMAS, G. (en prep.). Checklist. Part 3. Papilionoidea. In: HEPPNER, J. B. (ed.): *Atlas of Neotropical Lepidoptera*. vol. **4**. Gainesville: Association for Tropical Lepidoptera.
- LAMAS, G. & A. L. VILORIA. (en prep.). Satyrini, Erebiina. Hypocystina. Subtribu incertae sedis. In: LAMAS, G. et al.: Checklist. Part 3. Papilionoidea. In: HEPPNER, J. B. (ed.): *Atlas of Neotropical Lepidoptera*. vol. **4**. Gainesville: Association for Tropical Lepidoptera.
- LAMAS, G., A. L. VILORIA & T. W. PYRCZ. (en prep.). Satyrini, Pronophilina. In: LAMAS, G. et al.: Checklist. Part 3. Papilionoidea. In: HEPPNER, J. B. (ed.): *Atlas of Neotropical Lepidoptera*. Vol. **4**. Gainesville: Association for Tropical Lepidoptera.
- LE CROM, J. F. 1994. Una nueva subespecie de *Altopedaliodes* Foster [sic], 1964 de la Cordillera Central de Colombia (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae, Pronophilini). *SHILAP, Revista de Lepidopterología* **22**(87): 259-262.
- LLORENTE, J. E. & L. MICHÁN 2000. El concepto de especie y sus implicaciones para el desarrollo de inventarios y estimaciones en biodiversidad. In: MARTÍN-PIERA, F., J. J. MORRONE & A. MELIC (eds.): *Hacia un Proyecto Cyted para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PrIBES-2000*. m3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 1. Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa, pp. 87-96.
- LOBO, J. M. 2000. ¿Es posible predecir la distribución geográfica de las especies basándonos en variables ambientales?. In: MARTÍN-PIERA, F., J. J. MORRONE & A. MELIC (eds.): *Hacia un Proyecto Cyted para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PrIBES-2000*. m3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 1. Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa, pp. 55-68.
- MILLER, L. D. 1968. The higher classification, phylogeny and zoogeography of the Satyridae (Lepidoptera). *Memoirs of the American Entomological Society* **24**: [vi] + iv + 1-174.
- PYRCZ, T. W. 1999a. The E. Krüger collection of pronophilina butterflies. Part I: Introduction, genera *Altopedaliodes* to *Lymanopoda* (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Lambillionea* **99**: 221-240.
- PYRCZ, T. W. 1999b. The E. Krüger collection of pronophilina butterflies. Part II: Genera *Manerebia* to *Thiemeia* (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Lambillionea* **99**: 351-376.
- PYRCZ, T. W. & A. L. VILORIA 1999. Mariposas de la tribu Pronophilini (Nymphalidae, Satyrinae) de la Reserva Forestal Tambito, Cordillera Occidental, Colombia. 1ra. Parte. Convergencia de los patrones de coloración en mariposas andinas: siete nuevas especies del género *Pedaliodes* Butler. *SHILAP, Revista de Lepidopterología* **27**(106): 173-187.
- PYRCZ, T. W. & A. L. VILORIA (en prensa). Erebiine and pronophilina butterflies of the Serranía del Tamá, Venezuela-Colombia border (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Tropical Lepidoptera* **12**.
- REIG, O. A. 1979. Proposiciones para una solución al problema de la realidad de las especies biológicas. *Revista Venezolana de Filosofía* **11**: 3-30
- RAPOPORT, E. H. 1976. *Aerografía. Estrategias geográficas de las especies*. México, D.F.: Fondo Cultura Económica, 214 pp.
- REUTER, E. 1896. Über die palpen der Rhopaloceren. Ein Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftlichen Beziehungen unter den Tagfaltern. *Acta Societatis Scientiarum Fennicae* **22**(1): 1-577.

- SHMIDA, A. & M. V. WILSON 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* **12**: 1-20.
- SOBERÓN, J. & J. LLORENTE 1993. The use of species accumulation function for the prediction of species richness. *Conservation Biology* **7**(3): 480-488.
- THIEME, O. 1905. Monographie der gattung *Pedaliodes* Butl. (Lepidoptera. Rhopalocera. Satyridae). *Berliner Entomologische Zeitschrift* **50**(1/2): 43-141, pls. 1-3.
- TORRES, R. & J. F. LE CROM 1997. Una nueva especie de *Pedaliodes* Butler, 1867 de la Cordillera Oriental de Colombia (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae, Pronophilini). *SHILAP, Revista de Lepidopterología* **25**(100): 213-218.
- VANE-WRIGHT, R. I. 1978. Ecological and behavioural origins of diversity in butterflies. In: MOUND, L. A. y N. WALOFF (eds.): Diversity of insect faunas. *Symposia of the Royal Entomological Society of London*, 9. Oxford: Blackwell Scientific Publications, pp. 56-70, 2 pls.
- VILORIA, A. L. 1998. *Studies on the systematics and biogeography of some montane satyrid butterflies (Lepidoptera)*. London: King's College London / The Natural History Museum, 493 pp. [tesis doctoral].
- VILORIA, A. L. 2000. Estado actual del conocimiento taxonómico de las mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) de Venezuela. In: MARTÍN-PIERA, F., J. J. MORRONE & A. MELIC (eds.): *Hacia un Proyecto Cyted para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PRIBES-2000*. m3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 1. Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa, pp. 261-274.
- VILORIA, A. L. (en prensa). The Pronophilini (Nymphalidae: Satyrinae): synopsis of their biology and new systematics. *Tropical Lepidoptera* **12**.
- VILORIA, A. L., L. D. MILLER & J. Y. MILLER (en prensa). A reassessment of *Parapedaliodes* Forster, with descriptions of new taxa (Nymphalidae: Satyrinae). *Bulletin of the Allyn Museum* **142**.
- VILORIA, A. L. & T. W. PYRCZ 2001. Revalidación y revisión de *Steromapedaliodes* Forster, con descripción de dos especies nuevas (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). *Anartia* **15**: 1-22.
- WEYMER, G. 1912. 4 Familie: Satyridae. In: SEITZ, A. (ed.): *Die Gross-Schmetterlinge der Erde, 2; Exotische Fauna* **5**. Stuttgart: A. Kern, pp. 173-283.

Apéndice

Representación actual del complejo *Pedaliodes* (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae, Pronophilini) en los países de América tropical – Línea de base para un censo de especies. Se presenta a continuación un listado actualizado de las especies pertenecientes a los géneros del complejo *Pedaliodes* en los países de la región neotropical. Los datos han sido sustraídos (con modificaciones de acuerdo a los criterios taxonómicos que maneja el autor) de la bibliografía concerniente al grupo entre 1862 y 2001 y de al menos 10 de las colecciones entomológicas más importantes de América y Europa.

Chile

No existen registros del grupo.

Argentina

1. *Pedaliodes palaepolis palaepolis* (Hewitson)
 2. *Pedaliodes uncus* Thieme
 3. *Praepedaliodes phanias* (Hewitson)
- Taxones no descritos que se han detectado:
4. *Praepedaliodes* [1 sp. nov.]

Brasil

1. *Pedaliodes chaconi* Viloria
 2. *Pedaliodes demarmelsi* Viloria
 3. *Praepedaliodes amussis* (Thieme, 1905)
 4. *Praepedaliodes exul* (Thieme)
 5. *Praepedaliodes granulata* (Butler)
 6. *Praepedaliodes phanias* (Hewitson)
- Taxones no descritos que se han detectado:
7. *Panyapedaliodes* [1 sp. nov.]
 8. *Praepedaliodes* [1 sp. nov.]

Uruguay

No existen registros del grupo.

Paraguay

1. *Panyapedaliodes jephtha* (Thieme)
- Taxones no descritos que se han detectado:
2. *Praepedaliodes* [1 sp. nov.]

Bolivia

1. *Antopedaliodes antonia anina* (Staudinger)
2. *Antopedaliodes antonia antonia* (Staudinger)
3. *Corderopedaliodes pandates pamphos* (Thieme)
4. *Corderopedaliodes pandates pandates* (Hewitson)
5. *Panyapedaliodes drymaea* (Hewitson)
6. *Panyapedaliodes mara* (Thieme)
7. *Panyapedaliodes muscosa* (Thieme)
8. *Panyapedaliodes phila phila* (Hewitson)
9. *Panyapedaliodes silpa* (Thieme)
10. *Pherepedaliodes pheretiaides* (Grose-Smith & Kirby)
11. *Praeprophila emma* (Staudinger)
12. *Pedaliodes antulla* Thieme
13. *Pedaliodes chrysotaenia* (Hopffer)
14. *Pedaliodes cledonia* Thieme
15. *Pedaliodes coca* Staudinger
16. *Pedaliodes ferratilis* Butler
17. *Pedaliodes hewitsoni hewitsoni* Staudinger
18. *Pedaliodes hewitsoni primera* Weeks
19. *Pedaliodes hopfferi* Staudinger
20. *Pedaliodes manis* (C. & R. Felder)
21. *Pedaliodes obscura* Grose-Smith & Kirby
22. *Pedaliodes pactyes* (Hewitson)
23. *Pedaliodes palaepolis palaepolis* (Hewitson)
24. *Pedaliodes pammenes* (Hewitson)
25. *Pedaliodes panthides* (Hewitson)
26. *Pedaliodes patizathes* (Hewitson)
27. *Pedaliodes pausia* (Hewitson)
28. *Pedaliodes pelinaea* (Hewitson)
29. *Pedaliodes perisades* (Hewitson)
30. *Pedaliodes pheres* Thieme
31. *Pedaliodes phrasa* Grose-Smith & Kirby
32. *Pedaliodes phrasicla phrasicla* (Hewitson)
33. *Pedaliodes phrasiclea* Grose-Smith
34. *Pedaliodes phrasis* Grose-Smith
35. *Pedaliodes poesia* (Hewitson)
36. *Pedaliodes porima* Grose-Smith & Kirby
37. *Pedaliodes porina* (Hewitson)
38. *'Pedaliodes' praxithea* (Hewitson)
39. *Pedaliodes prosa* Staudinger
40. *'Pedaliodes' puma* (Thieme)
41. *Pedaliodes simmias* Thieme

42. *Pedaliodes syleus* Thieme
 43. *Pedaliodes tucca* Thieme
 44. *Pedaliodes tyro* Thieme
 45. *Pedaliodes uniformis* Weymer
 46. *Physcopedaliodes physcoa micromaculata* Forster
 47. *Physcopedaliodes physcoa physcoa* (Hewitson)
 48. *Punapedaliodes flavopunctata* (Staudinger)
- Taxones no descritos que se han detectado:
49. *Panyapedaliodes* [1 ssp. nov.]
 - 50-60. *Pedaliodes* [11 spp. nov.]

Perú

1. *Altopedaliodes perita* (Hewitson)
2. *Altopedaliodes tena nucea* Pycrz & Viloria
3. *Antopedaliodes antonia antonia* (Staudinger)
4. *Antopedaliodes antonia quinceis* (Thieme)
5. *Corderopedaliodes corderoi corderoi* (Dognin)
6. *Corderopedaliodes pandates pamphos* (Thieme)
7. *'Pedaliodes' entella* (Thieme)
8. *Panyapedaliodes drymaea* (Hewitson)
9. *Panyapedaliodes jephtha* (Thieme)
10. *Panyapedaliodes mara* (Thieme)
11. *Panyapedaliodes monticola* (Tessmann)
12. *Panyapedaliodes muscosa* (Thieme)
13. *Panyapedaliodes phila phila* (Hewitson)
14. *Panyapedaliodes phila philaenis* (Thieme)
15. *Panyapedaliodes rahab* (Thieme)
16. *Panyapedaliodes silpa* (Thieme)
17. *Parapedaliodes parepa milvia* (Thieme)
18. *Parapedaliodes parepa parepa* (Hewitson)
19. *Pedaliodes albutia* Thieme
20. *Pedaliodes alusana* (Hewitson)
21. *Pedaliodes amafania* Thieme
22. *Pedaliodes antulla* Thieme
23. *Pedaliodes asconia* Thieme
24. *Pedaliodes auraria* Thieme
25. *Pedaliodes auristriga* Thieme
26. *Pedaliodes balnearia* Pycrz & Viloria
27. *Pedaliodes chrysotaenia* (Hopffer)
28. *Pedaliodes costipunctata* Weymer
29. *Pedaliodes daulis* Thieme
30. *Pedaliodes exanima* (Erschoff)
31. *Pedaliodes ferratilis* Butler
32. *Pedaliodes hewitsoni hewitsoni* Staudinger
33. *Pedaliodes hewitsoni primera* Weeks
34. *Pedaliodes hopfferi* Staudinger
35. *Pedaliodes luperca* Thieme
36. *Pedaliodes manis* (C. & R. Felder)
37. *Pedaliodes montagna* Adams & Bernard
38. *Pedaliodes morenoi morenoi* Dognin
39. *Pedaliodes niveonota* Butler
40. *Pedaliodes pactyes* (Hewitson)
41. *Pedaliodes paneis* (Hewitson)
42. *Pedaliodes parma* Thieme
43. *Pedaliodes patizathes* (Hewitson)
44. *Pedaliodes pausia* (Hewitson)
45. *Pedaliodes pelinaea* (Hewitson)
46. *Pedaliodes pelinna* (Hewitson)
47. *Pedaliodes peruda* (Hewitson)
48. *Pedaliodes peruviana* Butler
49. *Pedaliodes pheres* Thieme
50. *Pedaliodes philonis* (Hewitson)
51. *Pedaliodes phoenix* Lamas
52. *Pedaliodes phrasicla phrasicla* (Hewitson)
53. *Pedaliodes phrasiclea* Grose-Smith
54. *Pedaliodes phrasis* Grose-Smith
55. *Pedaliodes poesia* (Hewitson)
56. *Pedaliodes porina porina* (Hewitson)
57. *'Pedaliodes' praxithea* (Hewitson)
58. *Pedaliodes proculeja* Thieme

59. *Pedaliodes proerna* (Hewitson)
 60. *Pedaliodes prosa* Staudinger
 61. '*Pedaliodes puma* Thieme
 62. *Pedaliodes simmias* Thieme
 63. *Pedaliodes syleus* Thieme
 64. *Pedaliodes tabaconas* Pycrz & Viloría
 65. *Pedaliodes tucca* Thieme
 66. *Pedaliodes tyro* Thieme
 67. *Pedaliodes uniformis* Weymer
 68. *Pedaliodes xanthosphenisca* Hayward
 69. *Pherepedaliodes naevia* (Thieme)
 70. *Pherepedaliodes nubilia* Pycrz & Viloría
 71. *Physcopedaliodes physcoa marulla* (Thieme)
 72. *Punapedaliodes albopunctata* (Weymer)
 73. *Punapedaliodes flavopunctata* (Staudinger)
 Taxones no descritos que se han detectado:
 74. *Antopedaliodes* [1 ssp. nov.]
 75. *Corderopedaliodes* [1 ssp. nov.]
 76-77. *Panyapedaliodes* [2 spp./sspp. novv.]
 78-159. *Pedaliodes* [82 spp./spp. novv.]
 160. *Punapedaliodes* [1 ssp. nov.]
 161. [gen. nov.] [1 sp. nov.]
55. *Pedaliodes polla* Thieme
 56. *Pedaliodes pollonia* Adams
 57. *Pedaliodes polusca* (Hewitson)
 58. *Pedaliodes pomponia* (Hewitson)
 59. *Pedaliodes porcia porcia* (Hewitson)
 60. *Pedaliodes praxia praxia* (Hewitson)
 61. *Pedaliodes puracana* Krüger
 62. '*Pedaliodes praxithea* (Hewitson)
 63. *Pedaliodes rumba* Pycrz & Viloría
 64. *Pedaliodes simpla* Thieme
 65. *Pedaliodes sonata* Pycrz & Viloría
 66. *Pedaliodes spina* Weymer
 67. *Pedaliodes tabaconas* Pycrz & Viloría
 68. *Pedaliodes transmontana* Pycrz & Viloría
 69. *Pedaliodes uniformis* Weymer
 70. *Pedaliodes xanthosphenisca* Hayward
 71. *Pherepedaliodes naevia* (Thieme)
 72. *Pherepedaliodes nubilia* Pycrz & Viloría
 Taxones no descritos que se han detectado:
 73. *Panyapedaliodes* [1 ssp. nov.]
 74-93. *Pedaliodes* [20 spp./sspp. novv.]
 94-98. [gen. nov.] [2 spp. novv., 3 ssp. novv.]

Ecuador

1. *Altopedaliodes kurti* Pycrz & Viloría
2. *Altopedaliodes pasicles* (Hewitson)
3. *Altopedaliodes perita* (Hewitson)
4. *Altopedaliodes tena nucea* Pycrz & Viloría
5. *Altopedaliodes tena tena* (Hewitson)
6. *Altopedaliodes zsoltyi* Pycrz & Viloría
7. *Corderopedaliodes corderoi corderoi* (Dognin)
8. '*Pedaliodes entella* Thieme
9. '*Parapedaliodes juba juba* (Staudinger)
10. '*Parapedaliodes parrhoebia parrhoebia* (Hewitson)
11. '*Parapedaliodes phintia* (Hewitson)
12. '*Pedaliodes phoenicusa* (Hewitson)
13. '*Parapedaliodes triquetra* (Weymer)
14. *Panyapedaliodes drymaea* (Hewitson)
15. *Panyapedaliodes muscosa* (Thieme)
16. *Panyapedaliodes phila philaenis* (Thieme)
17. *Panyapedaliodes silpa* (Thieme)
18. *Panyapedaliodes traceyanae* Pycrz & Viloría
19. *Parapedaliodes parepa parepa* (Hewitson)
20. *Pedaliodes adamsi* d'Abrera
21. *Pedaliodes alusana* (Hewitson)
22. *Pedaliodes anchiphilonis* Hayward
23. *Pedaliodes arturi* Pycrz & Viloría
24. *Pedaliodes asconia* Thieme
25. *Pedaliodes balnearia* Pycrz & Viloría
26. *Pedaliodes canela* Pycrz & Viloría
27. *Pedaliodes costipunctata* Weymer
28. *Pedaliodes dracula* Pycrz & Viloría
29. *Pedaliodes ferratilis* Butler
30. *Pedaliodes griseola* Weymer
31. *Pedaliodes luperca* Thieme
32. *Pedaliodes manis* (C. & R. Felder)
33. *Pedaliodes melaleuca melaleuca* Weymer
34. *Pedaliodes montagna* Adams & Bernard
35. *Pedaliodes morenoi morenoi* Dognin
36. *Pedaliodes morenoi pilaloensis* Pycrz & Viloría
37. *Pedaliodes negreti* Pycrz
38. *Pedaliodes obstructa* Pycrz & Viloría
39. *Pedaliodes paeonides* (Hewitson)
40. *Pedaliodes pedacia* (Hewitson)
41. *Pedaliodes pelinna* (Hewitson)
42. *Pedaliodes petri* Pycrz & Viloría
43. *Pedaliodes peucestas peucestas* (Hewitson)
44. *Pedaliodes peucestas restricta* Pycrz & Viloría
45. *Pedaliodes phaedra phaedra* (Hewitson)
46. *Pedaliodes phanoclea* (Hewitson)
47. *Pedaliodes pheretias* (Hewitson)
48. *Pedaliodes philonis* (Hewitson)
49. *Pedaliodes phrasicla immaculata* Pycrz
50. *Pedaliodes phrasicla phrasicla* (Hewitson)
51. *Pedaliodes phrasicla* Grose-Smith
52. *Pedaliodes phthiotis* (Hewitson)
53. *Pedaliodes poema* Pycrz & Viloría
54. *Pedaliodes poesia* (Hewitson)

Colombia

1. *Altopedaliodes cocytia* (C. & R. Felder)
2. *Altopedaliodes kruegeri* Pycrz
3. *Altopedaliodes nebris* (Thieme)
4. *Altopedaliodes pasicles* (Hewitson)
5. *Altopedaliodes reissi flavomaculata* (Krüger)
6. *Altopedaliodes reissi reissi* (Weymer)
7. *Altopedaliodes reissi salazari* Le Crom
8. *Corderopedaliodes corderoi* (Dognin)
9. *Corderopedaliodes symmachus* (Godman & Salvin)
10. *Dangond dangondi* Adams & Bernard
11. '*Pedaliodes chingazaensis* Torres & Le Crom
12. '*Parapedaliodes juba juba* (Staudinger)
13. '*Parapedaliodes margaretha margaretha* (Adams)
14. '*Parapedaliodes nora nora* (Adams)
15. '*Parapedaliodes philotera* (Hewitson)
16. '*Pedaliodes phoenicusa* (Hewitson)
17. '*Parapedaliodes zipa* (Adams)
18. *Panyapedaliodes drymaea* (Hewitson)
19. *Panyapedaliodes jephtha* (Thieme)
20. *Panyapedaliodes muscosa* (Thieme)
21. *Panyapedaliodes panyasis* (Hewitson)
22. *Panyapedaliodes phila combeima* (Krüger)
23. *Panyapedaliodes tomentosa* (Weymer)
24. *Paramo oculata* (Krüger)
25. *Pedaliodes antigua* Adams & Bernard
26. *Pedaliodes arnotti* Adams
27. *Pedaliodes baccara* Thieme
28. *Pedaliodes bernardi* Adams
29. *Pedaliodes caeca* Pycrz & Viloría
30. *Pedaliodes canela* Pycrz & Viloría
31. *Pedaliodes cebolleta* Adams & Bernard
32. *Pedaliodes cesarensis* Adams & Bernard
33. *Pedaliodes costipunctata* Weymer
34. *Pedaliodes empusa empusa* (C. & R. Felder)
35. *Pedaliodes ereiba* (C. & R. Felder)
36. *Pedaliodes fassli* Weymer
37. *Pedaliodes ferratilis* Butler
38. *Pedaliodes fuscata* C. & R. Felder
39. *Pedaliodes griseola* Weymer
40. *Pedaliodes hardyi* Adams
41. *Pedaliodes hebena* Pycrz & Viloría
42. *Pedaliodes leucocheilus* Godman & Salvin
43. *Pedaliodes manis* (C. & R. Felder)
44. *Pedaliodes manneja* Thieme
45. *Pedaliodes melaleuca melaleuca* Weymer
46. *Pedaliodes montagna* Adams & Bernard
47. *Pedaliodes negreti* Pycrz
48. *Pedaliodes niphoessa* Thieme
49. *Pedaliodes obstructa* Pycrz & Viloría
50. *Pedaliodes occulta* Pycrz & Viloría
51. *Pedaliodes ochrotaenia* (C. & R. Felder)
52. *Pedaliodes pacifica* Krüger
53. *Pedaliodes pallantis* (Hewitson)
54. *Pedaliodes palpita bedonica* Pycrz

55. *Pedaliodes palpita palpita* Adams
 56. *Pedaliodes parranda* Adams
 57. *Pedaliodes pedacia* (Hewitson)
 58. *Pedaliodes peucestas peucestas* (Hewitson)
 59. *Pedaliodes phaea* (C. & R. Felder)
 60. *Pedaliodes phaeina* Staudinger
 61. *Pedaliodes phanoclea* (Hewitson)
 62. *Pedaliodes phazania phazania* Grose-Smith
 63. *Pedaliodes phazania takahashii* Adams & Bernard
 64. *Pedaliodes pheretias* (Hewitson)
 65. *Pedaliodes phoenissa* (Hewitson)
 66. *Pedaliodes phrasicla immaculata* Pyrcz
 67. *Pedaliodes phrasicla phrasicla* (Hewitson)
 68. *Pedaliodes phrasiclea* Grose-Smith
 69. *Pedaliodes phthiotis* (Hewitson)
 70. *Pedaliodes pimienta* Adams
 71. *Pedaliodes piscalabis* Pyrcz
 72. *Pedaliodes plotina lucipara* Weymer
 73. *Pedaliodes poema* Pyrcz & Vilorio
 74. *Pedaliodes poesia* (Hewitson)
 75. *Pedaliodes polla* Thieme
 76. *Pedaliodes pollonia* Adams
 77. *Pedaliodes polusca* (Hewitson)
 78. *Pedaliodes porcia pallantias* (Hewitson)
 79. '*Pedaliodes*' *praxithea* (Hewitson)
 80. *Pedaliodes proerna proerna* (Hewitson)
 81. *Pedaliodes puracana* Krüger
 82. *Pedaliodes pylas* (Hewitson)
 83. *Pedaliodes ralphi* Adams
 84. *Pedaliodes rudnyi* Pyrcz
 85. *Pedaliodes socorrae* Adams
 86. *Pedaliodes spina* Weymer
 87. *Pedaliodes suspiro* Adams & Bernard
 88. *Pedaliodes thiemei* Staudinger
 89. *Pedaliodes transmontana* Pyrcz & Vilorio
 90. *Pedaliodes tyrrhoeoides* Adams & Bernard
 91. *Pedaliodes tyrrheus tairona* Adams & Bernard
 92. *Pedaliodes tyrrheus tyrrheus* Godman & Salvin
 93. *Pedaliodes uniplaga* Weymer
 94. *Pedaliodes vallenata* Adams & Bernard
 95. *Pedaliodes wilhelmi* Pyrcz
 96. *Pedaliodes zuleta* Adams & Bernard
 97. *Praepronophila perperna perperna* (Hewitson)
 98. *Praepronophila petronius petronius* (Grose-Smith)
- Taxones no descritos que se han detectado:
99. *Altopedaliodes* [1 sp. nov.]
 100. *Corderopedaliodes* [1 ssp. nov.]
 - 101-103. [gen. nov.] [1 sp. nov., 2 sspp. novv.]
 - 104-119. *Pedaliodes* [16 spp./sspp. novv.]

Venezuela

1. *Dangond dangondi* Adams & Bernard
2. *Panyapedaliodes jephtha* (Thieme)
3. *Panyapedaliodes panyasis* (Hewitson)
4. *Panyapedaliodes tomentosa* (Weymer)
5. *Pedaliodes cesarensis* Adams & Bernard
6. *Pedaliodes chaconi* Vilorio
7. *Pedaliodes croizatorum* Vilorio & Camacho
8. *Pedaliodes demarmelsi* Vilorio
9. *Pedaliodes ferratilis*' Butler
10. *Pedaliodes japhletha* Butler
11. *Pedaliodes manis* (C. & R. Felder)
12. *Pedaliodes manneja* Thieme
13. *Pedaliodes montagna* Adams & Bernard
14. *Pedaliodes ornata* Grose-Smith & Kirby
15. *Pedaliodes phoenissa* (Hewitson)
16. *Pedaliodes piletha* (Hewitson)
17. *Pedaliodes pisonia* (Hewitson)
18. *Pedaliodes plotina pharnaspes* (Hewitson)
19. *Pedaliodes plotina plotina* (Hewitson)
20. *Pedaliodes plotina rapha* Butler
21. *Pedaliodes poesia* (Hewitson)
22. *Pedaliodes polla* Thieme

23. *Pedaliodes polusca* (Hewitson)
 24. *Pedaliodes proerna fumaria* Thieme
 25. *Pedaliodes proerna proerna* (Hewitson)
 26. *Pedaliodes prytanis* (Hewitson)
 27. *Pedaliodes roraimae* Strand
 28. *Pedaliodes suspiro* Adams & Bernard
 29. *Pedaliodes terramaris* Vilorio & Pyrcz
 30. *Pedaliodes tyrrhoeoides* Adams & Bernard
 31. *Pedaliodes vallenata* Adams & Bernard
 32. *Pedaliodes yutajeana* Vilorio & Pyrcz
 33. *Pedaliodes zuleta* Adams & Bernard
 34. *Praepronophila perperna perperna* (Hewitson)
 35. *Protopedaliodes kuckenani* Vilorio & Pyrcz
 36. *Protopedaliodes profauna* Vilorio & Pyrcz
 37. *Protopedaliodes ridouti* Vilorio & Pyrcz
 38. *Redonda empetrus bolivari* Adams & Bernard
 39. *Redonda empetrus empetrus* (Thieme)
 40. *Steromapedaliodes albarregas* (Adams & Bernard)
 41. *Steromapedaliodes albonotata* (Godman)
 42. *Steromapedaliodes sanchezi* Vilorio & Pyrcz
 43. *Steromapedaliodes schuberti* Vilorio & Pyrcz
- Taxones no descritos que se han detectado:
44. *Altopedaliodes* [1 sp. nov.]
 45. *Corderopedaliodes* [1 ssp. nov.]
 - 46-57. *Pedaliodes* [12 sspp. novv.]
 - 58-60. *Redonda* [3 spp./sspp. novv.]

Guyana

1. *Pedaliodes roraimae* Strand
 2. *Protopedaliodes kuckenani* Vilorio & Pyrcz
- Taxones no descritos que se han detectado: ninguno.

Guayana Francesa

No existen registros del grupo.

Surinam

No existen registros del grupo.

Panamá

1. *Pedaliodes dejecta* (Bates)
 2. *Pedaliodes manis* (C. & R. Felder)
 3. *Pedaliodes triaria* Godman & Salvin
- Taxones no descritos que se han detectado:
4. *Praepronophila* [1 ssp. nov.]

Costa Rica

1. *Pedaliodes cremera* Godman & Salvin
 2. *Pedaliodes dejecta* (Bates)
 3. *Pedaliodes manis* (C. & R. Felder)
 4. *Pedaliodes triaria* Godman & Salvin
 5. *Praepronophila petronius kerrianna* (Miller)
- Taxones no descritos que se han detectado:
6. *Praepronophila* [1 ssp. nov.]

Nicaragua

No existen registros del grupo.

El Salvador

No existen registros del grupo.

Honduras

No existen registros del grupo.

Belize

No existen registros del grupo.

Guatemala

1. *Pedaliodes dejecta* (Bates)
 2. *Pedaliodes napaea* (Bates)
- Taxones no descritos que se han detectado: ninguno.

México

1. *Pedaliodes circumducta* Thieme
 2. *Pedaliodes napaea* (Bates)
- Taxones no descritos que se han detectado:
- 3-4. *Pedaliodes* [2 spp./sspp. novv.]