

**CONTRIBUCIONES TAXONÓMICAS
EN ÓRDENES DE INSECTOS
HIPEPERDIVERSOS**

III REUNIÓN ANUAL DE LA RED IBEROAMERICANA
DE BIOGEOGRAFÍA Y ENTOMOLOGÍA SISTEMÁTICA:
LA PLATA, ARGENTINA

JORGE LLORENTE BOUSQUETS Y
ANALÍA LANTERI (EDITORES)



UNAM
RIBES-CYTED
MUSEO DE LA PLATA



**LA SISTEMÁTICA SOBRE MARIPOSAS
(LEPIDOPTERA: HESPERIOIDEA Y
PAPILIONOIDEA) EN EL MUNDO:
ESTADO ACTUAL Y PERSPECTIVAS FUTURAS**

GERARDO LAMAS

3

Resumen

En este capítulo se realiza un análisis del estado de conocimiento de las mariposas diurnas, comenzando por las primeras obras publicadas en los siglos XVIII y XIX y concluyendo con la información compendiada en bases de datos y catálogos, que pueden consultarse actualmente a través de Internet. Se plantea el problema de discernir el número real de especies, dado que los especialistas han empleado diferentes conceptos de especie y por lo general sus trabajos no abarcan faunas regionales sino locales. Se abordan en profundidad los cambios principales que se han producido en la clasificación de las mariposas diurnas, en los últimos años, destacando que hay seis familias probablemente monofiléticas, HesperIIDae, Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae, Lycaenidae y Riodinidae. También se trata el problema de la edad geológica de las mariposas diurnas, señalando que quienes defienden un origen cretácico principalmente postulan mecanismos vicariantes para explicar la distribución de los grandes linajes, en tanto que quienes enfatizan la presencia del grupo en el Terciario, explican los grandes patrones distribucionales con hipótesis fundamentalmente dispersalistas. Finalmente se destaca la necesidad de completar la lista sinonímica mundial de los ropalóceros; de intensificar la búsqueda de más y mejores caracteres morfológicos de adultos e inmaduros, como así también de datos ecológicos, de comportamiento, genéticos, moleculares, etc.; de llevar a cabo análisis filogenéticos empleando técnicas moleculares y contrastar los resultados con filogenias basadas en morfología; y de muestrear en áreas poco conocidas, en particular de América del Sur, Rusia, China, África occidental y numerosas islas de Indonesia y las Filipinas. Se considera que la utilización exclusiva o preferencial de ‘códigos de barras’ del ADN conspira contra procesos eficientes de identificación y distinción de especies.

Palabras clave: Rhopalocera, diversidad, riqueza, edad geológica, vicarianza, dispersión.

Abstract:

Systematic research on diurnal butterflies (Lepidoptera: Hesperioidea y Papilionoidea): present knowledge and future perspectives. This chapter is a review of the state of art of the diurnal butterflies. The initial contributions of the XVIII and XIX centuries are commented as well as the new information including in data bases and catalogs available through Internet. The problem of the real number of Lepidoptera species is discussed,

remarking that this number is very difficult to assess since the specialists on the group have applied different species concepts. Moreover, they have usually undertaken local studies instead of regional studies. The changes in the diurnal butterfly classification, during the last years, have been analyzed as well as the geological age of this taxon. The families Hesperidae, Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae, Lycaenidae and Riodinidae are probably monophyletic. The specialists that have proposed a Cretaceous age for the diurnal Lepidoptera agree with the vicariant perspective to explain the distribution of the main lineages, whereas those that have proposed a Tertiary origin agree with dispersalist hypotheses. Finally, it is emphasized that: it is very important to complete the synonymy list of Rhopalocera; to intensify the finding of new morphological characters of adults and immatures, as well as ecological, behavioral, genetic, and molecular characters; to undertake phylogenetic analyses using molecular techniques and to compare the results with those of the morphological evidence; to sample diurnal butterflies, especially in poorly known areas such as South America, Rusia, China, western Africa and several islands of Indonesia and Philippines. It is considered that the exclusive and preferential use of the 'DNA barcoding' is against an efficient process of identification and species distinction of the Lepidoptera species.

Key words: Rhopalocera, diversity, richness, geological age, vicariance, dispersion.

Introducción

En la décima edición de *Systema Naturae* Linnaeus (1758) reconoció 192 especies de mariposas diurnas. Luego de las compilaciones efectuadas por Fabricius, Cramer, Latreille y otros, en la segunda mitad del siglo XVIII e inicios del XIX, el primer intento de sistematización del conocimiento de las mariposas diurnas (Lepidoptera: Hesperioidea y Papilionoidea) del orbe fue iniciado por Edward Doubleday [1810-1849] y concluido, a la temprana muerte de éste, por John Obadiah Westwood [1805-1893], entre 1846 y 1852 (Doubleday & Westwood, 1846-1852). Dos décadas después, William Forsell Kirby [1844-1912] publicaría el primer catálogo sinónimo global de las mariposas diurnas (Kirby, 1871). De acuerdo con el comentario sobre el mismo escrito por Weymer (1872), Kirby enumeró 443 géneros y 7297 especies de mariposas. Sin embargo, en un artículo posterior, Kirby (1872) afirmó que su catálogo incluía unas 7700 especies.

Un segundo esfuerzo catalogador fue emprendido por Adalbert Seitz [1860-1938], quien editó la enciclopédica obra 'Die Gross-Schmetterlinge der Erde' desde 1906 hasta su muerte en 1938, luego continuada por otros, hasta 1954. Esta magna obra, más que un catálogo sinónimo, pretendía ser una guía ilustrada de los 'macrolepidópteros' del mundo, pero lamentablemente nunca llegó a ser publicada. No obstante, entre 1906 y 1932 aparecieron todos los volúmenes (nueve en total) tratando las mariposas diurnas del globo, divididas en cuatro regiones biogeográficas, Paleártica, Americana, Africana e Indo-Australiana.

Hasta donde conozco, nadie ha intentado discernir el número de géneros y especies de mariposas diurnas enumerados en la obra de Seitz, pero muy probablemente excedía en más del doble al registrado por Kirby. Sea como fuere, lo cierto es que en la actualidad carecemos de cifras concretas y confiables sobre la diversidad a nivel genérico y específico de las mariposas diurnas del mundo.

Por ello, en este breve ensayo, es mi intención brindar una aproximación moderna al tema de la diversidad de las mariposas diurnas, referido no solamente en su riqueza específica y genérica, sino también al esquema clasificatorio vigente, que intenta reflejar y reconstruir las relaciones filogenéticas de sus componentes supragenéricos. Además, ofrezco una síntesis sobre los vacíos del conocimiento taxonómico aún existentes, las controversias principales en torno a las interpretaciones filogenéticas más recientes, y el debate actual sobre la edad mínima del origen de las mariposas diurnas como grupo monofilético independiente del resto de lepidópteros (de obvia implicancia en las reconstrucciones biogeográficas). Incluyo asimismo una lista (quizá algo ecléctica) de lo que, a mi juicio, debieran constituir las tendencias futuras más importantes de las investigaciones sistemáticas sobre las mariposas a nivel mundial.

Diversidad mundial de las mariposas

Como indiqué líneas arriba, no poseemos cifras concretas y confiables sobre el número 'real' de especies y géneros de mariposas diurnas reconocidas en el mundo.

Parte del problema, como es obvio, reside en que no se cuenta con un concepto operativo, universalmente aplicable y aceptado, de qué constituye una ‘especie’ biológica (Harrison, 1998), de ahí que inevitablemente surjan opiniones discrepantes entre diversos autores sobre qué grupos de individuos debieran ser reconocidos como especies plenas y cuáles no representarían más que variantes poblacionales (*v.gr.* ‘subespecies’, ‘variedades’, ‘formas’, ‘ecotipos’, etc.) de una misma ‘especie’. Para una discusión amplia, exhaustiva y cautivante sobre este intrincado y fascinante tema, en lo que a mariposas diurnas concierne, ver Descimon & Mallet (2007).

Más aún, a diferencia de la vasta mayoría de otros zoólogos, entre los taxónomos de mariposas diurnas sigue prevaleciente una fuerte y larga tradición de reconocer (y describir, y nominar formalmente) numerosas subunidades de las especies, a menudo (pero no siempre) denominadas subespecies o ‘razas geográficas’. A favor de esta práctica se pueden presentar dos argumentos principales: 1) Con excepción de las aves y algunos otros grupos de vertebrados, el conocimiento científico acumulado sobre la variabilidad genotípica y fenotípica de las mariposas diurnas, y su distribución espacio-temporal es ampliamente superior a cualquier otro grupo animal de diversidad comparable, por lo que resulta relativamente sencillo correlacionar tal variabilidad genética con la variabilidad ambiental; y 2) reconocer y correlacionar tal variabilidad permite discernir patrones evolutivos y biogeográficos, supuestamente útiles para comprender mejor el origen, mantenimiento y evolución de la diversidad de las mariposas, y extrapolar dicho conocimiento a otros componentes bióticos. Entretanto, cuando esta labor analítica se lleva a cabo con preparación e información deficientes, puede generar resultados poco confiables, con escaso o nulo sustento científico, como el reconocimiento de variaciones individuales simples, o segmentos de una clina continua, como si efectivamente fueran subunidades evolutivas diagnosticables de una especie.

Otro aspecto del problema es que la gran mayoría de las investigaciones sistemáticas sobre mariposas diurnas durante los últimos 70 años ha tenido énfasis ‘local’, cuando mucho examinando la diversidad de un solo continente o una sola región biogeográfica. Contados son los trabajos monográficos o revisiones que han intentado una aproximación global. De ahí que, aun cuando existan numerosísimas listas taxonómicas ‘locales’ o por países, prácticamente nulo ha sido cualquier esfuerzo integrador a nivel global.

Esta situación empezó a cambiar en 1998, cuando se estableció el ‘Global Butterfly Information System’ (GloBIS), un grupo de trabajo que pretendía reunir – y

hacer disponible en forma electrónica gratuita – todo tipo de información (taxonómica, ecológica, genética, biogeográfica, etc.) sobre las mariposas del mundo.

Dicha iniciativa eventualmente generó otros dos esfuerzos, a la vez paralelos y complementarios, uno en Alemania (GART) y otro en el Reino Unido (LTP)). A pesar que el proyecto GloBIS en la actualidad se encuentra en ‘dormancia relativa’, los otros dos se mantienen en actividad. El proyecto GART (‘Globales Artregister Tagfalter’) está conformado por un consorcio de ocho museos alemanes de Historia Natural, coordinados por el Museo Estatal de Historia Natural de Stuttgart. Sus objetivos principales han sido elaborar bases de datos electrónicas de las familias Papilionidae y Pieridae a nivel mundial, incluyendo sus respectivos catálogos sinonímicos; una base de datos electrónicos de imágenes de ejemplares tipo de mariposas mantenidos en colecciones alemanas; y una base bibliográfica global de la literatura taxonómica sobre mariposas diurnas (GART, 2005).

A su vez, el LTP (‘Lepidoptera Taxome Project’) tiene como objetivo principal coordinar la producción y diseminación de una taxonomía ‘en línea’ de los lepidópteros del mundo, a nivel de especie, para las aproximadamente 180,000 especies descritas hasta el momento. Este proyecto es coordinado desde el University College, Londres, Reino Unido, y un primer subproyecto iniciado es la compilación de una Lista Global de Nombres de Mariposas (‘Global Butterfly Names’) (LTP, 2007).

Fondos otorgados al LTP por la ‘Global Biodiversity Information Facility’ (GBIF), bajo su programa ECAT (‘Electronic Catalogue of Life’), en 2005 permitieron iniciar la Lista Global de Mariposas, en estrecha colaboración con el GART. Como resultado de esto, se cuenta ya en Internet (LTP, 2007), con listas sinonímicas completas de los nombres del grupo de género para las mariposas del mundo (4715 nombres incluidos), y de los Pieridae (9410 nombres) y Libytheinae (Nymphalidae - 129 nombres) del globo, así como los Riodinidae no-Neotropicales (523 nombres). También, la lista de los Lycaenidae (*sensu stricto*) del mundo se encuentra en un estado muy avanzado de preparación, contando al momento de escribir estas líneas con 18,501 nombres incluidos. Además, se han traducido a bases electrónicas de datos las listas sinonímicas completas de las mariposas neotropicales (Lamas, 2004), conteniendo 7784 especies (30,305 nombres); de la región Afrotropical (Williams, 2006), con 4032 especies (11,960 nombres); y de Australia (Edwards *et al.*, 2001), con 415 especies (2144 nombres). Una lista básica de las especies de Norteamérica (Pelham, 2007), con 798 especies, también está disponible (LTP, 2007). Por otro lado, ya existe en línea

Cuadro 1. Números de especies de mariposas diurnas del mundo por familias y principales regiones biogeográficas.

	NEOTROPICAL		ORIENTAL		ETIÓPICA		PALEÁRTICA		NEÁRTICA		AUSTRALIANA		MUNDO		
	a ¹	b ²	a ¹	b ²	a ¹	b ²	a ¹	b ^{3,3}	a ¹	b ²	a ¹	b ^{2,4}	a ¹	b ²	c ⁵
HESPERIIDAE	2016	2365	569	?	437	530	155	(45)	290	284	191	(127)	3658	3800?	3592
PAPILIONIDAE	120	141	178	?	87	101	84	(12)	33	39	70	(19)	572	551	566
PIERIDAE	323	339	307	?	174	196	167	(46)	64	76	187	(36)	1222	1129	1215
LYCAENIDAE	1303	1182	1520	?	1402	1717	391	(120)	139	158	407	(147)	5162	5000?	4089
RIODINIDAE	1308	1324	20	?	11	15	16	(1)	25	28	22	(1)	1402	1428	1366
NYMPHALIDAE	2857	2433	1563	?	1156	1473	1083	(217)	214	216	349	(85)	7222	6000?	6452
TOTAL	7927	7784	4157	?	3267	4032	1896	(441)	765	798	1226	(415)	19238		17280

¹Heppner (1991); ²Karsholt & Razowski (1996); Edwards *et al.* (2001); Lamas (2004); Häuser (2005); Williams (2006); Pelham (2007); Lamas (inéd.); ³solo Europa (Karsholt & Razowski 1996); ⁴solo Australia (Edwards *et al.*, 2001); ⁵Shields (1989).

un segundo borrador de una lista básica de las especies de Papilionidae del mundo (551 especies), alojada por el GART (Häuser, 2005).

Heppner (1991) fue el primero (y único hasta el momento) en presentar estimaciones modernas de la diversidad de todo el orden Lepidoptera a escala mundial. Al utilizar numerosas y variadas fuentes (muchas de ellas no indicadas con precisión), registró 146,277 especies descritas de lepidópteros para el globo, estimando que dicha cifra podría incrementarse hasta 255,000, cuando todas las especies fueran reconocidas y descritas formalmente. Entre ellas, registró 19,238 especies descritas de mariposas diurnas. Esta última cifra contrasta con otros recuentos, como por ejemplo el de Robbins & Opler (1997), que estimaron unas 17,500 especies existentes (dentro de un intervalo de 15,750 a 19,250), o el de Shields (1989), quien tabuló 17,280 especies descritas. Nótese aquí que en tanto Robbins & Opler incluyeron en su estimación, especies conocidas pero no descritas, Heppner y Shields solo contaron las especies descritas. Sin embargo, la compilación de Shields en gran medida se basó en las listas de nombres reunidas por Bridges (1988a,b,c) que, al procesar información fundamentalmente proveniente de fuentes bibliográficas secundarias o terciarias, contienen numerosos errores de registro e interpretación, ya que, como resaltan Robbins & Opler (1997), muchos sinónimos fueron tabulados como nombres válidos.

El cuadro 1 que presento aquí compara los números de especies registrados por Heppner (1991) y Shields (1989), y la información ‘dura’ que se ha podido reunir hasta el momento con los proyectos GART y LTP. Como se puede apreciar, para la región Neotropical las cifras de Heppner (1991) consistentemente subestimaron los números ‘reales’ de especies obtenidos por Lamas (2004), excepto en los Lycaenidae y Nymphalidae; para el caso de Nymphalidae, la cifra proporcionada por Heppner (1991) (1324 especies) es resultado de un cálculo evidentemente erróneo de la diversidad de la subfamilia ‘Nymphalinae’ (que incluye las actuales Nymphalinae, Biblidinae y Limenitidinae, comprendiendo tan solo 550 especies, según Lamas, 2004). Pero la subestimación de Heppner (1991) para los Hesperidae y Riodinidae es aún mayor, pues para dichas familias Lamas (2004) no incluyó las especies conocidas pero innominadas, como sí se hizo en las otras, de modo que la disparidad es todavía más notable. Por otro lado, de acuerdo con los datos disponibles actualmente, tanto Heppner (1991) como Shields (1989) sobreestimaron la diversidad de Papilionidae y Pieridae del mundo, pero subestimaron la de Riodinidae.

Desafortunadamente, la información hasta ahora disponible para las regiones Oriental y Paleártica es aún muy fragmentaria y poco confiable. A pesar de existir una lista de las mariposas diurnas de Europa (Karsholt & Razowski, 1996), el tratamiento taxonómico de las especies de la región Paleártica todavía se encuentra en situación caótica, no obstante esfuerzos meritorios como la serie iniciada y editada por Bozano (1999), y las obras de Dubatolov (2001), Chou (1994) y otros. En la región Oriental, particularmente el sudeste de Asia, también hay serios problemas, pues aun cuando existen numerosos tratados sobre faunas de diversos países del área, no se cuenta con un tratamiento integral. Algo similar ocurre en la región Australiana, donde a pesar de existir obras modernas excelentes sobre las mariposas de Australia (Braby, 2000; Edwards *et al.*, 2001), Islas Salomón (Tennent, 2002) y Papúa Nueva Guinea (Parsons, 1998), se carece de una obra integradora. Un catálogo muy reciente de Tennent (2006) por primera vez ha ofrecido una lista completa de las mariposas de Melanesia, Micronesia y Polinesia.

Al momento de escribir el presente texto, la base de datos actualizada del LTP (una versión corregida y aumentada de la hoy disponible en línea) registra 4749 nombres del grupo de género, de los que solo 2944 corresponden a nombres disponibles (‘utilizables’), siendo 25 de ellos referidos a fósiles. Probablemente, no más de la mitad de estos casi 3000 nombres en la actualidad son considerados como géneros válidos, en comparación con los 443 géneros aceptados por Kirby (1871). Así, de los 157 nombres del grupo de género disponibles para Pieridae (más cuatro para fósiles), solo 84 géneros son considerados válidos actualmente (Braby *et al.*, 2006). En contraste, de los 106 nombres disponibles para Papilionidae (más tres para fósiles), solo 31 géneros son aceptados como válidos por Häuser (2005).

Clasificación filogenética de las mariposas

El apéndice 1 ofrece una síntesis de lo que el Proyecto GloBIS (Lamas *et al.*, en prep.) considera en la actualidad la clasificación supragenérica más aceptable para las mariposas del mundo, con base en la evidencia disponible (publicada e inédita) más reciente. Este esquema clasificatorio es recomendado (pero naturalmente no impuesto) por GloBIS, estando sujeto a escrutinio, reinterpretación y reformulación continuos.

Unos 453 nombres han sido propuestos para las mariposas diurnas a nivel de grupos de familias. En el apéndice 1 únicamente se enumeran los nombres válidos para las categorías de tribu y superiores, aunque numerosas subtribus son reconocidas actualmente, pero sus

límites taxonómicos no se hallan aún bien definidos. La monofilia de las mariposas diurnas ('Rhopalocera') no se encuentra seriamente cuestionada en la actualidad (Ackery *et al.*, 1999), estando justificada por unas seis sinapomorfías (dos de ellas aparentemente incuestionables, en tanto las otras cuatro requieren de mayor estudio). Las mariposas diurnas se subdividen en dos ramas primarias, las superfamilias Hesperioidea y Papilionoidea. La monofilia de la primera está sostenida por al menos cinco sinapomorfías universales y la de la segunda por al menos cuatro (Ackery *et al.*, 1999). Una tercera superfamilia, Hedyloidea, que comprende un grupo reducido de aproximadamente 40 especies neotropicales, estarían estrechamente emparentadas con las mariposas diurnas (De Jong *et al.*, 1996). Sin embargo, la posición filogenética de Hedyloidea todavía no ha sido esclarecida de manera convincente, y existen dudas sobre si representa el grupo hermano del clado (Papilionoidea + Hesperioidea), o debe ser incluido en un clado (Hedyloidea + Hesperioidea + Papilionoidea) (Wahlberg *et al.*, 2005a). Hasta el momento no se ha descubierto sinapomorfía universal alguna que justifique esta última hipótesis, y por lo tanto, los Hedyloidea han sido excluidos de la clasificación presentada aquí.

Un estudio reciente de evidencia total (Wahlberg *et al.*, 2005a) concluyó que las seis familias de mariposas diurnas tradicionalmente reconocidas constituían clados monofiléticos fuertemente sostenidos con las siguientes relaciones: (Hesperidae + (Papilionidae + (Pieridae + (Nymphalidae + (Lycaenidae + Riodinidae))))).

Es de esperar que en el futuro cercano análisis cladísticos más refinados, en adición a un mayor número de caracteres morfológicos — tanto de adultos como de inmaduros —, caracteres ecológicos y datos moleculares, permitirá construir una clasificación más estable y predictiva.

La clasificación de Hesperioidea esquematizada aquí, que comprende solo la familia **Hesperidae**, es relativamente conservadora, siguiendo en esencia a Ackery *et al.* (1999), pero sin incluir los resultados de un estudio filogenético inédito reciente de Warren (2006). Warren (2006) presenta evidencia para sostener fuertemente la monofilia de las subfamilias Coeliadinae, Heteropterinae, Trapezitinae y Hesperinae, pero fusiona Pyrrhopyginae y Pyrginae en una sola subfamilia. Subdivide Pyrrhopyginae + Pyrginae, y Hesperinae, en ocho y siete tribus, respectivamente, y además confirma la posición infratribal de 'Megathymidae' dentro de Hesperinae, postulada por Ackery *et al.* (1999).

Papilionidae constituye una familia relativamente pequeña (unas 551 especies reconocidas al mo-

mento), que ha estado sometida a un intenso escrutinio taxonómico debido a su popularidad, no obstante aún persisten problemas concernientes a su clasificación interna, parcialmente resultantes de incongruencias entre caracteres larvales y de adultos. La clasificación adoptada por GloBIS sigue básicamente el esquema propuesto por Miller (1987). Algunos de los aspectos controversiales principales están referidos a la clasificación infratribal, particularmente en Papilionini, donde los límites genéricos aún son difusos (Zakharov *et al.*, 2004).

La clasificación de **Pieridae** adoptada aquí refleja aquella presentada en el análisis filogenético más reciente de la familia (Braby *et al.*, 2006). Dicho estudio corrobora la monofilia de las cuatro subfamilias propuestas en la hipótesis fenética de Ehrlich (1958), pero además subdivide Pierinae en cuatro grupos, las tribus monofiléticas Anthocharidini y Pierini, y dos grupos informales ('Colotis' y 'Leptosia'); la posición filogenética de estos últimos aún es incierta, y se carece de evidencia suficiente para sostener su monofilia.

La clasificación adoptada para la excepcionalmente diversa (tanto desde el punto de vista taxonómico como el ecológico) familia **Lycaenidae**, en lo fundamental sigue las propuestas de Eliot (1973, 1990, inéd.). Eliot (1973) inicialmente reconoció ocho subfamilias, que luego (Eliot, 1990) redujo a cuatro, proveyendo evidencias extensas para esto en un manuscrito inédito (Eliot falleció en 2003). El esquema de seis subfamilias adoptado por GloBIS representa un compromiso de los diferentes ordenamientos propuestos por Eliot a través de los años, y se corresponde muy cercanamente al presentado por Kuznetsov & Stekolnikov (2001).

El sistema adoptado para **Riodinidae** sigue el esquema básico introducido por Harvey (1987), modificado posteriormente por Hall & Harvey (2002) y Hall (2003). Entre los Riodininae se incluye un grupo informal ('Emesini' - un nombre no disponible), cuya monofilia aún no ha sido establecida satisfactoriamente. En el pasado, los Riodinidae a menudo fueron incluidos dentro de Lycaenidae, pero la evidencia aportada por Robbins (1988), Campbell *et al.* (2000), Campbell & Pierce (2003) y Wahlberg *et al.* (2005a) ameritan su estatus de familia separada.

Nymphalidae, la familia más diversificada y espiciosa de las mariposas diurnas, conteniendo unas 6000 especies, también es la que presenta mayores problemas clasificatorios e incógnitas filogenéticas. El sistema presentado aquí, que refleja las principales conclusiones obtenidas en los trabajos recientes de Wahlberg *et al.* (2003, 2005a,b), Freitas & Brown (2004), Peña *et al.* (2006), Brower *et al.* (2006) y Willmott & Freitas (2006), debe

entenderse como provisional y no será sorprendente que sufra modificaciones sustanciales en un futuro cercano. En general, con excepción de Morphinae y Satyrinae, la monofilia de todas las subfamilias reconocidas es bastante robusta. La monofilia de Satyrinae no se encuentra sostenida por estado de carácter morfológico alguno; varios caracteres han sido empleados para ‘diagnosticar’ la subfamilia (vena costal del ala anterior inflada en la base; celda discal del ala posterior cerrada; larva con ‘cola’ bífida; preferencia por monocotiledóneas como plantas huéspedes), pero ninguno de ellos es único para los Satyrinae o está presente en todas sus especies (Ackery *et al.*, 1999). El análisis reciente de Peña *et al.* (2006) halló que ‘Satyrinae’ y ‘Morphinae’, tal como tradicionalmente han sido consideradas (*e.g.* Harvey, 1991; Ackery *et al.*, 1999), son grupos polifiléticos, aunque Satyrinae + Morphinae conforman un clado con buen soporte con respecto a su grupo hermano, Charaxinae. Las relaciones internas de Heliconiinae todavía son controversiales. Penz & Peggie (2003) han argumentado que debe reconocerse una tribu adicional que incluiría 10 géneros indo-australianos (Peggie, 2003). Simonsen (2004, 2006) y Simonsen *et al.* (2006) recientemente han corroborado la monofilia de Argynnini.

Edad de las mariposas

Actualmente hay dos opiniones encontradas sobre la edad mínima de las mariposas diurnas. Un grupo de investigadores sostiene que las mariposas se originaron en el Cretáceo (*e.g.* Viloría, 1998; Braby *et al.*, 2005 y referencias incluidas) y otro considera que evolucionaron principal o exclusivamente durante el Terciario (De Jong, 2003; Vane-Wright, 2004, Grimaldi & Engel, 2005; Peñalver & Grimaldi, 2006). El problema es complejo y su resolución difícil en las circunstancias actuales. La magra evidencia paleontológica existente indica que todas las mariposas diurnas fósiles encontradas (unas 37, Grimaldi & Engel, 2005) son del Terciario, la más antigua (aparentemente un hesperioideo) datando del Paleoceno Tardío (~ 59 millones de años, MA).

En cierta forma, la polémica entre ambos grupos también concierne al modo de interpretación de la historia evolutiva y biogeográfica de las mariposas diurnas. Los que defienden un origen cretácico también postulan mecanismos primordialmente vicariantes para explicar la distribución de los grandes linajes de las mariposas. Los que enfatizan la presencia de las mariposas en el Terciario explican los grandes patrones distribucionales con hipótesis fundamentalmente dispersalistas.

Wahlberg (2006) ha intentado resolver esta disputa contrastando una hipótesis filogenética de la subfamilia Nymphalinae con la evidencia representada por cinco fósiles asignados a dicha subfamilia, tres de los cuales provienen de la formación Florissant (Colorado, E.U.A.) y se considera tienen unos 34 MA de antigüedad. Al usar métodos de reloj molecular relajado bayesiano, Wahlberg (2006) ha estimado las edades de diversificación de los distintos linajes de Nymphalinae, concluyendo que ésta se habría originado en la transición Cretáceo/Terciario (K/T), hace ~ 65 MA, y sugiriendo que el origen de Nymphalidae (la familia más ‘reciente’ de las mariposas diurnas) sería anterior a los 70 MA, la edad máxima supuesta por Vane-Wright (2004) para todas las mariposas. Wahlberg (2006) hace hincapié en que la transición K/T habría sido un período de diversificación muy importante para las mariposas (y de extinción y/o reorganización de asociaciones ecológicas para muchos otros grupos de plantas y animales; Labandeira *et al.*, 2002). Nymphalidae se habría originado poco antes de la transición, y divergido en distintos linajes, de los cuales 12 (13 según la clasificación de GloBIS), actualmente considerados como subfamilias, habrían persistido hasta hoy, diversificándose durante el Terciario. Otros linajes de Nymphalidae podrían haber ocurrido en aquel tiempo, pero carecemos de evidencia fósil que lo corrobore. Coincidentemente, también se postula que la transición K/T habría sido determinante en la diversificación del género *Papilio s.l.* (Zakharov *et al.*, 2004) y los géneros principales de Troidini (Papilionidae) (Braby *et al.*, 2005).

Si las mariposas diurnas efectivamente se originaron en el Cretáceo, tal hecho contribuiría a explicar por medio de modelos más parsimoniosos las disyunciones actuales presentes en varios grupos relacionados, como Pseudopontiinae-Dismorphiinae (Pieridae), Nemeobiinae-Euselasiinae + Riodininae (Riodinidae), Ithomiinae-Tellervinae (Nymphalidae), etc., utilizando una combinación de escenarios vicariantes seguidos por eventos de dispersión a distancia. Por ejemplo, Braby *et al.* (2006) sugieren que el ancestro de Pseudopontiinae + Dismorphiinae se habría originado en Gondwana Occidental antes de la separación final entre África y América del Sur (100-90 MA). Al separarse ambos continentes, Pseudopontiinae evolucionó en África y Dismorphiinae en América del Sur. Luego algunos Dismorphiinae se habrían dispersado tanto a América Central como al norte de África; de aquí ulteriormente pasó a Eurasia (al colisionar la placa africana con Eurasia en el Terciario temprano - 60 MA), donde actualmente la subfamilia está representada por el género

Leptidea, con varias especies. Eventualmente *Leptidea* (o su ancestro) se extinguió en el norte de África debido a la progresiva desertificación del área, con la formación del Sahara luego del Mioceno. Vitoria (1998, 2003) también ha presentado hipótesis vicariantes provocadoras para explicar los patrones biogeográficos de ciertos grupos de Satyrinae neotropicales, aparentemente relacionados con grupos indo-australianos.

Sea como fuere, el panorama todavía es muy incierto y, como bien dicen Peñalver & Grimaldi (2006), la hipótesis de una diversificación primordialmente en el Terciario para las mariposas es falsable si se descubren fósiles cretáceos de Rhopalocera, lo que no ha ocurrido hasta el momento. Además, es conveniente tener en cuenta que las estimaciones moleculares de edades de divergencia pueden dar una falsa ‘ilusión de precisión’ (Graur & Martin 2004).

Perspectivas futuras

De lo expuesto hasta aquí, debiera resultar obvio que, aun cuando los especialistas en ‘ropalóceros’ esgrimen que las mariposas diurnas representan un grupo de organismos ‘muy’ estudiados, eso no significa que estén ‘bien’ investigados. En una ocasión Paul Ehrlich, con las opiniones radicales que lo caracterizan a menudo, consideró que, debido a la (supuesta) imposibilidad de describir completamente la diversidad orgánica existente en el planeta, sería más conveniente profundizar en el conocimiento de tan solo algunos grupos selectos (Ehrlich, 1964). Así, estimó que elaborar catálogos mundiales de especies de angiospermas, mariposas o vertebrados eran actividades ‘alcanzables’ y que serían provechosos los fondos y esfuerzos empleados en ello, implicando que, dada la escasez generalizada de recursos (económicos y humanos) disponibles para la investigación en biología sistemática, no sería rentable financiar investigaciones sobre grupos taxonómicos menos ‘relevantes’. Cuarenta años después, sus opiniones no habían mudado mucho (Ehrlich, 2003), tan solo se suavizaron. Ahora propugnaba que, como las mariposas se habían convertido en un importante sistema modelo para la expansión del conocimiento básico en ecología, biología evolutiva, comportamiento, sistemática, y bio-logía de la conservación, las comunidades de taxónomos y ecólogos debieran concentrar sus esfuerzos en grupos modelo clave, como las mariposas.

Sin adoptar necesariamente posiciones radicales como las de Ehrlich, está claro que los estudios sobre mariposas diurnas han aportado mucho, y pueden contribuir aún considerablemente más, al conocimiento

de la biodiversidad mundial. Sin embargo, para ello es imprescindible completar varias tareas básicas, al mismo tiempo que se avanza a paso firme por las múltiples rutas ya emprendidas. Ofrezco aquí una breve ‘lista de lavandería’ de tareas que considero urgentes y necesarias, referidas tan solo a aspectos sistemáticos, pero que creo también son de enorme relevancia para investigaciones conexas en ecología, genética, comportamiento, conservación, etc.

1. Resulta imperativo completar a la brevedad posible la lista sinonímica mundial de los ropalóceros. Esto no sólo es perfectamente factible, como predijo Ehrlich (1964), sino realizable en pocos años más. Dicha lista, disponible gratuitamente en Internet, y con acceso interactivo que permite su perfeccionamiento periódico y continuo con contribuciones de toda la comunidad lepidopterológica, constituye el núcleo de todo el sistema de información sobre las mariposas del mundo, tal como fue ideado por GloBIS.

2. Se debe intensificar la búsqueda de más y mejores caracteres morfológicos de adultos e inmaduros de las mariposas, así como datos ecológicos, de huéspedes, de comportamiento, de relaciones mutualistas, genéticos, moleculares, etc, que permitan ampliar las matrices de datos utilizadas en los análisis filogenéticos. Un ejemplo admirable y altamente recomendable de la incorporación de nuevos caracteres es el trabajo de Willmott & Freitas (2006) sobre Ithomiinae, donde se empleó 353 caracteres (306 de ellos informativos).

3. Es imprescindible llevar a cabo más análisis filogenéticos empleando técnicas moleculares, contrastándolos con filogenias elaboradas con caracteres principalmente morfológicos, procurando la mayor sinergia posible entre ambas metodologías, al estilo de las investigaciones de Wahlberg *et al.* (2005a) y Fric *et al.* (2007). En mi opinión, uno de los principales aportes de la sistemática molecular a los estudios taxonómicos en mariposas consiste en poner en evidencia posibles incongruencias con los análisis morfológicos, lo que obliga a reexaminar y reevaluar la información disponible, en un saludable ejercicio de mutua alimentación.

4. No dejarse seducir por los ‘cantos de sirena’ de los propagandistas de la utilización de métodos de análisis molecular basados en los llamados ‘códigos de barra’ de ADN (*e.g.* Hebert *et al.*, 2004; Hebert & Gregory, 2005). Varias debilidades del método de código de barras han sido mencionadas explícitamente por Brower (2006),

quien concluye que este método puede mostrar utilidad bajo ciertas circunstancias específicas, pero por si solo no puede sustituir las complejas investigaciones sistemáticas que demanda el reconocimiento, discriminación y clasificación de especies biológicas. Más aún, como fue demostrado claramente por Whinnett *et al.* (2005), ciertas especies morfológicamente reconocibles y fácilmente caracterizables pueden compartir haplotipos idénticos o muy similares (con divergencias interespecíficas medias de 0.9 % o menos). Asimismo, Wiemers & Fiedler (2007) concluyen que la utilización exclusiva o preferencial de 'códigos de barra' de ADN conlleva una alta probabilidad de identificación errónea de secuencias, que conspira contra procesos eficientes de identificación y distinción de especies.

5. Vastas áreas del mundo todavía están escasamente muestreadas para su fauna de mariposas, en particular América del Sur, grandes extensiones de Rusia y China, África occidental y numerosas islas de Indonesia y las Filipinas. Es urgente emprender recolecciones de material e información de aquellos lugares menos inventariados, en particular en zonas montañosas tropicales que están sujetas a las mayores tasas de degradación ambiental antrópica.

Afortunadamente, los estudios sobre sistemática de mariposas diurnas en el mundo no han sufrido mayor merma en los últimos años, y por el contrario se han incrementado en cantidad y calidad, existiendo actualmente un saludable interés en desarrollar investigaciones en este campo, en particular en América Latina, donde un nuevo grupo de jóvenes lepidopterólogos está empezando a contribuir significativamente a los esfuerzos mundiales.

Agradecimientos

A Michael Braby, Andy Brower, Keith Brown, André Freitas, Jason Hall, Jorge Llorente, Jim Mallet, Olaf Mielke, Nelson Papavero, Carlos Peña, Bob Robbins, Dick Vane-Wright, Paulo Emílio Vanzolini, Angel Viloría, Niklas Wahlberg, Andy Warren y Keith Willmott, por estimulantes discusiones sobre diversidad, nomenclatura, sistemática filogenética y biogeografía de mariposas a través de los años. Sin sus enseñanzas y críticas, mi pensamiento científico no sería el mismo (naturalmente, las deficiencias que presenta son solo mías). Al Programa CYTED y su Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES) por la oportunidad de presentar estas reflexiones.

Literatura Citada

- ACKERY, P. R., R. DE JONG & R. I. VANE-WRIGHT. 1999. *The butterflies: Hedyloidea, Hesperioidea and Papilionoidea*, pp. 263-300. En: Kristensen, N. P. (Ed.), *Handbook of Zoology*. de Gruyter. Vol. 4(35). Berlín.
- BOZANO, G. C. 1999. *Guide to the Butterflies of the Palearctic Region. Satyridae part I*. Omnes Artes. Milán.
- BRABY, M. F. 2000. *Butterflies of Australia. Their identification, biology and distribution*. CSIRO Publishing, Melbourne.
- BRABY, M. F., J. W. H. TRUEMAN & R. EASTWOOD. 2005. When and where did troidine butterflies (Lepidoptera: Papilionidae) evolve? Phylogenetic and biogeographic evidence suggests an origin in remnant Gondwana in the Late Cretaceous. *Invertebrate Systematics*, 19: 113-143.
- BRABY, M. F., R. VILA & N. E. PIERCE. 2006. Molecular phylogeny and systematics of the Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea): higher classification and biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 147(2): 239-275.
- BRIDGES, C. A. 1988a. *Catalogue of Hesperidae*. Autor. Urbana.
- BRIDGES, C. A. 1988b. *Catalogue of Papilionidae and Pieridae*. Autor. Urbana.
- BRIDGES, C. A. 1988c. *Catalogue of Lycaenidae and Riodinidae*. Autor. Urbana.
- BROWER, A. V. Z. 2006. Problems with DNA barcodes for species delimitation: 'ten species' of *Astraptes fulgerator* reassessed (Lepidoptera: Hesperidae). *Systematics and Biodiversity*, 4(2): 127-132.
- BROWER, A. V. Z., A. V. L. FREITAS, M.-M. LEE, K. L. SILVA-BRANDÃO, A. WHINNETT & K. R. WILLMOTT. 2006. Phylogenetic relationships among the Ithomiini (Lepidoptera: Nymphalidae) inferred from one mitochondrial and two nuclear gene regions. *Systematic Entomology*, 31(2): 288-301.
- CAMPBELL, D. L., A. V. Z. BROWER & N. E. PIERCE. 2000. Molecular evolution of the *wingless* gene and its implications for the phylogenetic placement of the butterfly family Riodinidae (Lepidoptera: Papilionoidea). *Molecular Biology and Evolution*, 17(5): 684-696.
- CAMPBELL, D. L. & N. E. PIERCE. 2003. *Phylogenetic relationships of the Riodinidae: Implications for the evolution of ant association*, pp. 395-408. En: Boggs, C. L., W. B. Watt & P. R. Ehrlich (Eds.), *Butterflies. Ecology and Evolution taking flight*. The University of Chicago Press. Chicago.
- CHOU, I. 1994. *Monographia Rhopalocerorum Sinensium*. Hunan Scientific and Technological Publishing House. 2 vols. Changsha.

- DE JONG, R. 2003. Are there butterflies with Gondwanan ancestry in the Australian region? *Invertebrate Systematics*, 17: 143-156.
- DE JONG, R., R. I. VANE-WRIGHT & P. R. ACKERY. 1996. The higher classification of butterflies (Lepidoptera): problems and prospects. *Entomologica scandinavica*, 27: 65-101.
- DESCIMON, H. & J. L. B. MALLET. 2007. *Bad species in European butterflies*. En: Settele, J., Konvicka, M., Shreeve, T., Dennis, R. & H. Van Dyck (Eds.), *Ecology of butterflies in Europe*. Cambridge University Press, Cambridge (en prensa).
- DOUBLEDAY, E. & J. O. WESTWOOD. 1846-1852. *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*. Longman, Brown, Green & Longmans. 2 vols. Londres.
- DUBATOLOV, P. Y. 2001. The butterflies of Russia: classification, genitalia, keys for identification. Thesis, Ekaterinburg.
- EDWARDS, E. D., J. NEWLAND & L. REGAN. 2001. *Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea*. In: Wells, A. & W. W. K. Houston (Eds.), *Zoological Catalogue of Australia*. CSIRO Publishing. Vol. 31.6. Melbourne.
- EHRlich, P. R. 1958. The comparative morphology, phylogeny and higher classification of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea). *University of Kansas Science Bulletin*, 39: 305-364.
- EHRlich, P. R. 1964. Some axioms of taxonomy. *Systematic Zoology*, 13(3): 109-123.
- EHRlich, P. R. 2003. *Introduction: Butterflies, test systems, and biodiversity*, pp. 1-6. En: Boggs, C. L., W. B. Watt & P. R. Ehrlich (Eds.), *Butterflies. Ecology and evolution taking flight*. The University of Chicago Press. Chicago.
- ELIOT, J. N. 1973. The higher classification of the Lycaenidae (Lepidoptera): a tentative arrangement. *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology)*, 28: 371-505.
- ELIOT, J. N. 1990. Notes on the genus *Curetis* Hübner (Lepidoptera, Lycaenidae). *Transactions of the lepidopterological Society of Japan*, 41: 201-225.
- FREITAS, A. V. L. & K. S. BROWN JR. 2004. Phylogeny of the Nymphalidae (Lepidoptera). *Systematic Biology*, 53(3): 363-383.
- FRIC, Z., N. WAHLBERG, P. PECH & J. ZRZAVÝ. 2007. Phylogeny and classification of the *Phegariis-Maculinea* clade (Lepidoptera: Lycaenidae): total evidence and phylogenetic species concepts. *Systematic Entomology*, 32 (en prensa) [doi: 10.1111/j.1365-3113.2007.00387.x]
- GART (Globales Artregister Tagfalter). 2005. <http://www.insects-online.de/gartfron.htm>
- GRAUR, D. & W. MARTIN. 2004. Reading the entrails of chickens: molecular timescales of evolution and the illusion of precision. *Trends in Genetics*, 20: 80-86.
- GRIMALDI, D. A. & M. S. ENGEL. 2005. *Evolution of the insects*. Cambridge University Press. Nueva York.
- HALL, J. P. W. 2003. Phylogenetic reassessment of the five-forewing radial-veined tribes of Riodinidae (Lepidoptera: Riodinidae). *Systematic Entomology*, 28(1): 23-37.
- HALL, J. P. W. & D. J. HARVEY. 2002. A survey of androconial organs in the Riodinidae (Lepidoptera). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136(2): 171-197.
- HARRISON, R. G. 1998. *Linking evolutionary pattern and process: The relevance of species concepts for the study of speciation*, pp. 19-31. En: Howard, D. J. & S. H. Berlocher (Eds.), *Endless Forms. Species and speciation*. Oxford University Press. Oxford.
- HÄUSER, C. L. 2005. Papilionidae – revised GloBIS/GART species checklist (2nd draft). <http://www.insects-online.de/frames/papilio.htm>.
- HARVEY, D. J. 1987. The higher classification of the Riodinidae (Lepidoptera). University of Texas, Austin. Tesis inédita de Doctorado.
- HARVEY, D. J. 1991. *Appendix B. Higher classification of the Nymphalidae*, pp. 255-273. En: Nijhout, H. F., *The development and evolution of butterfly wing patterns*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- HEBERT, P. D. N. & T. R. GREGORY. 2005. The promise of DNA barcoding for taxonomy. *Systematic Biology*, 54: 852-859.
- HEBERT, P. D. N., E. H. PENTON, J. M. BURNS, D. H. JANZEN & W. HALLWACHS. 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *Proceedings of the national Academy of Sciences of the USA*, 101(41): 14812-14817.
- HEPPNER, J. B. 1991. Faunal regions and the diversity of Lepidoptera. *Tropical Lepidoptera*, 2(suppl. 1): 1-85.
- KARSHOLT, O. & J. RAZOWSKI. 1996. *The Lepidoptera of Europe. A distributional checklist*. Apollo Books. Stenstrup.
- KIRBY, W. F. 1871. *A synonymic catalogue of diurnal Lepidoptera*. John Van Voorst. Londres.
- KIRBY, W. F. 1872. On the geographical distribution of the diurnal Lepidoptera as compared with that of the birds. *Journal of the Linnean Society of London (Zoology)*, 11(55): 431-439.

- KUZNETZOV, V. I. & A. A. STEKOLNIKOV. 2001. New approaches to the system of Lepidoptera of world fauna (on the base of the functional morphology of abdomen). *Proceedings of the zoological Institute, Russian Academy of Sciences*, 282: 1-462.
- LABANDEIRA, C. C., K. R. JOHNSON & P. WILF. 2002. Impact of the terminal Cretaceous event on plant-insect associations. *Proceedings of the national Academy of Sciences of the USA*, 99: 2061-2066.
- LAMAS, G. (Ed.). 2004. *Checklist: Part 4A. Hesperioidea-Papilionoidea*. En: Heppner, J. B. (Ed.), *Atlas of Neotropical Lepidoptera*. Association for Tropical Lepidoptera / Scientific Publishers. Vol. 5A. Gainesville.
- LAMAS, G., C. L. HÄUSER, R. DE JONG, E. S. NIELSEN, J. PELHAM, R. K. ROBBINS, C. R. SMITH, N. WAHLBERG & R. I. VANE-WRIGHT. (en prep.). Global standards for higher classification and family group names of the butterflies (Lepidoptera).
- LINNAEUS, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio Decima, reformata*. L. Salvius, Holmiae.
- LTP (Lepidoptera Taxome Project). 2007. <http://www.ucl.ac.uk/taxome/>.
- MILLER, J. S. 1987. Phylogenetic studies in the Papilioninae (Lepidoptera: Papilionidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 186: 365-512.
- PARSONS, M. J. 1998. *The butterflies of Papua New Guinea. Their systematics and biology*. Academic Press. San Diego.
- PEGGIE, D. 2003. Systematics of Vagrantini butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). Part 1. Cladistic analysis. *Treubia*, 33(1): 71-87.
- PELHAM, J. 2007. A catalogue of North American butterflies. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 40 (en prensa).
- PENZ, C. M. & D. PEGGIE. 2003. Phylogenetic relationships among Heliconiinae genera based on morphology (Lepidoptera: Nymphalidae). *Systematic Entomology*, 28(4): 451-479.
- PEÑA, C., N. WAHLBERG, E. WEINGARTNER, U. KODANDARAMAIAH, S. NYLIN, A. V. L. FREITAS & A. V. Z. BROWER. 2006. Higher level phylogeny of satyrine butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) based on DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40(1): 29-49.
- PEÑALVER, E. & D. A. GRIMALDI. 2006. New data on Miocene butterflies in Dominican amber (Lepidoptera: Riodinidae and Nymphalidae) with the description of a new nymphalid. *American Museum Novitates*, 3519: 1-17.
- ROBBINS, R. K. 1988. Male foretarsal variation in Lycaenidae and Riodinidae, and the systematic placement of *Styx infernalis* (Lepidoptera). *Proceedings of the entomological Society of Washington*, 90(3): 356-368.
- ROBBINS, R. K. & P. OPLER. 1997. *Butterfly diversity and a preliminary comparison with bird and mammalian diversity*, pp. 69-82. En: Reaka-Kudla, M. L., D. E. Wilson & E. O. Wilson (Eds.), *Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources*. Joseph Henry Press. Washington D.C.
- SHIELDS, O. 1989. World numbers of butterflies. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 43(3): 178-183.
- SIMONSEN, T. J. 2004. Fritillary butterflies. Phylogeny, historical zoogeography and morphological aspects of the tribus Argynnini (Lepidoptera: Nymphalidae). University of Copenhagen, Copenhagen. Tesis inédita de Doctorado.
- SIMONSEN, T. J. 2006. Fritillary phylogeny, classification, and larval host plants: reconstructed mainly on the basis of male and female genitalic morphology (Lepidoptera: Nymphalidae: Argynnini). *Biological Journal of the Linnean Society*, 89(4): 627-673.
- SIMONSEN, T. J., N. WAHLBERG, A. V. Z. BROWER & R. DE JONG. 2006. Morphology, molecules and fritillaries: approaching a stable phylogeny for Argynnini (Lepidoptera: Nymphalidae). *Insects Systematics & Evolution*, 37: 405-418.
- TENNENT, W. J. 2002. *Butterflies of the Solomon Islands. Systematics and Biogeography*. Storm Entomological Publications. Dereham.
- TENNENT, W. J. 2006. A checklist of the butterflies of Melanesia, Micronesia, Polynesia and some adjacent areas. *Zootaxa*, 1178: 1-209.
- VANE-WRIGHT, R. I. 2004. Butterflies at that awkward age. *Nature*, 428(6982): 477-480.
- VILORIA, A. L. 1998. Studies on the systematics and biogeography of some montane satyrid butterflies (Lepidoptera). King's College, Londres. Tesis inédita de Doctorado.
- VILORIA, A. L. 2003. *Historical biogeography and the origins of the satyrine butterflies of the tropical Andes (Lepidoptera: Rhopalocera)*, pp. 247-261. En: Morrone, J. J. & J. E. Llorente (Eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la Biogeografía*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- WAHLBERG, N. 2006. That awkward age for butterflies: Insights from the age of the butterfly subfamily Nymphalinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Systematic Biology*, 55(5): 703-714.

- WAHLBERG, N., M. F. BRABY, A. V. Z. BROWER, R. DE JONG, M.-M. LEE, S. NYLIN, N. E. PIERCE, F. A. H. SPERLING, R. VILA, A. D. WARREN, E. V. ZAKHAROV. 2005a. Synergistic effects of combining morphological and molecular data in resolving the phylogeny of butterflies and skippers. *Proceedings of the Royal Society of London (B)*, 272(1572): 1577-1586.
- WAHLBERG, N., A. V. Z. BROWER & S. NYLIN. 2005b. Phylogenetic relationships and historical biogeography of tribes and genera in the subfamily Nymphalinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 86(2): 227-251.
- WAHLBERG, N., E. WEINGARTNER & S. NYLIN. 2003. Towards a better understanding of the higher systematics of Nymphalidae (Lepidoptera: Papilionoidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28(3): 473-484.
- WARREN, A. D. 2006. The higher classification of the Hesperioidea (Lepidoptera: Hesperioidea). Oregon State University, Oregon. Tesis inédita de Doctorado.
- WEYMER, G. 1872. Literarisches. *Stettiner entomologische Zeitung*, 33(4/6): 176-184.
- WHINNETT, A., M. ZIMMERMANN, K. R. WILLMOTT, N. HERRERA, R. MALLARINO, F. SIMPSON, M. JORON, G. LAMAS & J. MALLETT. 2005. Strikingly variable divergence times inferred across an Amazonian butterfly 'suture zone'. *Proceedings of the Royal Society of London (B)*, 272(1580): 2525-2533.
- WIEMERS, M. & K. FIEDLER. 2007. Does the DNA barcoding gap exist? – a case study in blue butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae). *Frontiers in Zoology*, 4(8): 16 pp. [doi: 10.1186/1742-9994-4-8]
- WILLIAMS, M. C. 2006. *Afrotropical Butterflies and Skippers. A digital encyclopaedia*. Pretoria, Autor. Ed. 5.
- WILLMOTT, K. R. & A. V. L. FREITAS. 2006. Higher-level phylogeny of the Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae): classification, patterns of larval hostplant colonization and diversification. *Cladistics*, 22(4): 297-368.
- ZAKHAROV, E. V., M. S. CATERINO & F. A. H. SPERLING. 2004. Molecular phylogeny, historical biogeography, and divergence time estimates for swallowtail butterflies of the genus *Papilio* (Lepidoptera: Papilionidae). *Systematic Biology*, 53(2): 193-215.

Apéndice 1

Clasificación sumaria de las mariposas diurnas del mundo

- HESPERIOIDEA** Latreille, 1809
- HESPERIIDAE** Latreille, 1809
- COELIADINAE** Evans, 1937 (1934)
- PYRRHOPYGINAE** Mabille, 1877
- Passovini** Mielke, 2001
- Zoniini** Mielke, 2001
- Oxynetrini** Mielke, 2001
- Pyrrhopygini** Mabille, 1877
- PYRGINAE** Burmeister, [31.xii].1878
- Eudamini** Mabille, 1877
- Pyrgini** Burmeister, [31.xii].1878
- HETEROPTERINAE** Aurivillius, 1925 (1879)
- TRAPEZITINAE** Waterhouse & Lyell, 1914
- HESPERIINAE** Latreille, 1809
- Tarakini** Eliot, 1973
- Spalgini** Toxopeus, 1929
- Lachnocnemini** Clench, 1955
- PORITIINAE** Doherty, 1886
- Pentilini** Aurivillius, 1914
- Liptenini** Röber, 1892
- Poritiini** Doherty, 1886
- CURETINAE** Distant, 1884
- THECLINAE** Swainson, 1830 (1820)
- Luciini** Waterhouse & Lyell, 1914
- Theclini** Swainson, 1830 (1820)
- Arhopalini** Bingham, 1907
- Ogyrini** Waterhouse & Lyell, 1914
- Zesiusini** Swinhoe, 1912
- Amblypodiini** Doherty, 1886
- Catapaecilmatini** Eliot, 1973
- Oxyliidini** Eliot, 1973
- Hypothecliini** Eliot, 1973
- Loxurini** Swinhoe, 1910
- Horagini** Swinhoe, 1910
- Cheritrini** Swinhoe, 1910
- Aphnaeini** Distant, 1884
- Iolaini** Riley, 1958
- Remelanini** Eliot, 1973
- Hypolycaenini** Swinhoe, 1910
- Deudorigini** Doherty, 1886
- Tomarini** Eliot, 1973
- Eumaeini** Doubleday, 1847
- POLYOMMATINAE** Swainson, 1827
- Lycaenesthini** Toxopeus, 1929
- Candalidini** Eliot, 1973
- Niphandini** Sibatani & Ito, 1942
- Polyommatini** Swainson, 1827
- LYCAENINAE** [Leach], [1815]
- RIODINIDAE** Grote, 1895 (1827)
- EUSELASIINAE** W.F. Kirby, 1871 (1867)
- Euselasiini** W.F. Kirby, 1871 (1867)
- Corrachiini** Stichel, 1928
- NEMEOBIINAE** Bates, 1868
- Nemeobiini** Bates, 1868
- Zemerosini** Stichel, 1928
- Abisarini** Stichel, 1928
- PAPILIONOIDEA** Latreille, [1802]
- PAPILIONIDAE** Latreille, [1802]
- BARONIINAE** Bryk, 1913
- PARNASSIINAE** Duponchel, 1835
- Parnassiini** Duponchel, 1835
- Luehdorfini** Chapman, 1895
- PAPILIONINAE** Latreille, [1802]
- Leptocircini** W.F. Kirby, 1896
- Teinopalpini** Grote, 1899
- Troidini** Talbot, 1939
- Papilionini** Latreille, [1802]
- PIERIDAE** Swainson, 1820
- DISMORPHIINAE** Schatz, 1886
- PSEUDOPONTIINAE** Reuter, 1896
- COLIADINAE** Swainson, 1821
- PIERINAE** Swainson, 1820
- “grupo *Colotis*”
- Anthocharidini** Scudder, 1889
- Pierini** Swainson, 1820
- “grupo *Leptosis*”
- LYCAENIDAE** [Leach], [1815]
- MILETINAE** Reuter, 1896 (1886)
- Liphyrini** Doherty, 1889
- Miletini** Reuter, 1896 (1886)

- RIODININAE** Grote, 1895 (1827)
 Mesosemiini Bates, 1859
 Eurybiini Reuter, 1896
 Riodinini Grote, 1895 (1827)
 Symmachiini Reuter, 1896
 Helicopini Stichel, 1928
 “Emesini Stichel, 1911”
 Nymphidiini Bates, 1859
 Stalachtini Bates, 1861
- NYMPHALIDAE** Rafinesque, 1815
- LIBYTHEINAE** Boisduval, 1833
- DANAINAE** Boisduval, 1833
 Euploeini Herrich-Schäffer, 1849
 Danaini Boisduval, 1833
- TELLERVINAE** Fruhstorfer, 1910
- ITHOMIINAE** Godman & Salvin, 1879
 Tithoreini Fox, 1940
 Melinaeini Clark, 1947
 Methonini Mielke & Brown, 1979
 Mechanitini Bar, 1878
 Napeogenini Fox, 1949
 Ithomiini Godman & Salvin, 1879
 Oleriini Fox, 1940
 Dircennini d’Almeida, 1941
 Godyridini d’Almeida, 1941
- CALINAGINAE** Moore, 1895
- MORPHINAE** Newman, 1834
 Morphini Newman, 1834
 Brassolini Boisduval, 1836
 Amathusiini Moore, 1894
- SATYRINAE** Boisduval, 1833
 Melanitini Reuter, 1896
- Haeterini** Herrich-Schäffer, 1864
 Elymniini Herrich-Schäffer, 1864
 Eritini Miller, 1968
 Ragadiini Herrich-Schäffer, 1864
 Satyrini Boisduval, 1833
- CHARAXINAE** Guenée, 1865
 Charaxini Guenée, 1865
 Euxanthini Rydon, 1971
 Pallini Rydon, 1971
 Prothoini Roepke, 1938
 Preponini Rydon, 1971
 Anaeini Reuter, 1896
- BIBLIDINAE** Boisduval, 1833
 Cyrestini Guenée, 1865
 Biblidini Boisduval, 1833
 Pseudergolini Jordan, 1898
- APATURINAE** Boisduval, 1840
- NYMPHALINAE** Rafinesque, 1815
 Coeini Scudder, 1893
 Nymphalini Rafinesque, 1815
 Victorinini Scudder, 1893
 Junoniini Reuter, 1896
 Kallimini Doherty, 1886
 Melitaeini Herrich-Schäffer, 1843
- LIMENITIDINAE** Behr, 1864
- HELICONIINAE** Swainson, 1822
 Argynnini Swainson, 1833
 Pardopsini Ehrlich, 1958
 Acraeini Boisduval, 1833
 Heliconiini Swainson, 1822