

Equivalencia biológica: algunas observaciones sobre la distribución alopatrica en especies de mariposas colombianas (Lepidoptera: Rhopalocera)

Biological equivalence: some observations about the allopatric distribution in Colombian butterfly species (Lepidoptera: Rhopalocera)

Julián A. Salazar-Escobar^{1*}  y Alfonso Villalobos-Moreno² 

¹Museo de Historia Natural, Universidad de Caldas, Caldas, Colombia. ²Director Grupo de Investigaciones Entomológicas y Ambientales-GENA, Girón, Colombia. ✉ julian.salazar_e@ucaldas.edu.co*

ZooBank: [urn:lsid:zoobank.org:pub:1EB76997-3568-4062-A850-EB9AD34B3530](https://doi.org/10.35249/rche.50.3.24.05)
<https://doi.org/10.35249/rche.50.3.24.05>

Resumen. El presente estudio pretende dar información sobre el fenómeno de la alopatría aplicado a la especiación que acontece en algunos rhopaloceros colombianos que vuelan en formaciones vegetales similares pero separadas por cadenas montañosas pertenecientes a los Andes. Se incluyen algunos antecedentes previos y varias de las teorías surgidas a este respecto explicadas con la biogeografía y génesis de las mariposas neotropicales.

Palabras clave: Andes; Colombia; distribución; Ecuador; especiación alopatrica.

Abstract. The present study provides information about the phenomena of the allopatry applied to the speciation that occur in some species of Colombian Rhopalocera that flying in similar plant formations but separated by the Andes. Some previous antecedents and several known theories in this regard are included and explain biogeographically in the genesis of Neotropical butterflies.

Key words: Allopatric speciation; Andes; Colombia; distribution; Ecuador.

Introducción

El fenómeno de la especiación es de gran relevancia en los trópicos del viejo y nuevo mundo donde alcanza su máxima expresión de riqueza en muchos de los organismos actualmente vivientes, y es definido por Zunino y Palestrini (1991) como un conjunto de poblaciones naturales cuya unidad procede de su origen monofilético, y se mantiene entre los límites espacio temporales en cuyo marco las unidades discretas que en cada momento los integran (individuos) mantiene su cohesión reproductiva y genética interna, y la independencia en su acervo genético, y como consecuencia de ellos, interactúa en forma unitaria con el medio ambiente (Zunino 2000). Si bien el término se ha tratado en numerosas ocasiones desde hace siglos hasta el presente, su verdadero significado ha sido ambiguo tal como lo apuntan Mayr (1983) y Wilson (1992). Dentro de la especiación en sentido amplio, una de las más notables es la llamada especiación alopatrica ocurrida en plantas y animales, un fenómeno bastante estudiado por el reconocido científico Ernst Mayr en sus detenidas observaciones de aves realizadas en Nueva Guinea e Islas Salomón. En las mariposas, sobre

Recibido 4 junio 2024 / Aceptado 7 agosto 2024 / Publicado online 30 agosto 2024
Editor Responsable: José Mondaca E.

todo las neotropicales, es frecuente y acontece en buena parte de los diversos grupos de Rhopalocera. Lo anterior se hace bien patente en la compleja biodiversidad y biogeografía de los Andes en Colombia (Kattan *et al.* 2000, 2004; Salazar 1999) que ha originado múltiples subespecies aisladas por alopatría. El presente trabajo explora algunos de los conceptos sobre el particular, así como varios de los precursores que en mariposas y otros organismos indirectamente ayudaron a entender el fenómeno. Así mismo, se muestran ejemplos de caso en mariposas y de cómo las cordilleras andinas causaron al paso del tiempo su aislamiento biológico por evolución y orogénesis. La especiación alopátrica en la subespeciación puede referirse como equivalencia biológica de dos entidades que evolucionaron separadamente por el surgimiento de barreras geográficas. Como consecuencia de ello, se analiza aquí el término basado en varias hipótesis resultantes.

Para poder compilar la información concerniente a este trabajo, se buscó literatura especializada acudiendo primero a los títulos bibliográficos incluidos en el tomo 124 del libro de G. Lamas "*Bibliography of Butterflies*", editado en su versión original impresa de 1995 (Proyecto Atlas de Lepidoptera Neotropical). Se buscaron además por internet los manuscritos disponibles de otras obras relacionadas, complementadas por un exhaustivo escrutinio de los libros existentes en el Centro Cultural Universitario Rogelio Salmona de la Universidad de Caldas, Colombia. Otros documentos se obtuvieron por consulta en la biblioteca personal de los autores y del Centro de Museos (sección de Historia Natural). Las fotografías de los ejemplares que se identificaron por comparación siguiendo las obras de D'Abbrera (1987, 1988, 1994), se tomaron con cámara digital Powershot 470 de 7.1 megapíxeles y fueron editadas con el programa Adobe Photoshop CS6. El material proviene de los depósitos de la colección del Centro de Museos (sección de Historia Natural) y la colección de Vaclav Pacl. Varios de los personajes citados y figurados como precursores y protagonistas de la temática aquí abordada se tomaron en parte de Rohlfien (1994) al tratar la historia de la colección de Diptera del Instituto Entomológico Alemán (*Studia Dipterologica*), entre otros.

Algunos conceptos

Llorente y Michán (2000) publicaron dentro de un importante trabajo, un resumen pormenorizado de los conceptos de especie más usados en la historia de la taxonomía, discriminados en diversos criterios desde la época de Aristóteles hasta nuestros días. Para efectos de este trabajo, el concepto como tal y ya comentado en la introducción, es biológico apoyado en la definición divulgada por Zunino y Palestrini (1991). Tal como lo explican los primeros autores la especie biológica como unidad ha sido usada implícitamente durante siglos y solamente en los últimos 100 años se ha aplicado de modo general y consciente, al ser establecida por Linnaeus (Llorente y Michán 2000, citando a Nordenskiöld 1949). Por otro lado, el significado de especie ha tenido diversas interpretaciones así, por ejemplo, dicen que es una unidad de clasificación taxonómica para animales y vegetales cimentada como una población de individuos similares en estructuras y función idénticas que en la naturaleza solo se reproducen entre sí y tienen un ancestro común, con muchas repercusiones ecológicas en las comunidades (Jaksic y Marone 2007; Cox y Moore 2010; Parker 2014; Zeigler 2014). Otra opinión no muy alejada de la anterior es la de Wilson (1992), el famoso entomólogo de la Universidad de Harvard, creador de la Sociobiología basado en el estudio de las hormigas y cuya aplicación es crucial para el estudio de la biodiversidad, aunque no exenta de excepciones y dificultades.

En dicho contexto, según Mullen y Shaw (2014), los insectos ofrecen uno de los mejores, sino el mejor escenario para estudiar la multitud de procesos que causan la especiación debido a que albergan una enorme biodiversidad en taxones y ofrecen modelos representativos para analizar los distintos mecanismos de especiación y diversidad de los procesos. Ellos,

al ser estudiados en el laboratorio o *in situ*, producen razas o subespecies que, en el campo de la genética y variación, facilitan el análisis de grandes muestras y así probar hipótesis en una variedad de disciplinas, y las mariposas no son la excepción a la hora de ser tenidas en cuenta como especies indicadoras en este sentido. Igualmente, Futuyma (1998) da a conocer otras alternativas para el concepto de especie, en el contexto amplio, abarcando desde la biológica, la evolutiva, de reconocimiento, de cohesión hasta la ecológica. En este sentido se destaca la definición de dicho autor apoyado en el concepto clásico y biológico de Mayr (1983): las especies son grupos de poblaciones naturales que se entrecruzan real o potencialmente y que están reproductivamente aisladas de otros grupos similares. Por otro lado, la noción tradicional del término según Guillaumin (2009), basado en Darwin, afirma que es arbitrario y conveniente al ser aplicado a un conjunto de individuos estrechamente relacionados unos con otros, y éste no difiere del término variedad, el cual es dado a formas menos diferentes y más fluctuantes, y se aplica al igual como arbitrario y por pura conveniencia. Para Grimaldi y Engel (2005) el concepto de especie debe entenderse desde el punto de vista evolutivo, al significar varias cosas para diversos biólogos. Dichos autores; consensan razonablemente desde el punto de vista evolutivo y filogenético, en que la definición de especie es un grupo discreto de organismos individuales que se puede diagnosticar sobre la base de ciertas características especializadas, provenientes de un ancestro común y una historia evolutiva única. La especie (en singular o plural), ha generado gran debate y discusión, y en los insectos es el sello distintivo al ser el grupo más extremo en cuanto a variedad y formas, comparativamente con otros organismos vivientes.

Hay que añadir que para Gould (1993) la creencia de Darwin de que la vida es un solo sistema que se diversifica continuamente a medida que la especie diverge de una fuente única, es confirmada por todos los hallazgos en paleobiología y biología molecular. Llorente (1986) en una opinión más convincente y atinada dice que el concepto de especie debe ser reconocido en su connotación dual, como un grupo de organismos que ocurre naturalmente y que comprende una unidad básica de evolución, y como categoría dentro de la jerarquía Linneana, la cual es gobernada por reglas nomenclaturales. El concepto de especie como entidad evolutiva precede sobre la especie como entidad taxonómica y su formalismo debe subordinarse a las demandas de la evolución, solo así una especie es una unidad real y discreta de la naturaleza objetivamente estudiada, entendida y divulgando sus propiedades, de hecho, el término de especie biológica es el más popular entre todos los conceptos actualmente.

Antecedentes históricos

Si bien **Charles Darwin** (1809-1882) en su famoso estudio sobre el origen de las especies, sentó las bases o principios de la especiación y sus implicaciones, no cabe la menor duda que recibió amplia influencia del famoso geógrafo, naturalista y explorador alemán **Alexander von Humboldt** (1769-1859). Lo anterior incluso llegó a su cenit por un encuentro fortuito programado en 1842 entre estos ilustres personajes y motivados por su mutua admiración (Wulf 2021). En efecto, Humboldt en su extenso itinerario por América del Sur, y en especial Colombia, hizo muchas observaciones en las montañas andinas notando la variación altitudinal y sus efectos sobre las plantas, fenómeno advertido por otros naturalistas alemanes que también vinieron a los trópicos americanos poco tiempo después. Entre ellos aparecen **Eherald Wilhelm von Zimmermann**, **Wilhelm Sievers** y **Gustav Karl Wilhelm Karsten** (Fig. 1A), éste último botánico y geólogo que trabajó en Venezuela, Colombia y Ecuador entre 1844 y 1856, lo que le permitió hacer notables descripciones relativas a su campo de estudios. Destacar al igual, la labor de **Alfred Hettner** (Fig. 1B) geógrafo y naturalista que vino al país en 1882 y durante dos años logró conocer gran parte de las cordilleras Oriental y Central. Como producto de ello, Hettner publicó dos

libros, uno relacionado con aspectos geográficos y geológicos de la región y otro dedicado a temas políticos y económicos de sus pobladores. Se destaca además de que fue uno de los primeros en proponer una nomenclatura organizada de las rocas de la Cordillera Oriental, detallando la sucesión vertical de estratos. Otro geógrafo alemán, **Fritz Regel** (Fig. 1C) estuvo en Colombia entre 1896 y 1897, y en su libro "*Kolumbien*" resalta el relieve montañoso y la influencia que tuvo en la obra del dibujante berlinés **Alberg Bergvon Schwerin**, quien trabajó con Humboldt en una serie de vistas sobre el cambio de la vegetación entre las tierras bajas del río Magdalena y las alturas de los Andes septentrionales. Así como ellos, destacaron del mismo modo, pero un poco antes, el naturalista y químico francés **Juan B. Boissingault** quien, por recomendación del mismo Humboldt, recorrió el territorio colombiano hacia 1824 y 1830 haciendo muchas mediciones de altitudes sobre terrenos en las tres cordilleras que fueron consignadas en sus memorias al regresar a Europa en 1832 después de casi 10 años de extenso recorrido (Robledo 1919). Otra labor semejante la hizo un colega suyo, **Eduard André** desde 1875 al recorrer Colombia en muchas de sus regiones realizando observaciones e intensas colectas de flora y fauna (Chardon 1947). En este orden de ideas, no hay que olvidar la enorme trayectoria del reconocido ornitólogo norteamericano **Frank Chapman** (1854-1945) (Fig. 1D) quien realizó una extraordinaria expedición a Colombia auspiciada por el Museo Americano de Historia Natural, para conocer nuestra avifauna. Producto de ello, Chapman (1917) publicó un detallado trabajo donde comenta sobre la distribución vertical y alopátrica de muchas especies de aves. Para constancia dejamos un ejemplo del género *Geotrygon* Gosse, 1847 (= *Osculatia* Goodwin, 1958) (Columbiformes: Columbidae) que discurre con dos subespecies: *G. saphirina* Bonaparte, 1855 presente en la vertiente este de la Cordillera Oriental al sur y *G. purpurata* Salvin, 1878 en el costado oeste de la Occidental. Como evidencia de este evento en aves, sus rangos de distribución se encuentran separados por la presencia de los Andes (Vuilleumier 1977).

En nuestro contexto, el fenómeno de la verticalidad tropical fue tratado por Murillo (1951) al recoger las impresiones de otros naturalistas que viajaron por Colombia (Francisco José de Caldas, Carlos Chardón, Vergara y Velasco, y del mismo Frank Chapman) y quedaron maravillados por la abrupta topografía de la cordillera de los Andes y su distintiva flora y fauna, con un término análogo llamado escalonamiento altimétrico ejemplificado por diversas plantas y animales nativos de esas regiones.

Ahora bien, las mariposas no pasaron desapercibidas y fueron objeto de estudio por parte de dos grandes naturalistas que estuvieron en el país prácticamente pisándose los talones, y estuvieron conscientes del fenómeno de la verticalidad tropical desde las tierras bajas a las montañas nevadas. Tal es el caso de **Otto Bürger** (1865-1945) (Fig. 1E), naturalista prolífico que recorrió Colombia en 1896 y 1897 con la finalidad de investigar la distribución altitudinal de cierto tipo de organismos (insectos, caracoles, gusanos, etc.) de forma similar a como Humboldt había estudiado la distribución vertical de las plantas, y reflejado en "*Reisen Eines Naturforschers Tropischen Sudamerika*", publicado en 1919. En el prefacio de su obra, Bürger revela sus intenciones de viajar a Suramérica con el interés de conocer la distribución de los animales en las montañas tropicales nevadas. Su idea consistía en indagar si había una correspondencia entre las zonas altitudinales y su biota. El razonamiento común de Humboldt y Bürger, comparaba la distribución altitudinal, en otras palabras, se trataba de transferir el clásico modelo latitudinal de las zonas climáticas (fría, templada y tórrida) a un modelo vertical aplicable al trópico con el fin de diferenciar entre tierra caliente, tierra templada y tierra fría. Bürger reflexionaba sobre la forma como aparecían y como se ven las variedades o especies particulares de mariposas, al viajar desde los polos hasta la zona ecuatorial, y así mismo, sería posible estudiar dicha variación de forma vertical en las montañas. Dichos cambios de la flora y la fauna entre las tierras bajas cálidas, y las de altura, se vieron reflejados al final de su libro en cuatro tablas que representan sinópticamente la distribución vertical de plantas, vertebrados, escarabajos, mariposas, y otros animales en

los Andes colombianos (Lopera *et al.* 2017). Es muy probable que dicha empresa, influyera indirectamente en el mejor colector de mariposas que haya pisado nuestro país: **Anton H. Fassl** (1876-1922) (Fig. 1F) quien partió para América del sur en 1907 junto a Otto Garlepp en un primer viaje para coleccionar organismos en Colombia con actividades que se prolongaron 4 años desde 1908 a 1912, según indica Apolinar (1928).



Figura 1. Algunos pioneros del estudio de la distribución de especies, que estuvieron en Colombia a finales del siglo XIX. / **Figure 1.** Some pioneers of the study of the distribution of species who were in Colombia at the end of 19th century.

Mariposas como bioindicadores de especiación alopátrica

Teniendo aquí como ejemplo a las mariposas, la especiación alopátrica (del griego *allos* = otro, diferente) hace referencia al mecanismo por el cual una especie origina otra u otras especies en áreas diferentes mediante una barrera geográfica (nueva cadena montañosa, un continente, una corriente de agua dulce que separa regiones marinas de costeras, etc.); las dos poblaciones entonces se desarrollan independientemente al ser sometidas a ambientes

distintos y evolucionando de modo diferente. El mismo Anton Fassl, dentro de su intenso itinerario realizó muchos hallazgos de insectos particularmente en ciclos de vida, nuevas especies y relaciones biogeográficas en lepidópteros basándose en la altitud. De hecho, en su prolífica producción de más de 60 trabajos publicados en prestigiosas revistas alemanas de su tiempo (Lamas *et al.* 1995), Fassl comenzó incluso, a divulgar artículos desde las diversas regiones donde se encontraba (Bogotá, San Antonio, Villavicencio, etc.) presentando sus observaciones y descubrimientos. Quizás dentro de ellos, los más relevantes fueron aquellos publicados sobre las cordilleras Central, Occidental y Oriental en 1911, 1915 y 1918 respectivamente, tabulando comparativamente las entidades que existían en ambos lados de cada cordillera, antecedidos de levantamientos topográficos basados en la altitud y cimentados en algunos de los sitios donde permanecía. Debido a lo anterior, advirtió que ciertas variedades de subespecies eran propios de cada vertiente ubicándose alopátricamente. Con base en estas observaciones, el presente manuscrito intenta registrar dicho fenómeno para algunas especies de mariposas pertenecientes a las familias Papilionidae, Nymphalidae, Riodinidae y Hesperidae con varias de las subespecies que habitan en cada uno de los costados de los Andes simplificándolo en un esquema distributivo de especiación alopátrica correspondiente a la vertiente amazónica al este (E), y la vertiente choacoana o trasandina, al oeste (O). El mismo explorador europeo afirmaba: "Respecto a la fauna de mariposas, los Andes son un obstáculo importante para la dispersión de muchas especies e incluso desde las zonas bajas a la Cordillera Oriental de Colombia. El occidente de Colombia alberga buena parte de las mariposas centroamericanas con ausencia de las formas amazónicas, particularmente notable en los Riodinidos (= Ericinidos), siendo éstos muy escasos o mal representados. En cambio, en el Valle del Magdalena y en especial, las tierras bajas del oriente, dicha familia se encuentra influenciada por entidades provenientes de la cuenca amazónica". De lo anterior se desprende, que muchas especies características, no tienen manera de pasar a través de la Cordillera Oriental hacia el centro de Colombia (*Anteos menippe* Hübner, [1818]), *Patia orise* (Boisduval, 1836), mientras que otras formas prácticamente centroamericanas como *Urania fulgens* (Walker, 1854), *Pterourus ascolius* (C. y R. Felder, 1864), *Agrias aedon* (Hewitson, 1848) no están hacia al este o son reemplazadas por formas completamente diferentes (*Urania leilus* Linnaeus, 1758, *Pterourus zagreus* (Doubleday, 1847), *Agrias lugens* (Staudinger, 1886)). Con este importante legado, Fassl (1911, 1915, 1918) de hecho, marcó un antecedente al notar esta distribución equivalente en muchas especies de mariposas al habitar las vertientes de las cordilleras producto de tal subespeciación. La subespeciación en biología evolutiva es un término taxonómico aplicado a poblaciones de especies que se distinguen unas de otras por caracteres subespecíficos. En Zoología las subespecies, tienen diferente distribución geográfica (bien sea alopátrica o parapátrica) y son equivalentes a razas geográficas. Sin embargo, no hay criterios específicos de cómo diferentes poblaciones deban designarse como subespecies, concepto que, para muchos, no es prudente utilizar (Ehrlich 1957; Hubbell 1954; Wilson y Brown 1953; Ackery *et al.* 1999).

En Niculescu (1973, 1980, 1981, 1983, 1984, 1985, 1989), se pueden encontrar algunas interesantes apreciaciones sobre la especiación alopátrica en lepidópteros basado en ejemplos de especies europeas. Para el investigador rumano, el aislamiento ecológico caracteriza tanto a las especies simpátricas como alopátricas. Al comprender mejor el mecanismo de especiación en general, es necesario especificar la noción de aislamiento geográfico, pues este es espacial en una población separada de otra por una barrera geográfica, que como factor físico provoca en la región, la entrada en juego de una serie de factores abióticos (temperatura, luz, humedad, aire, etc.), que a su vez propician otras condiciones medio ambientales nuevas causando otras adaptaciones por parte de las poblaciones o éstas, corren el riesgo de desaparecer. Como consecuencia, las orugas deben adaptarse a nuevas plantas nutricias para poder sobrevivir.

Estos mismos factores han incidido por ejemplo en la notable alopatría que en Colombia se presenta en las tres cordilleras con un grupo de mariposas sedentarias y locales, como son los Pronophilini (Adams 1986) y cuyos efectos y derivaciones han sido analizados en otros países andinos que tienen gran riqueza de este grupo (Viloria 2002, 2003; Pycrz y Wojtusiak 2002; Pycrz y Rodríguez 2007). Por otro lado, Descimon (1986) discute en detalle algunos tópicos sobre estratificación faunística de los Andes con este grupo de ropaloceros de acuerdo con la altitud. A este respecto, un dato que tiene que ver también con mariposas colombianas fue publicado por Andrade (2002) estudiando la biodiversidad de especies en el país, encontrando 2.107 entidades de las cuales el flanco este de la Cordillera Occidental tiene 444, y el de la Cordillera Central con 354, el flanco este de la Cordillera Oriental con 1.015 especies, y el Chocó biogeográfico 365. Le siguen la Orinoquia y Amazonia con 158 y 156 especies respectivamente, el Perijá con 22 y por último la región Caribe con 55 especies. De ellos, se concluye que la Cordillera Oriental es la que más influencia ejerce con especies alopatricas, comparativamente con las otras dos cadenas montañosas puesto que triplica la riqueza de especies sobre el resto de las regiones estudiadas. La región de piedemonte de la Cordillera Oriental, tal como lo atestigua recientemente Henao *et al.* (2022), es la más rica en especies, ya que comparte a una altura promedio de 1.500 msnm, especies propias de zonas andinas elevadas con las procedentes de las regiones bajas, fenómeno reflejado igualmente, en su costado oeste. Seguidamente se presenta algunos notables ejemplos de familias que en nuestro medio tienen subespecies alopatricas equivalentes; unas en el costado este de los Andes y otras al oeste aplicadas a un sector de las montañas andinas del sur de Colombia (Nariño-Putumayo), antes de su división en las tres cordilleras que se conocen. Adicionalmente, se añaden comentarios sobre las hipótesis probables que han causado su génesis a partir de entidades ancestrales por el levantamiento de los Andes.

Ejemplos testigo para Colombia

Familia Papilionidae

Los papiliónidos neotropicales incluyen 143 entidades bajo el concepto de especie biológica (Tyler *et al.* 1994; Brown *et al.* 1995), de las cuales para Colombia se han registrado 66 y 130 subespecies (Lecrom *et al.* 2002). Por estudios sobre Biogeografía que se conocen del grupo, se infiere que la mayoría de ellas tienen un origen más que todo amazónico. Esto se deja entrever en Racheli y Racheli (2004), quienes basados en parsimonias de 114 taxones procedentes de zonas interfluviales separadas entre sí, discuten su origen, tomando en cuenta especies estrictamente amazónicas y otras preandinas y andinas, cuyos rangos altitudinales provienen de tierras bajas delimitadas por áreas de distribución de endemismos (*Pterourus zagreus* (Doubleday, 1847), *Heraclides isidorus* (Doubleday, 1846), *Neographium dioxippus* (Hewitson, [1856]), *N. leucaspis* (Godart, 1819) y *N. thyastes* (Drury, 1782), entre otros). Una visión similar para géneros de la tribu **Troidini** como *Parides* Hübner, [1819], *Battus* Scopoli, 1877 y *Euryades* C. y R. Felder, 1864 fue dada por Condamine *et al.* (2012), al analizar molecularmente muchas especies para articular una filogenia calibrada en el tiempo, descubriendo que los linajes de Troidini nacieron hacia el Eoceno tardío (33-42 Ma) en América del Norte y llegaron a Sudamérica mediante conexiones temporales como Gaarlandia para colonizar la Amazonia.

Lo anterior inició una masiva diversificación en especies de *Parides* Hübner, [1819] por la extensión de la selva amazónica hacia el Caribe, hace 32 Ma, facilitado por la abundancia de sistemas fluviales de zonas bajas al paso del levantamiento de los Andes, que aconteció en esta etapa, cambiando el paisaje amazónico y la formación decisiva del sistema de Pebas que separó el este del oeste de Sudamérica. Esto propició numerosas radiaciones evolutivas y aislamiento biológico, reforzados por el origen del río Amazonas entre los 7 a 10 Ma y el levantamiento andino cambiando su drenaje y fragmentando muchos lugares de selvas

bajas. En el caso colombiano, lo evidenciamos con especies equivalentes incluidas a ambos costados de los Andes mediante su subespeciación respectiva. Hay que tener en cuenta que muchas de estas islas biológicas, además, fueron resultado de la persistencia de los Refugios Pleistocénicos, teoría actualmente cuestionada pero cuyas aplicaciones preliminares para mariposas fueron propuestas por K.S. Brown en la década de 1970 (Brown 1976, 1977, 1979, 1980; Brown *et al.* 1995).

En Colombia, los papilionidos son frecuentes en áreas de piedemonte con especies alopatricas notables, casi todas originadas en zonas bajas del bosque húmedo tropical (Descimon 1986), y que se representan en los ejemplos ilustrativos de las Figs. 2 y 3. La subespeciación aquí citada sigue los criterios taxonómicos publicados por Rothschild y Jordan (1906) y Tyler *et al.* (1994).

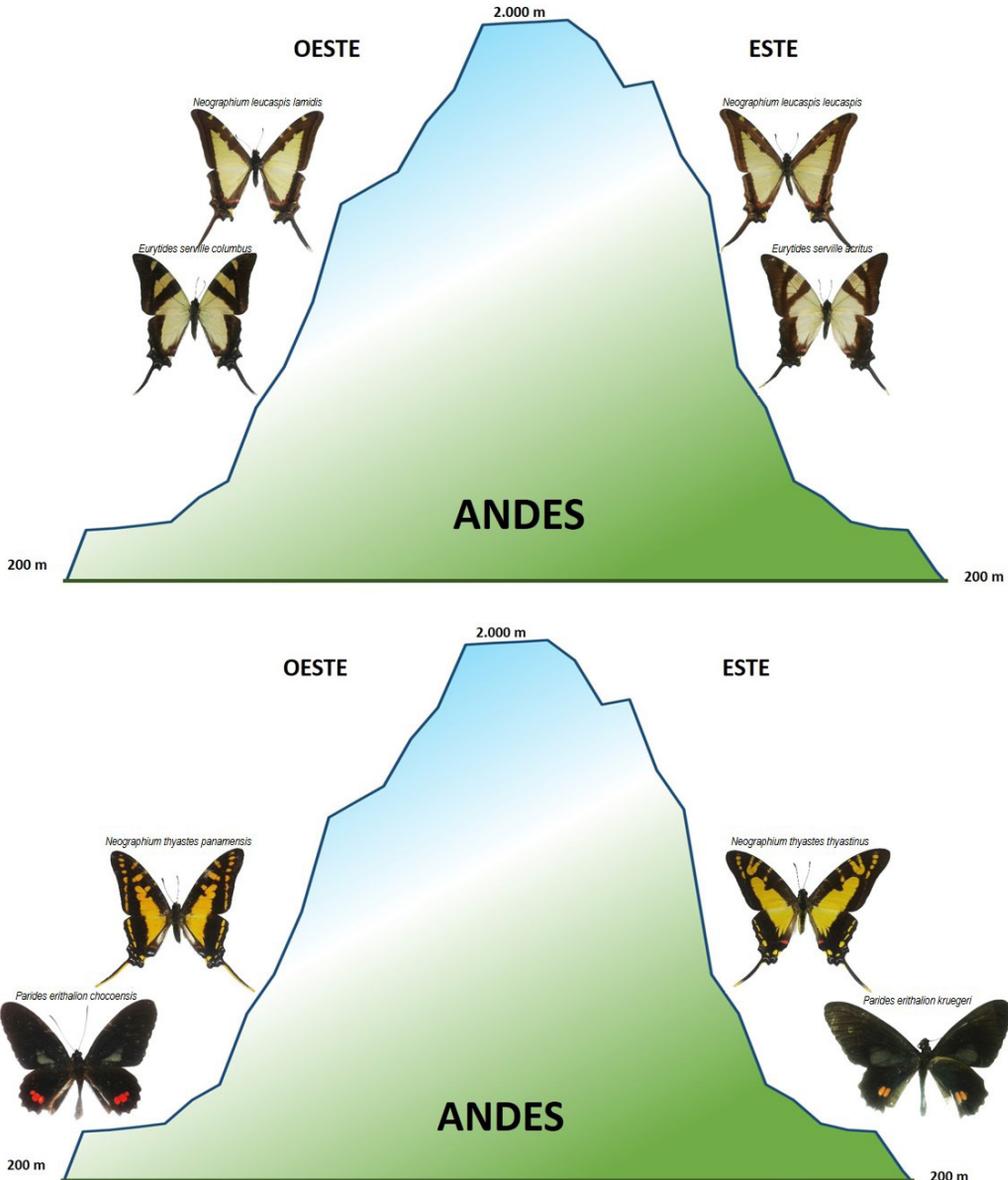


Figura 2. Ejemplos representativos de alopatría de Papilionidae en los Andes colombianos. / Figure 2. Representative examples of allopatry of Papilionidae in the Colombian Andes.

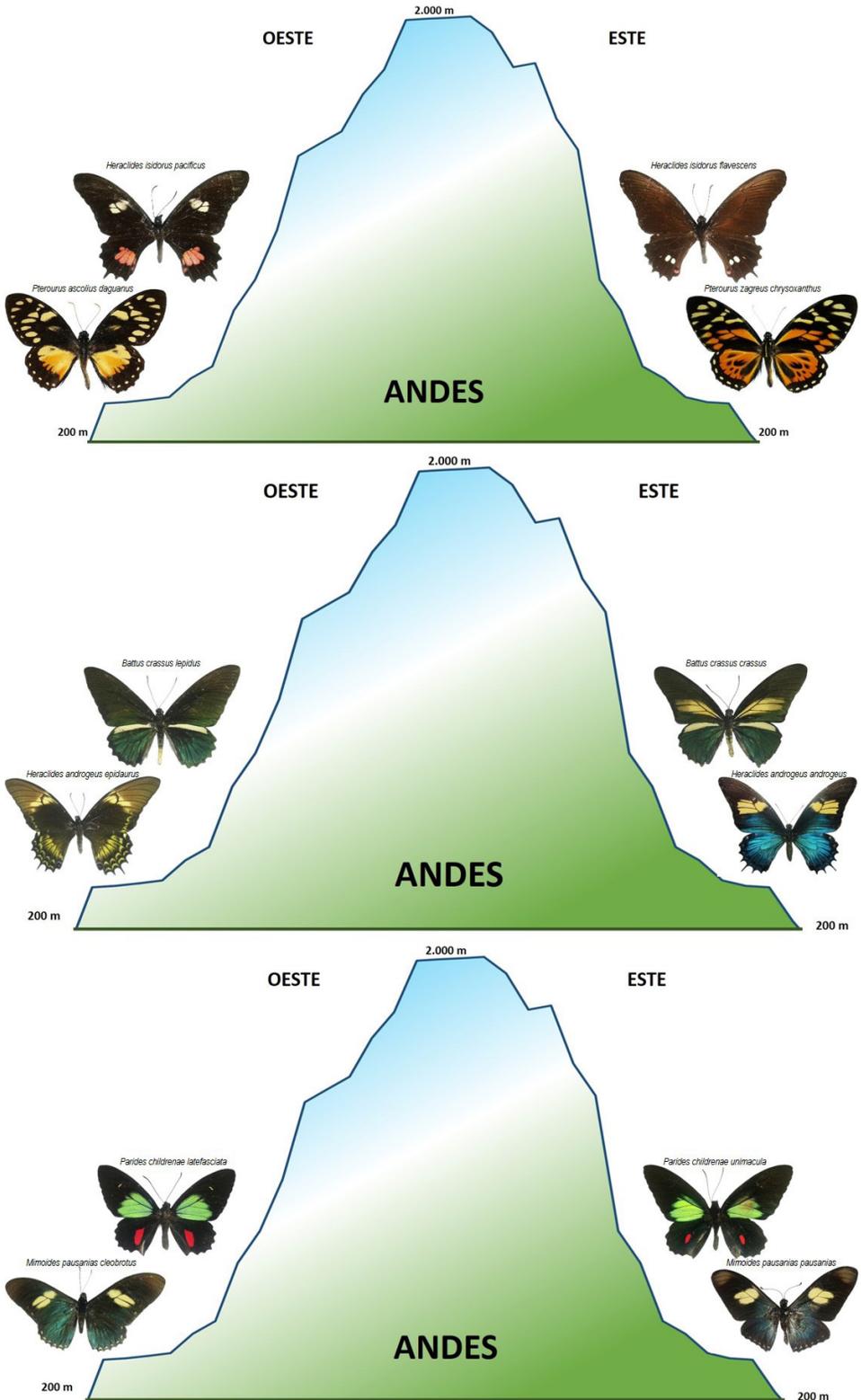


Figura 3. Ejemplos representativos de alopatría de Papilionidae en los Andes colombianos. / Figure 3. Representative examples of allopatria of Papilionidae in the Colombian Andes.

Familia Nymphalidae

Es una familia cosmopolita que cuenta con una enorme diversidad en los trópicos de América, incluye para el mundo algo más de 7.200 especies distribuidas en 400 géneros, presentes en todos los hábitats y continentes, excepto la Antártida (Freitas y Brown 2004). Su posible origen y dispersión en la región neotropical ha sido discutido recientemente por Chazot *et al.* (2018, 2021). En cuanto al fenómeno de alopatría, ponemos como ejemplo de caso ejemplares de especies equivalentes a ambos lados de los Andes representando los géneros *Catonephele* Hübner, [1819], *Phyrrogyra* Hübner, [1819], *Panacea* Godman y Salvin, 1883, *Marpesia* Hübner, [1819], *Temenis* Hübner, [1819] y *Eunica* Hübner, [1819]. Este último género (al lado de *Manataria* Kirby, [1902]), es de importante connotación puesto que su probable origen se remonta a un antiguo ancestro procedente del antiguo continente de Gondwana que conectaba Suramérica con África durante el período Mesozoico (Miller y Miller 1989, 1997). La subespeciación aquí citada sigue los criterios taxonómicos publicados en Lamas (2004). Ejemplos ilustrativos se aprecian en las Figs. 4 y 5.

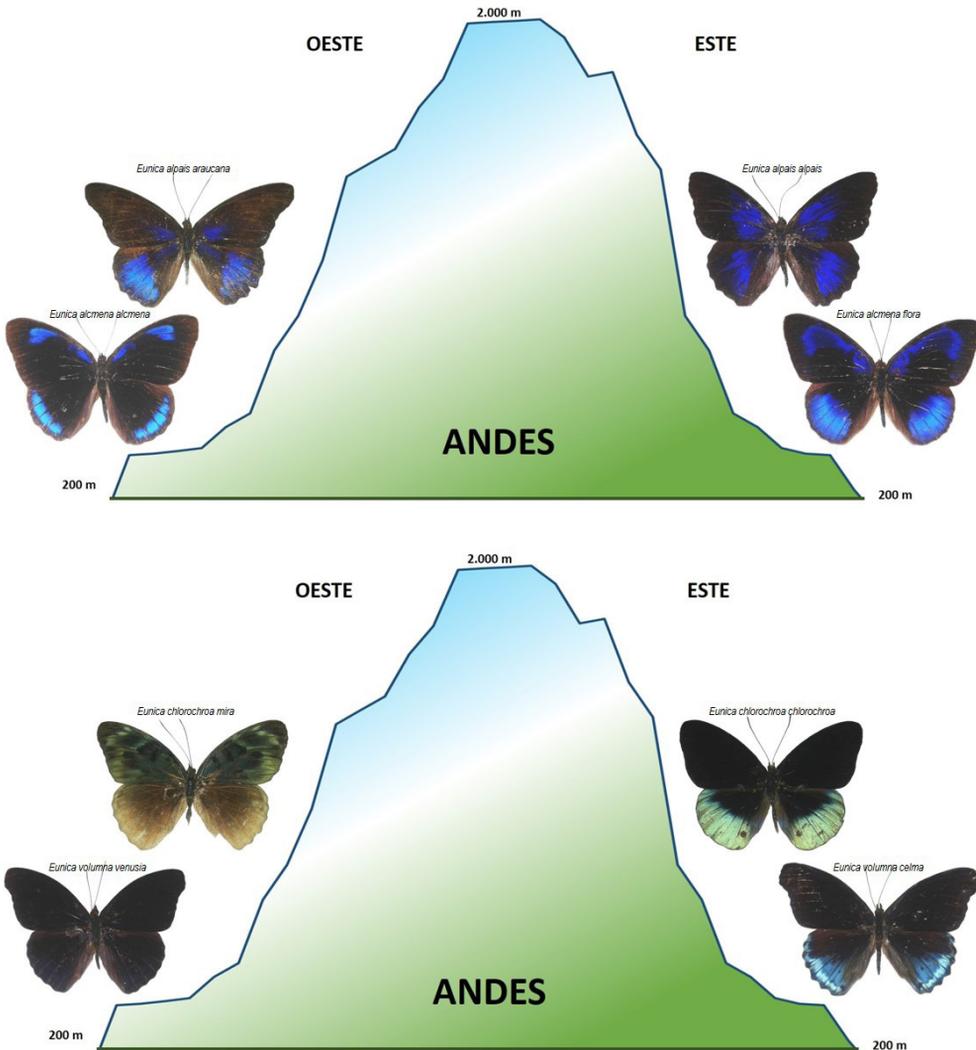


Figura 4. Ejemplos representativos de alopatría de Nymphalidae en los Andes colombianos. / **Figure 4.** Representative examples of allopatry of Nymphalidae in the Colombian Andes.

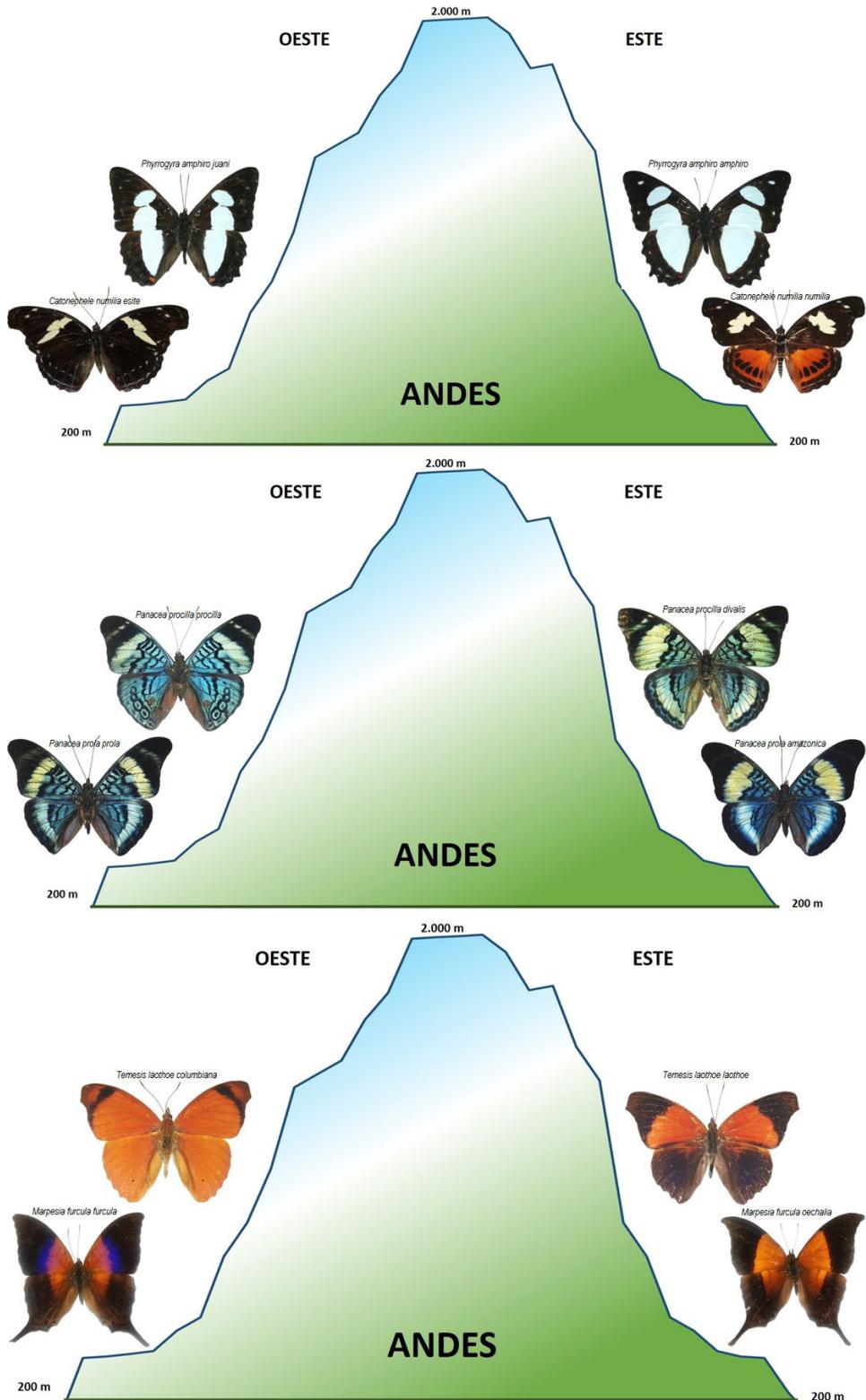


Figura 5. Ejemplos representativos de alopatría de Nymphalidae en los Andes colombianos. / Figure 5. Representative examples of allopatry of Nymphalidae in the Colombian Andes.

Familia **Nymphalidae**: Subfamilia **Charaxinae**

Referida también como familia Charaxidae (Rydon 1971; Salazar y Constantino 2001; Salazar 2004), este grupo de mariposas es muy popular y diversificado en nuestro medio. Tiene muchas especies alopatricas que son abundantes, en especial, hacia zonas de piedemonte tanto de la Cordillera Oriental como la Occidental. Su centro de dispersión amazónico se debió a eventos acontecidos en el Eoceno y Mioceno tardíos, hace 40 millones de años, con un origen probable en las zonas bajas de América Central con los **Anaeini** que colonizaron después la región Andina y el Chocó biogeográfico durante la intensa etapa de orogenia de los Andes atravesando un mar primitivo caribeño que existía por esa época. Lo anterior afectados por factores abióticos que dominaron en el Neotrópico durante el Eoceno y que ayudaron a la diversificación (Toussaint *et al.* 2019); a diferencia de los **Preponini** originados casi todos en Sudamérica, hace aproximadamente 28 millones de años (Ortiz *et al.* 2020). Como subespecies alopatricas resaltamos al género *Anaemorpha* Rothschild, 1894 con dos entidades: *A. splendida splendida* Rothschild, 1894 del Oriente y *A. splendida mirifica* Simon y Willmott, 2017 del Occidente, descrita como especie válida pero considerada aquí por prudencia como subespecie tal como sucede con *Archaeoprepona licomedes pacifica* Constantino y Salazar, 1998 y *Polygrapha cyanea silvaorum* Constantino y Salazar, 1998 y una nueva subespecie de *Prepona werneri* Hering y Hopp, 1925 existente en el Putumayo cuyo descubrimiento dejó entrever Johnson y Descimon (1988) en su momento. La subespeciación aquí citada sigue los criterios taxonómicos de Salazar y Constantino (2001). Algunos ejemplos ilustrativos se observan en las Figs. 6 y 7.

Familia **Nymphalidae**: Subfamilia **Satyrinae** (tribus Brassolini y Morphini)

Son dos grupos bastante familiares en los trópicos de América y están representados por las mariposas ojos de búho y emperador, respectivamente. Se ejemplifican aquí, a cuatro entidades; las dos primeras pertenecientes al género *Eryphanis* Boisduval, 1870 con la especie *E. zolvizora* (Hewitson, 1877) y dos subespecies alopatricas que fueron estudiadas con detalle por Blandin *et al.* (2014) junto al resto de especies de dicho grupo. Blandin (1977), y en especial, Matos-Maravi *et al.* (2021) tratan el origen, evolución y biogeografía de los Brassolini neotropicales. Respecto a los Morphini incluye quizás a las especies más bellas y emblemáticas del Neotrópico destacando sobre todo el género *Morpho* Fabricius, 1807 comúnmente llamadas “mariposas de Muzo” (Krüger 1924).

Desde la década de 1970 se han propuesto varias hipótesis de diversa interpretación tratando de explicar su verdadero origen biogeográfico y escenarios de dispersión en el contexto neotropical (Young y Muyschondt 1972; Blandin 2007; Penz *et al.* 2014). Blandin y Purser (2013) entre otros, concluyen que el género *Morpho* se originó en un continente protosudamericano hacia los Andes, diversificándose en el Oligoceno hace 23 a 34 millones de años. Varios eventos de radiación acontecieron favorecidos por la geodinámica Andina responsable en un alto grado de la diversidad de las mariposas neotropicales por adaptación incluso, a nuevas plantas hospederas desde los bosques pantanosos de tierras bajas, los bosques secos y los nublados de tierras elevadas. En el caso explícito de especies alopatricas de *Morpho*, Purser y Lacomme (2016) basados en Blandin y Purser (2013), presentaron en un esquema topográfico de las tres cordilleras, la ocurrencia en los costados andinos de entidades equivalentes de cada uno, incluyendo también los valles interandinos del Cauca y Magdalena. Se representa como ejemplo, el caso de *M. menelaus occidentalis* C. y R. Felder, 1862 y *M. menelaus amathonte* Deyrolle, 1860 equivalentes en ambos costados de los Andes. La subespeciación citada sigue los criterios taxonómicos publicados en Blandin *et al.* (2014) y Lamas (2004). Ejemplos ilustrativos se observan en la Fig. 8.

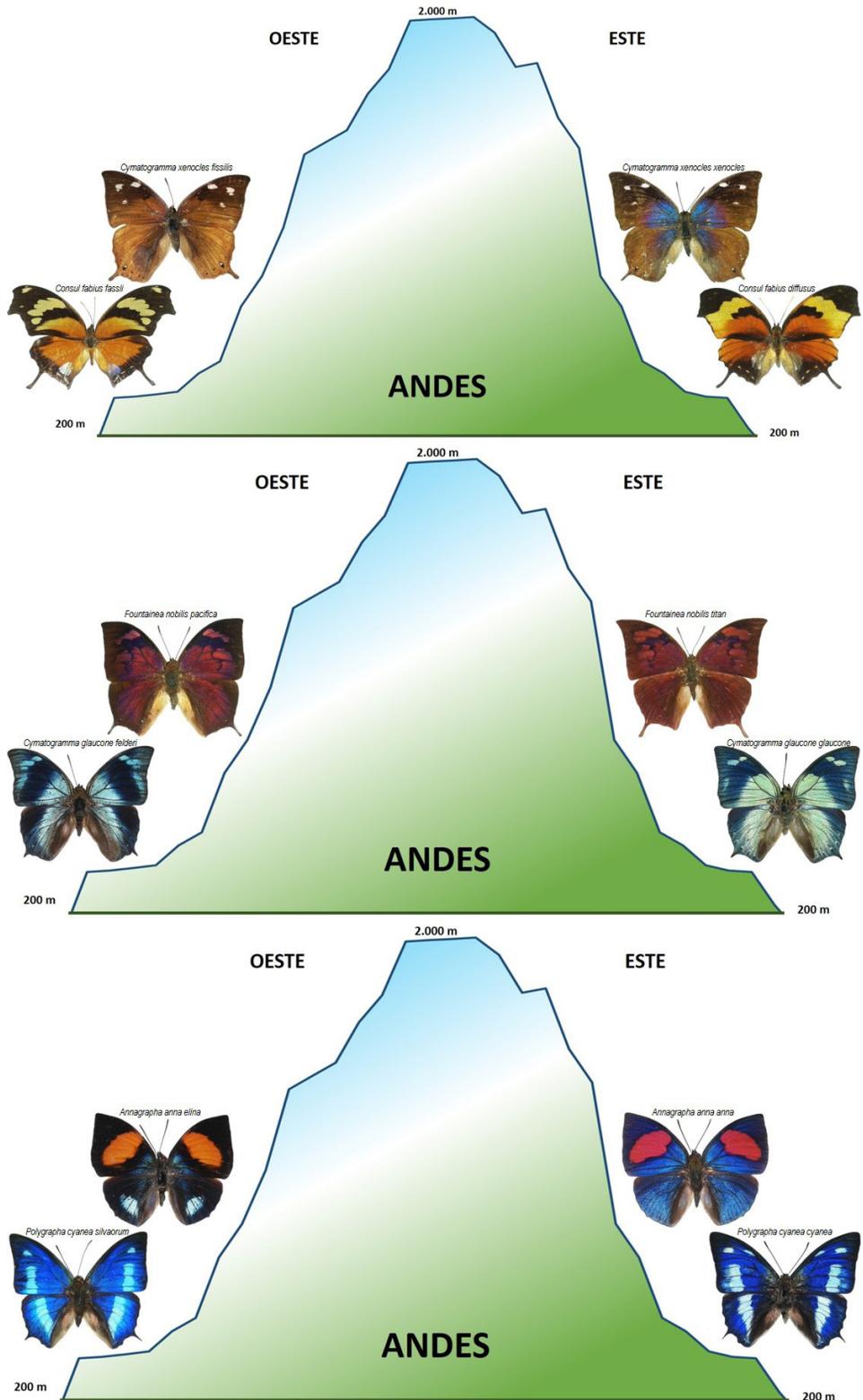


Figura 6. Ejemplos representativos de alopatría de Nymphalidae: Charaxinae en los Andes colombianos.
/ Figure 6. Representative examples of allopatria of Nymphalidae: Charaxinae in the Colombian Andes.

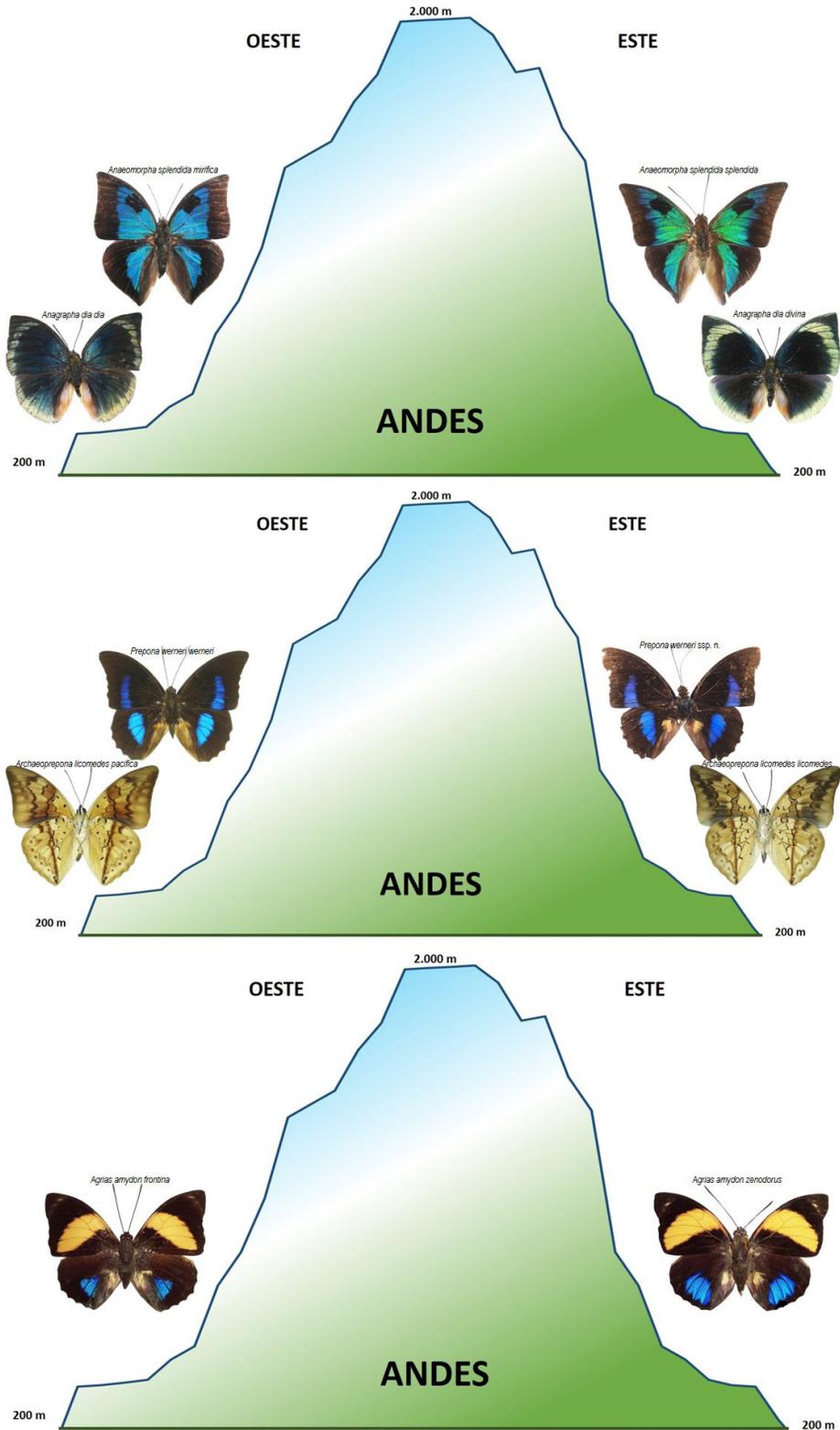


Figura 7. Ejemplos representativos de alopatría de Nymphalidae: Charaxinae en los Andes colombianos.
/ **Figure 7.** Representative examples of allopatry of Nymphalidae: Charaxinae in the Colombian Andes.

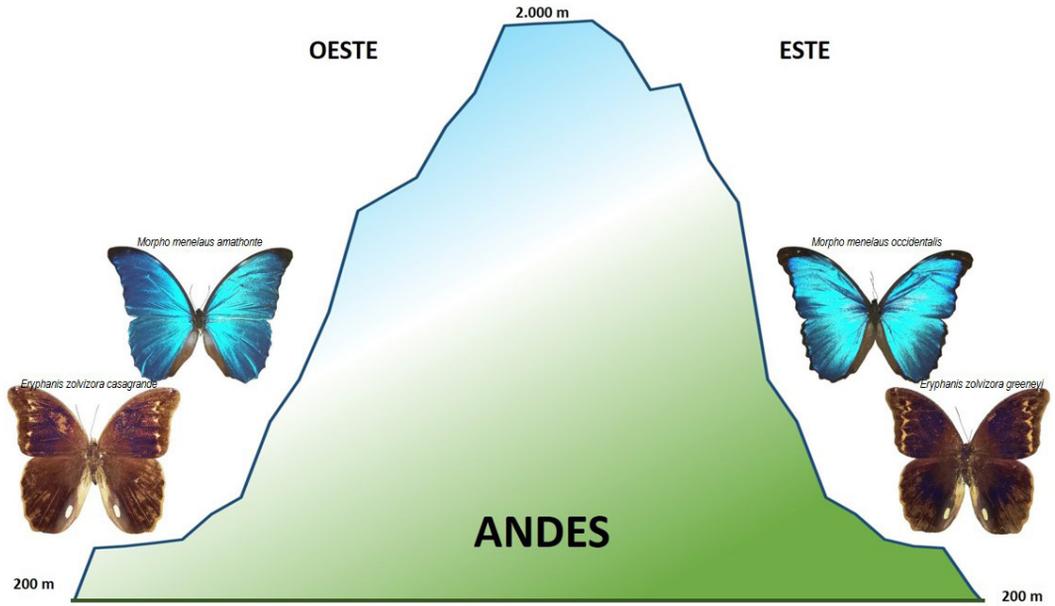


Figura 8. Ejemplos representativos de alopatria de Nymphalidae: Satyrinae en los Andes colombianos. / **Figure 8.** Representative examples of allopatría of Nymphalidae: Satyrinae in the Colombian Andes.

Familia Riodinidae

Constituye un extenso grupo de pequeñas mariposas casi que exclusivas de la región neotropical y caracterizadas por sus vívidos colores. Con 1.500 especies incluidas en 140 géneros, los representantes de Riodinidae se encuentran altamente diversificados en bosques de tierras bajas, sin embargo, varios géneros han colonizado zonas de piedemonte hasta un poco más allá de los 2.000 msnm. El probable origen del grupo a nivel evolutivo y biogeográfico ha sido explorado por Callaghan (1985), Hall y Harvey (2002) y Espeland *et al.* (2015) quienes, en consenso, sitúan a la familia como originada de tierras bajas de la protoamazonia separándose de los licénidos, sus parientes más cercanos, hace 96 millones de años en el periodo Cretácico. También existieron dispersiones posteriores que sucedieron en el puente terrestre de Bering durante el Oligoceno. La subespeciación aquí citada sigue los criterios taxonómicos publicados en Lamas (2004). Ejemplos ilustrativos se observan en la Fig. 9.

Familia Hesperidae

El origen de esta notable familia se remonta al viejo mundo, hipótesis apoyada por registros fósiles encontrados en Dinamarca que datan del Eoceno, hace unos 55 millones de años, y que propone posteriores colonizaciones al nuevo mundo. Tuvo al igual, ulteriores colonizaciones al nuevo mundo mediante dispersiones y extinciones regionales. Lo anterior incluye a los Pyrrhopyginae y Eudaminae, que son grupos de llamativos y robustos hespéridos propios de la región neotropical de los cuales extraemos dos ejemplos de especies alopatricas con patrones alares y de colores muy parecidos (Toussaint *et al.* 2018; Mielke *et al.* 2022). Ejemplos ilustrativos se observan en la Fig. 10.

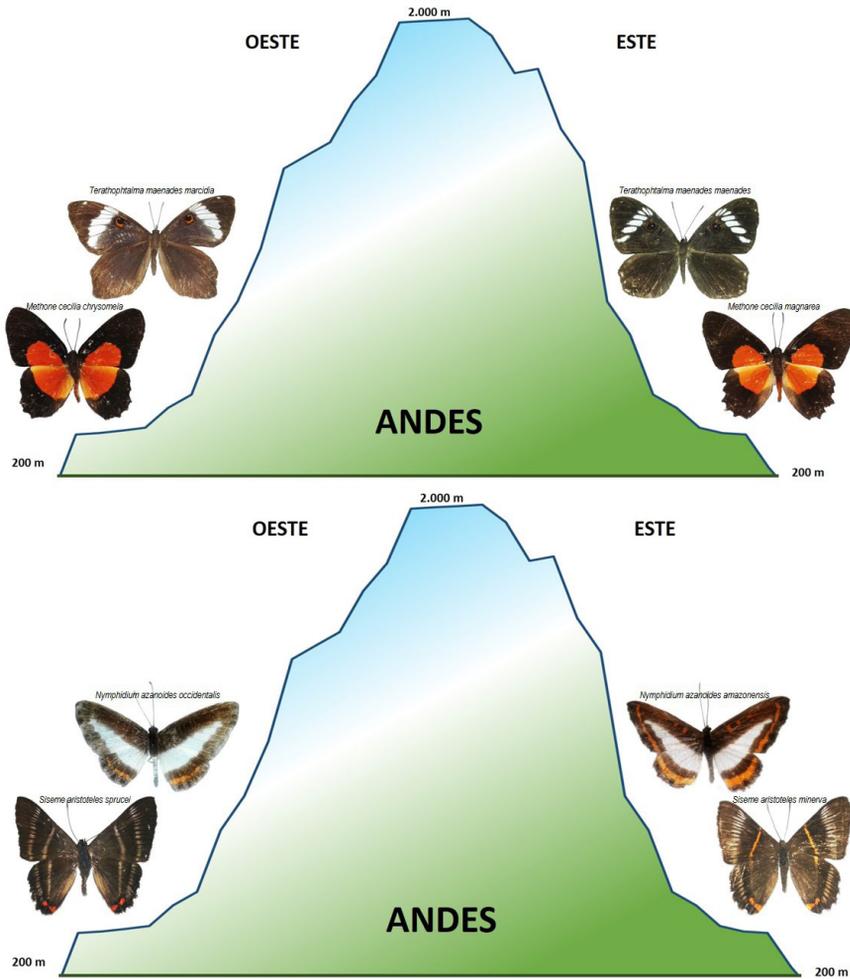


Figura 9. Ejemplos representativos de alopatría de Riodinidae en los Andes colombianos. / Figure 9. Representative examples of allopatry of Riodinidae in the Colombian Andes.

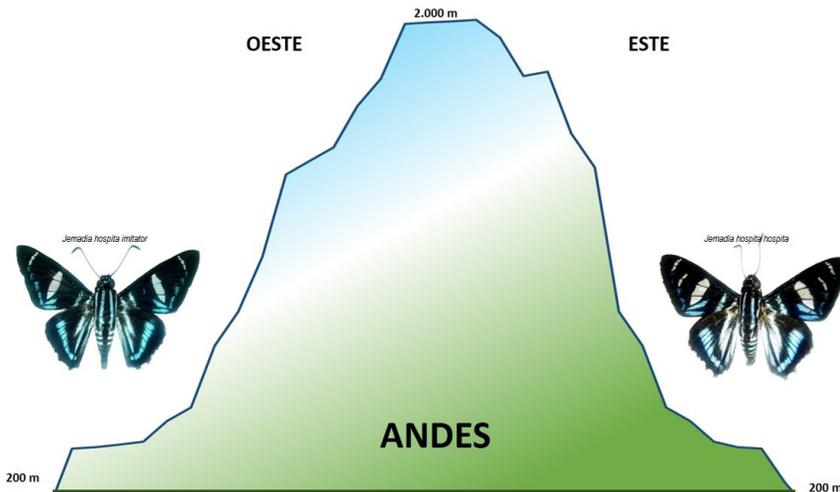


Figura 10. Ejemplos representativos de alopatría de Hesperiiidae en los Andes colombianos. / Figure 10. Representative examples of allopatry of Hesperiiidae in the Colombian Andes.

Conclusiones

La alopatría es un fenómeno frecuente en regiones tropicales, y en Colombia es el resultado del levantamiento u orogenia de las tres cordilleras que durante épocas prehistóricas fueron separando poblaciones de especies de mariposas paulatinamente, hasta lograr subespeciación local. Las primeras observaciones en este sentido se debieron a los esfuerzos de pioneros y exploradores alemanes que advirtieron la influencia de la variación altitudinal sobre plantas y animales.

Varios conceptos de especie y subespecie se exploran, basados en algunas teorías y conclusiones preliminares que hasta el presente se han propuesto y cuya interpretación es diversa y no concluyente. Los ejemplos de mariposas aquí ilustrados expresan el fenómeno de la alopatría con equivalencia biológica referentes a subespecies de origen amazónico al este de los Andes, frente a las del Chocó biogeográfico al oeste, tomando como base una zona montañosa de piedemonte existente entre Nariño-Putumayo al oriente, y Nariño-Chocó al occidente.

Agradecimientos

Los autores desean agradecer a las siguientes personas que en su momento facilitaron literatura especializada y fotografías sobre el tema: Henri Descimon, Keith S. Brown Jr., Patrick Blandin, Gustavo Kattan (+), Angel Luis Vilorio, Jorge Llorente, Tomas Pycrz, Greg Nielsen, Gerardo Lamas, José I. Vargas, Ernesto W. Schmidt-Mumm (+), Adriana Hurtado, y Francisco Cabrero Sañudo. Conceptos adicionales para la temática abordada en el presente trabajo fueron debidos a Luis Carlos Pardo, Efraín Reinel Henao, Vaclav Pacl, Luis Constantino y en especial a Jorge M. González.

Literatura Citada

- Ackery, P., de Jong, R. y Vane-Wright, R.I. (1999)** The Butterflies: Hedyloidea, Hesperioidea and Papilionoidea. *En: Kristensen N. (Ed). Pp. 263-300. Lepidoptera, Moths and Butterflies.* Walter de Gruyter, Berlin.
- Adams, M.J. (1986)** Pronophilinae butterflies (Satyridae) of the three Andean Cordilleras of Colombia. *Zoological Journal of the Linnean Society, 87:* 235-320.
- Andrade-C, M.G. (2002)** Biodiversidad de las mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) de Colombia. *PrIBES, 2:* 153-172.
- Apolinar, M. (1928)** Actividades de un naturalista en Colombia. *Boletín de la Sociedad Colombiana de Ciencias Naturales, 96:* 90-96.
- Blandin, P. (1977)** Le distribution géographique des Brassolinae (Lepidoptera-Satyridae) fiats et problemas. *Publication du Laboratoire de Zoologie de L'Ecole Normal Supérieure, 9:* 161-218.
- Blandin, P. (2007)** The systematics of the genus *Morpho* Fabricius (Lepidoptera: Nymphalidae: Morphinae). Hillside Books, Canterbury, UK. 277 pp.
- Blandin, P. y Purser, B. (2013)** Evolution and diversification of Neotropical butterflies: insights from the biogeography and phylogeny of the genus *Morpho* Fabricius, 1807 (Nymphalidae: Morphinae) with a review of geodynamics of South America. *Tropical Lepidoptera Research, 23(2):* 62-85.
- Blandin, P., Bristow, R., Neild, A., Sousa, J., Gareca, J. y Huertas, B. (2014)** Revisiting the Andean butterfly *Eryphanis zolvizora* group (Lepidoptera, Nymphalidae): one or several species? *European Journal of Taxonomy, 71:* 1-66.
- Brown, K.S. (1976)** An illustrated key to the silvaniform *Heliconius* (Lepidoptera: Nymphalidae) with descriptions of new subspecies. *Transactions of the American Entomological Society, 102(3):* 373-484.

- Brown, K.S. (1977)** Centros de evolución, refugios cuaternarios e conservación de patrimonios genéticos na região neotropical: padrões de diferenciação em Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Acta Amazônica*, 7(1): 75-137.
- Brown, K.S. (1979)** *Ecologia geográfica e evolução nas florestas neotropicais*. São Paulo, Universidade Estadual de Campinas. xxxi + 265 pp.
- Brown, K.S. (1980)** A review of the genus *Hypothyris* Hübner (Nymphalidae), with descriptions of three new subspecies and early stages of *H. daphnis*. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 34(2): 152-172.
- Brown, K.S., Berlingeri, C., Klitzke, C.I. y Rubbo dos Santos, P. (1995)** Neotropical swallowtails: Chemistry of food plant relationships, population ecology, and biosystematics, pp. 405-445, *En: Scriber, J., Y. Tsubaki and R. Lederhouse (Eds.), Swallowtail butterflies: ecology and evolutionary biology*. Gainesville, USA.
- Bürger, O. (1919)** Reisen eines naturforschers im Tropischen Südamerika. Fahrer in Columbien und Venezuela, Leipzig. 469 pp.
- Chazot, N., Silva, D., Willmott, K., Freitas, A.V., Lamas, G., Mallet, J., Sanchez, C., Uribe, S. y Elias, M. (2018)** Contrasting patterns of Andean diversification among three diverse clades of Neotropical clearwing butterflies. *Ecology and Evolution*, 8(8): 3965-3982.
- Chazot, N., Condamine, F., Dudas, G., Peña, C., Matos, P., Aduse Poku, K., Elias, M., Warren, A., Lohman, D., Penz, C., De Vries, P., Fric, Z., Nylín, S., Müller, C., Yuji, A., Brandao, K., Lamas, G., Zubeck, A., Ortiz, E., Vila, R., Freitas, A.V. y Wahlberg, N. (2021)** Conserved ancestral tropical niche but different continental histories explain the latitudinal diversity gradient in brush-footed butterflies. *Nature Communications*, 12(5717): 1-10.
- Condamine, F., Silva, K., Kergoat, G. y Sperling, F. (2012)** Biographic and diversification patterns of Neotropical Troidini butterflies (Papilionidae) support a museum model of diversity dynamics for Amazonia. *BMC Evolutionary Biology*, 12: 2-16.
- Callaghan, C.J. (1985)** Notes on the zoogeographic distribution of butterflies of the subfamily Riodininae in Colombia. *Journal of the Research on Lepidoptera, Suppl. 1*: 51-69.
- Cox, C.B. y Moore, P. (2010)** Biogeography, an ecological and evolutionary approach. John Wiley & Sons, Inc., New York, USA. 497 pp.
- Chapman, F.M. (1917)** The distribution of bird-life in Colombia: A contribution to a biological survey of Southamerica. *Bulletin of Museum of Natural History*, 36: 3-729.
- Chardon, C.E. (1947)** Edouard André (1840-1911) jardinero naturalista y sus viajes por Colombia y Ecuador. *Caldasia*, 4(19): 283-292.
- D'Abbrera, B. (1987)** *Butterflies of the Neotropical Region*, III, IV: 385-678. Hill House, Victoria, Australia.
- D'Abbrera, B. (1988)** *Butterflies of the Neotropical Region*, V: 679-877. Hill House, Victoria, Australia.
- D'Abbrera, B. (1994)** *Butterflies of the Neotropical Region*, VI: 879-1096. Hill House, Victoria, Australia.
- Descimon, H. (1986)** Origins of Lepidoptera faunas in the high Andes: High Altitude Tropical Biogeography. New York, USA. 532 pp.
- Ehrlich, P. (1957)** Systematics and subspecies. *Lepidoptera News*, 11(4-5): 155-157.
- Espeland, M., Hall, J., De Vries, P., Lees, D., Cornwall, M., Hsu, Y., Wu, L., Campbell, D., Talavera, G., Vila, R., Salzman, S., Ruehr, S., Lohman, D. y Pierce, N. (2015)** Ancient Neotropical origin and recent recolonization Phylogeny, biogeography and diversification of the Riodinidae (Lep.). *Molecular Phylogeny and Evolution*, 93: 296-306.
- Fassl, A.H. (1911)** Die vertikale Verbreitung der Lepidopteren in der Columbischen Central Cordillere. *Fauna Exotica*, 7: 23-26, 29-30.
- Fassl, A.H. (1915)** Die vertikale Verbreitung der Lepidopteren in der Columbischen West Cordillere. *Entomologische Rundschau*, 32(2): 9-12.

- Fassl, A.H. (1918)** Die vertikale Verbreitung der Lepidopteren in der Columbischen Ost Cordillere. *Entomologische Rundschau*, 1: 1-4, 30-31, 48-50.
- Freitas L., A.V. y Brown, K.S. (2004)** The phylogeny of the Nymphalidae (Lepidoptera). *Systematic Biology*, 53: 363-383.
- Futuyma, D.J. (1998)** Speciation. Evolutionary Biology. Sinauer Assoc. Inc., Massachusetts, USA. 484 pp.
- Gould, S.J. (1993)** El Libro de la Vida, Critica, Barcelona, España. 255 pp.
- Guillaumin, G. (2009)** Raives Anthropos Methodologie de la theorie de la Evolution de Charles Darwin. Universidad Autónoma Metropolitana, Barcelona, España. 271 pp.
- Grimaldi, D. y Engel, M. (2005)** Evolution of the Insects. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 755 pp.
- Hall, J. y Harvey, P. (2002)** The phylogeography of Amazonia, revisited: new evidence from Riodinid butterflies. *Evolution*, 56(7): 1489-1497.
- Henao, E.R., Salazar, J.A., Burbano, G. y Rodríguez, J.V. (2022)** Mariposas de un sector sur de la vertiente este de la Cordillera Oriental del municipio de Piamonte, Cauca (Lepidoptera). *Boletín Científico Museo de Historia Natural Universidad de Caldas*, 26(2): 211-258.
- Hubbell, T.H. (1954)** The naming of geographically variant populations. *Systematic Zoology*, 3(3): 113-121.
- Jaksic, F. y Marone, L. (2007)** Ecología de las comunidades. Universidad Católica de Chile, Santiago de Chile. 336 pp.
- Johnson, H. y Descimon, H. (1988)** Systematic status and distribution of the little-known charaxine *Prepona wernerii* Hering & Hopp. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 42(4): 269-275.
- Kattan, G., Morales, G., Franco, P., Vargas, W., Herrera, M., Angarita, I., Constantino, L.M., Heredia, M. y Salazar, J.A. (2000)** Patrones de diversidad biológica en los Andes de Colombia. World Life Foundation, Fundación Ecoandina, Cali, Colombia. 87 pp.
- Kattan, G., Franco, P., Rojas, V. y Morales, G. (2004)** Biological diversification in a complex region. A spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. *Journal of Biogeography*, 31: 1829-1839.
- Krüger, E. (1924)** Die Morphiden Kolumbiens nebst einigen allgemeinen bemerkungen über morphiden. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 38(1): 23-39.
- Lamas, G. (2004)** Atlas of Neotropical Lepidoptera, Checklist: part 4A Hesperioidea-Papilionoidea. Association for tropical Lepidoptera & Scientific publishers, Gainesville, USA. 439 pp.
- Lamas, G., Robbins, R. y Field, W. (1995)** Bibliography of Butterflies. Association for Tropical Lepidoptera & Scientific Publishers, Gainesville, USA. 463 pp.
- Lecrom, J., Constantino, L.M. y Salazar, J. (2002)** *Mariposas de Colombia*, Papilionidae. Carlec Ltda. 112 pp.
- Llorente, J. (1986)** Algunas ideas de la teoría sistemática contemporánea. *Ciencias*, 1: 74-87.
- Llorente, J. y Michan, L. (2000)** El concepto de especie y sus implicaciones para el desarrollo de inventarios y estimación en Biodiversidad. *PRIBES*, 1: 87-96.
- Lopera, P.A., Castro, P.A. y Vélez, A. (2017)** Wanderjahre, años de viaje en el Neotrópico. Colección viajeros de Juan Kalb. Centro de estudios-Universidad EAFIT, Medellín, Colombia. 151 pp.
- Mayr, E. (1983)** Especiación y macroevolución. *Interciencia*, 8(3): 133-142.
- Matos-Maravi, P., Wahlberg, N., Freitas, A.V.L., De Vries, P., Antonelli, A. y Penz, C.M. (2021)** Mesoamerica is a cradle and the Atlantic Forest is a museum of Neotropical butterfly diversity: insights from the evolution and biogeography of Brassolini (Lepidoptera: Nymphalidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 1: 1-21.

- Mielke, O., Brockmann, E. y Costa, C. (2022)** Hesperidae II. New World Hesperidae: Pyrrhopyginae. Part. 1. *En: Bauer, E & Frankenbach, T. (Eds.). Butterflies of the World.* Keltorn, Goecke & Evers. 49: 1-120.
- Miller, J.Y. y Miller, L.D. (1989)** The Biogeography of West Indian Butterflies (Lepidoptera): A vicariance model. Woods, C.A (Ed) *Biogeography of the West Indies, past, present and future:* 229-262. Gainesville, S. Crane press.
- Miller, L.D. y Miller, Y. (1997)** Gondwanan Butterflies. The Africa-South American connection. *Metamorphosis, Suppl.*, 3: 42-51.
- Mullen, S. y Shaw, K. (2014)** Insect speciation rules: unifying concepts in speciation research. *Annals Review of Entomology*, 59: 339-361.
- Murillo, L.M. (1951)** Colombia, un archipiélago biológico, recopilación de documentos para un estudio ecológico del país. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 8(30): 68-221.
- Niculescu, E. (1973)** La speciation sympátrique et allopatric chez les Lépidoptères. *Bulletin Societe Linneana Lyon (NS)*, 42: 49-57.
- Niculescu, E. (1980)** Le Graphisme L'armature genital et le problem de espece dans les genre Eurytides Hübner (Lep. Pap.). *SHILAP, Revista de Lepidopterología*, 8(29): 7-10.
- Niculescu, E. (1981)** Le problema de espece dans la familie Lycaenidae (Lep.) *SHILAP, Revista de Lepidopterología*, 9(34): 103-108.
- Niculescu, E. (1983)** Le status taxonomique de les formes allopatricas. *SHILAP, Revista de Lepidopterología*, 11(43): 271-274.
- Niculescu, E. (1984)** Le concept de lá espece en Zoología. *SHILAP, Revista de Lepidopterología*, 12(45): 7-11.
- Niculescu, E. (1985)** Problèmes de Systematique dans la familie Nymphalidae (Lepidoptera). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 32(4-5): 335-347.
- Niculescu, E. (1989)** Le définition de taxons, operation indispensable a la Systematique des Lépidoptères. *SHILAP, Revista de Lepidopterología*, 17(68): 395-419.
- Nordenskiöld, A.E. (1949)** Evolución histórica de las ciencias biológicas. Ed. Espasa-Calpe, Buenos Aires, Argentina. 714 pp.
- Ortiz, E., Gomez, J.P., Espeland, M., Toussaint, E. y Willmott, K. (2020)** The roles of wing color pattern and geography in the evolution of Neotropical Preponini butterflies. *Ecology and Evolution*, 1: 1-15.
- Parker, S. (2014)** Evolución, toda la historia. Ed. Blume, Barcelona, España. 575 pp.
- Penz, C., De Vries, P., Tufto, J. y Lande, R. (2014)** Butterfly dispersal across Amazonia and its implication for biogeography. *Ecography*, 38: 1-9.
- Pyrz, T. y Wojtusiak, J. (2002)** The vertical distribution of pronophilina butterflies (Nymphalidae) along elevational transect in Monte Zerpa (Mérida, Venezuela) with remarks on their diversity and parapatric distribution. *Global Ecology and Biogeography*, 11: 211-221.
- Pyrz, T. y Rodríguez, G. (2007)** Mariposas de la tribu Pronophilini en la Cordillera Occidental de los Andes de Colombia (Lep.). *SHILAP, Revista de Lepidopterología*, 35(140): 455-489.
- Pyrz, T., Wojtusiak, J. y Carlacz, R. (2009)** Diversity and distribution patterns of Pronophilini butterflies (Lepidoptera) along an altitudinal transect in nor-western Ecuador. *Neotropical Entomology*, 38(6): 716-726.
- Purser, B. y Lacomme, D. (2016)** Les Andes septentrionales. *En: Gayman, J.M., Merlier, F., Ouvaroff, J., Bénéluz, F., Lacomme, D. y Purser, B. (eds.), Les Morpho. Distribution, diversification, component, Paris, Chirat, France. Pp. 92-118.*
- Robledo, E. (1919)** Memorias de Juan de Boussingault (1824-1830). *Archivo Historial*, 14: 51-102.

- Racheli, L. y Racheli, T. (2004)** Patterns of Amazonian area relationships based on raw distribution of papilionid butterflies (Lep. Papilionidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 82: 34-357.
- Rohlfien, K. (1994)** Zur geschichte der Dipterenammlung des Deutschen Entomologischen Institut. *Studia Dipterologica*, 1: 3-32.
- Rothschild, W. y Jordan, K. (1906)** A revision of the American papilios. *Novitates Zoologicae*, 13(3): 411-732.
- Rydon, A.H.B. (1971)** The systematics of the Charaxidae (Lepidoptera: Nymphaloidea). *The Entomologist's Record*, 83: 219-233, 283-287, 310-316, 336-341, 383-388.
- Salazar, J.A. (1999)** Notas biográficas a una historia de la lepidopterología durante el siglo XX. *Boletín Científico Museo de Historia Natural U. de Caldas*, 3: 71-102.
- Salazar, J.A. (2004)** Patrones miméticos de coloración en algunos Charaxidae de Colombia y sus modelos Müllermanos. *Lambillionea*, 104(1): 109-120.
- Salazar, J.A y Constantino, L.M. (2001)** Synthesis of the Colombian Charaxidae and description of new genera for Southamerica: *Rydonia*, *Annagrapha*, *Pseudocharaxes*, *Muyschondtia*, *Zikania*. *Lambillionea*, 2 (Suppl. 3): 344-369.
- Toussaint, E., Breinholt, J., Earl, C., Warren, A., Brower, A., Yago, M., Dexter, K., Espeland, M., Pierce, N., Lohman, D. y Kawahara, A. (2018)** Anchored phylogenomics illuminates the Skipper butterfly tree of Life. *BMC, Evolutionary Biology*, 18: 101-111.
- Toussaint, E., Dias, F., Mielke, O., Casagrande, M.M., Sañudo, C., Lam, A., Moriniere, J., Balke, M. y Vila, R. (2019)** Flight over the Proto-Caribbean seaway. Phylogeny and macroevolution of Neotropical Anaeni leafwing butterflies. *Molecular Physiology and Evolution*, 137: 86-103.
- Tyler, H.A., Brown, K.S. y Wilson, K.H. (1994)** *Swallowtail Butterflies of Americas*: Scientific Publishers, Gainesville, USA. 377 pp.
- Viloria, A.L. (2002)** Limitaciones que ofrecen las diferentes interpretaciones taxonómicas y biogeográficas al inventario de lepidópteros hiperdiversos de las montañas neotropicales y sus posibles aplicaciones. *PrIBES*, 2: 173-190.
- Viloria, A.L. (2003)** Historical biogeography and the origins of the satyrine butterflies of Tropical Andes (Lepidoptera: Rhopalocera). *En: Morrone J. y Llorente J. (Eds). Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*, Universidad Nacional Autónoma de México, 261 pp.
- Vuilleumier, F. (1977)** Barrières ecogeographiques permettant la speciation des oiseaux des hautes Andes. *Publication du Laboratoire de Zoología de L'Ecole Normal Supérieure*, 9: 37-48.
- Wilson, E.O. (1992)** *La Diversidad de la Vida*. Ed. Drakontos, Barcelona, España. 410 pp.
- Wilson, E.O. y Brown, W.L. (1953)** The subspecies concept and its taxonomic application. *Systematic Zoology*, 2(3): 97-111.
- Wulf, A. (2021)** *La Invención de la Naturaleza: El Nuevo mundo de Alexander von Humboldt*. Ed. Taurus, Bogotá, Colombia. 578 pp.
- Young, A.M. y Muyschondt, A. (1972)** Geographical and ecological expansion in tropical butterflies of the genus *Morpho* in evolutionary time. *Revista de Biología Tropical*, 20(2): 231-263.
- Zeigler, D. (2014)** *Evolution, components and mechanisms*. Academic press, Elsevier, London, 186 pp.
- Zunino, M. (2000)** El concepto de área de distribución. *PrIBES*, 1: 79-85.
- Zunino, M. y Palestini, C. (1991)** El concepto de especie y la biogeografía. *Anales de Biología Animal*, 17: 85-88.