

MARIPOSAS ITHOMIINAE (FAM: NYMPHALIDAE) DE PARCHES DE VEGETACIÓN NATURAL DEL SUROCCIDENTE ANTIOQUEÑO (COLOMBIA)

Sandra Muriel

Fundación EcoAndina/Wildlife Conservation Society – Programa Colombia, Av. 2da. Oeste # 10 – 54 Cali, Colombia; correo electrónico: sbmuriel@yahoo.com.mx

RESUMEN

Se presenta el inventario de mariposas Ithomiinae, resultado de un estudio realizado en parches de bosque secundario rodeados por matrices de café, en los municipios de Venecia, Fredonia, Amagá y Ciudad Bolívar del suroccidente antioqueño, entre diciembre de 2003 y noviembre de 2004. Las mariposas fueron capturadas con redes entomológicas, marcadas y liberadas nuevamente. Para la identificación se siguieron las claves de Fox (1940), en la separación de géneros, luego por comparación con guías fotográficas y finalmente la mayoría de las especies fueron confirmadas por un especialista. En total se registraron 22 géneros y 48 especies, aunque es posible que este número se incremente luego de un muestreo más exhaustivo en busca de especies de *Mechanitis*, *Dircenna*, *Episcada* y *Oleria*, en los cuales se encuentran morfotipos que no se ajustan muy bien a las especies enumeradas aquí.

Palabras Clave: Lepidoptera, inventario, Antioquia, Colombia

SUMMARY

The inventory of butterflies Ithomiinae is presented, result of a study carried out in patches of secondary forest surrounded by coffee crops, in the municipalities of Venecia, Fredonia, Amagá and Ciudad Bolivar, in the southwest of Antioquia (Colombia), between December 2003 and November 2004. Butterflies were captured with entomological nets and were released again. The keys of Fox (1940) for separation genera, were used, aided by photographic comparison and finally, most of species was confirmed by a specialist. 22 genera and 48 species were recorded, however it is possible that this number increase after a more exhaustive sampling, looking for species of *Mechanitis*, *Dircenna*, *Episcada* and *Oleria*, which include are some morphotypes that do not adjust to numbered species.

Key Words: Lepidoptera, Inventory, Antioquia, Colombia

INTRODUCCIÓN

Las mariposas Ithomiinae conforman una subfamilia (Familia Nymphalidae) con 10 tribus, alrededor de 50 géneros y 300 especies, aproximadamente (Brower et al. 2006). Las Ithomiinae habitan en el interior de los bosques y prefieren los sitios sombreados y húmedos (Gallusser 2002). Son de vuelo lento y se alimentan de flores de una gran diversidad de plantas y de excrementos de aves, los machos adultos toman néctar de flores de plantas de *Heliotropium* (Boraginaceae) y de *Euphorium* (Asteraceae), de las cuales adquieren alcaloides pirrolizídicos que son usados después para atraer a las hembras (Brown 1984, Brower et al. 2006). La mayoría de las larvas se alimentan de hojas de plantas de las familias Solanaceae y Apocinaceae, aunque el género

Hyposcada se ha observado consumiendo plantas de la familia Gesneriaceae (DeVries 1989, Costa 1999).

Las Ithomiinae conforman una comunidad cuyas especies están estrechamente relacionadas. Por ejemplo, durante las épocas secas los adultos se reúnen en grupos multiespecíficos con altas densidades (de 25 individuos/m²), en agrupamientos llamados “pockets” (Brown & Vasconcellos-Neto 1976, Gallusser 2002) y migran como comunidad cuando las condiciones de su hábitat son desfavorables (Brown et al. 2004). Algunos autores han sugerido que estas especies presentan una estratificación vertical en los bosques en los cuales habitan, de acuerdo a su patrón de coloración, de manera que las

especies de coloración transparente conocidas como “alas de cristal” muestran mayor preferencia por el sotobosque, entre 0 y 5 m, y las especies de coloración amarillo, naranja y negro conocidas como “tigres” ocurren en un amplio rango de alturas del bosque (Beccaloni 1997, Burd 1994).

Las Ithomiinae han sido relativamente bien estudiadas, debido a que tempranamente fueron propuestas como modelos de mimetismo Müllleriano y Batesiano (D’Abreu 1981, Freitas 1993, Freitas 1996, DeVries et al. 1999, García-Robledo et al. 2002, Valencia et al. 2005). Durante largo tiempo, muchos ecólogos, genetistas, taxónomos, entre otros, han dedicado sus esfuerzos a tratar de esclarecer los mecanismos que determinan la rápida radiación y co-evolución de las Ithomiinae, las relaciones filogenéticas de las especies y géneros del grupo y de la subfamilia con otros grupos de Nymphalidae, (Brown 1977, Brown & Freitas 1994, Brown et al. 2004, Brower et al. 2006, Mallarino et al. 2005, Whinnett et al. 2005, Willmott & Lamas 2006).

Las Ithomiinae se caracterizan por la variación en sus patrones de coloración a través de la región geográfica en la cual se distribuyen y por la convergencia de apariencia con otras especies comiméticas con las que conviven en una región determinada. Esto ha incidido en la complejidad de su identificación taxonómica inter e intra específica (Whinnett et al. 2005). Un estudio reciente encontró que al interior de algunos géneros y especies existe también una alta variación en el número de cromosomas, lo que podría ser evidencia de un gran oportunismo evolutivo de este grupo (Brown et al. 2004).

En las Ithomiinae, tanto las especies como los géneros y sus relaciones filogenéticas se han definido teniendo como criterios el patrón de venación de las alas, la morfología de la genitalia, la morfología de los palpos y de las patas de ambos sexos, la coloración de las alas y la forma de los parches androconiales del macho ubicados en la parte superior del ala posterior (DeVries 1987, Brown & Freitas 1994, Freitas & Brown 2004, Brown et al. 2004). Sin embargo, actualmente se están realizando estudios de sistemática molecular para evaluar y ajustar las hipótesis filogenéticas soportadas en características morfológicas, lo que está incidiendo en la reorganización taxonómica del grupo, especialmente a nivel de los subgrupos que estaban débilmente soportados por los otros análisis (Brown et al. 2004, Mallarino et al. 2005, Brower et al. 2006). Así por ejemplo, Brower et al. (2006) propusieron

una hipótesis filogenética a partir de un análisis de tres regiones de genes. Según los resultados obtenidos, los autores consideran que la subfamilia Ithomiinae se confirma como grupo hermano de Danainii y proponen que ambas sean consideradas como tribus de Danainae.

El objetivo de este artículo es presentar los resultados parciales de un estudio de diversidad de mariposas Ithomiinae realizado en parches de bosque secundario rodeados por matrices de café, del suroccidente antioqueño. En este listado se trata a las Ithomiinae como una subfamilia, acogiendo la sugerencia de Freitas (2006, com. pers.), los resultados de los estudios filogenéticos recientes (Brown et al. 2004, Freitas & Brown 2004), y la clasificación del Museo de Historia Natural de Londres basada en la propuesta de Lamas et al. (2004).

MÉTODOS

Localización

Este estudio fue realizado en la cuenca media del río Cauca, subregión del suroccidente del Departamento de Antioquia (Colombia), en los municipios de Venecia, Fredonia, Amagá y Ciudad Bolívar (Figura 1). El trabajo de campo se hizo entre diciembre de 2003 y noviembre de 2004. En esta subregión se presenta la mayor producción de café del Departamento, bajo diferentes sistemas de cultivo como fincas de gran extensión en las que predomina el café a pleno sol, café con sombrero, así mismo se presenta una extensa área en pastos y en menor proporción áreas en otros cultivos y pequeños parches de vegetación natural secundaria. En este paisaje, se eligieron doce parches de vegetación secundaria rodeados de cultivos de café, los cuales fueron conservados para proteger pequeñas corrientes de agua. Siete parches de bosque se encuentran en la vertiente occidental de la cordillera Central y los otros cinco se encuentran en la vertiente oriental de la cordillera Occidental (Tabla 1).

El Censo de mariposas Ithomiinae

Se muestrearon los adultos de mariposas Ithomiinae durante doce meses, usando redes entomológicas. El tiempo de muestreo fue de 120 minutos/persona, para un tiempo efectivo total de muestreo de 564 horas. La identificación de las mariposas Ithomiinae se hizo siguiendo las claves de Fox (1940) para separación de

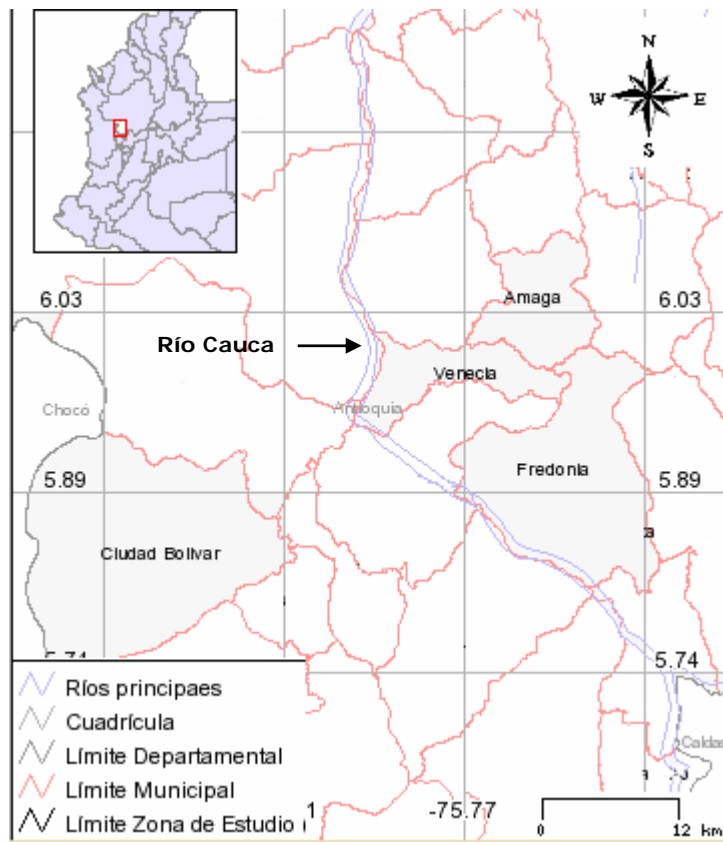


Figura 1. Localización de los parches de bosque seleccionados para realizar inventario de las mariposas Ithomiinae (mapa tomado de: Rodríguez et al. 2004).

géneros y por comparación con las Guías fotográficas de Haber (2001), Joron & Lamas (2006) y la colección Schmidt Mumm (Instituto de Investigaciones Biológicas Von Humboldt 2006), la cuales están disponibles en Internet. Finalmente la mayoría de las especies fueron confirmadas por Keith Willmott (Curador de Lepidoptera del Museo de Historia Natural de Florida).

RESULTADOS

En los parches de vegetación se registraron 9675 individuos, que representan 22 géneros y 48 especies. El 49.8% de los individuos fueron machos y el resto fueron hembras. La especie más abundante en los parches fue *Ithomia iphianassa*, que representó el 29.9% del total de capturas.

En las Tablas 2 y 3 se presenta el inventario de especies registradas. La identificación de algunos

individuos ofreció un grado de dificultad alto en campo y en laboratorio, por lo cual se amerita un trabajo posterior más exhaustivo con ellos, estos pertenecen a los géneros *Mechanitis* (tres morfotipos), *Dircenna* (por lo menos seis morfotipos), *Episcada* (dos morfotipos) y *Oleria* (tres morfotipos).

Tabla 1. Municipalidades, rangos altitudinales y fincas donde se ubican los parches de vegetación natural en el suroccidente antioqueño en los que se realizó el inventario de mariposas Ithomiinae.

Número*	Municipio	Finca	Rango altitudinal (msnm)
1	Amagá**	El Socorro	1700 – 1784
2	Amagá**	El Socorro	1610 – 1694
3	Ciudad Bolívar***	El Botón	1249 – 1330
4	Ciudad Bolívar***	San Bernardo	1400 – 1485
5	Ciudad Bolívar***	San Bernardo	1400 - 1493
6	Ciudad Bolívar***	Las Acacias	1550 - 1685
7	Ciudad Bolívar***	Terranova	1315 - 1380
8	Fredonia**	San Cayetano	1540 - 1571
9	Fredonia**	San Cayetano	1580 – 1645
10	Fredonia**	La Sierra	1425- 1480
11	Venecia**	La Estrella	1410 - 1472
12	Venecia**	La Estrella	1371

* El número se referencia en el listado de la Tabla 3

** Vertiente occidental de la Cordillera Central

*** Vertiente oriental de la cordillera occidental

AGRADECIMIENTOS

Expreso mis agradecimientos a los propietarios de las fincas cafeteras que nos permitieron hacer el muestreo de mariposas en sus predios, a los administradores de las mismas y sus familias y a los jóvenes que participaron como auxiliares en el

trabajo de campo, especialmente a Julian. Keith Willmott realizó la identificación de la mayoría de las mariposas colectadas. Este trabajo fue posible gracias al financiamiento de International Foundation for Science y de The John D. and Catherine T. MacArthur Foundation.

Tabla 2. Géneros y especies de la Subfamilia Ithomiinae colectados en el suroccidente antioqueño (Colombia).

Tribus	Géneros	Especies
“Nueva tribu” (Athesis + Patricia)	1	1
Dircennini	5	16
Godyridini	5	7
Ithomiini	2	7
Mechanitini	3	5
Melinaeini	1	1
Napeogenini	2	4
Oleriini	1	4
Tithoreini	2	3
Total	22	48

Tabla 3. Mariposas Ithomiinae registradas en los parches de bosque del suroccidente antioqueño.

Tribu	Género	Especie	Subespecie	Localidad*	Identificó
Melinaeini	<i>Eutresis</i>	<i>Eutresis hypereia</i> Doubleday 1847	<i>antioquiiana</i>	4,5,6,7	K.W.
	<i>Elzunia</i>	<i>Elzunia humboldtii</i> Latreille 1811 – 1819	<i>bompland</i>	1	S.M.
Tithoreini	<i>Tithorea</i>	<i>Tithorea harmonia</i> Cramer, 1779	<i>furina</i>	9,10	S.M.
	<i>Tithorea</i>	<i>Tithorea tarricina</i> Hewitson, 1857	<i>parola</i>	1,2,3,4,5,6,7,8,9,10,11	K.W.
“Nueva Tribu” (Athesis + Patricia)	<i>Athesis</i>	<i>Athesis clearista</i> Doubleday 1847	<i>colombiensis</i>	5, 10	S.M.
	<i>Thyridia</i>	<i>Thyridia psidii</i> Hewitson 1758	<i>aedesia</i>	6	S.M.
	<i>Scada</i>	<i>Scada zibia</i> Hewitson, 1856	<i>zibia</i>	1,2,3,4,5,7,8,9,10,11,12	K.W.
Mechanitini	<i>Mechanitis</i>	<i>Mechanitis lysimnia</i> Fabricius 1793	<i>utemaia</i>	5,7,12	K.W.
	<i>Mechanitis</i>	<i>Mechanitis menapsis</i> Hewitson 1855	<i>menapsis</i>	1,3,4,5,7,9,10,11,12	K.W.
	<i>Mechanitis</i>	<i>Mechanitis polymnia</i> Linnaeus 1758	<i>caucaensis</i>	1,2,3,4,5,6,7,8,9,10,11,12	K.W.
	<i>Hypothyris</i>	<i>Hypothyris euclea</i> Godart 1819	<i>philetaera</i> , <i>caldasensis</i>	3,4,5,6,7	K.W.
Napeogenini	<i>Hypothyris</i>	<i>Hypothyris lycaste</i> Fabricius 1793	ssp	3,4,5,7,8,9,10,11,12	K.W.
	<i>Napeogenes</i>	<i>Napeogenes benigna</i> Weymer 1899		1,8,9	K.W.
	<i>Napeogenes</i>	<i>Napeogenes stella</i> Hewitson, 1854	<i>stella</i>	7,11,12	K.W.

Tabla 3. Continuación.

Ithomiini	<i>Ithomia</i>	<i>Ithomia agniosa</i> Hewitson, 1854		3,4,5,6,7,8,10,11,12	K.W.
		<i>Ithomia celemia</i> Hewitson, 1853	<i>lurida</i>	1,3,4,5,6,7,8,9,10,11	K.W.
		<i>Ithomia hymettia</i> Staudinger, 1885		2,4,5,6,7	K.W.
		<i>Ithomia iphianassa</i> Doubleday 1847	<i>alienassa</i>	1,2,3,4,5,6,7,8,9,10,11,12	K.W.
		<i>Ithomia lagusa</i> Hewitson, 1855	ssp	1,2,4,5,6,8,10,11,12	K.W.
		<i>Ithomia terra</i> Hewitson, 1852	<i>oenanthe</i>	1,5	K.W.
	<i>Pagyris</i>	<i>Pagyris cymothoe</i> , Hewitson, 1884	<i>cymothoe</i>	1,2,4,5,6,7,8,9,10	K.W.
Oleriini	<i>Oleria</i>	<i>Oleria amalda</i> Hewitson, 1856	ssp nov	3,4,5,6,7,8,9,10,11,12	K.W.
		<i>Oleria fumata</i> Haensch, 1905	<i>fumata</i>	1,2,6,8,9	K.W.
		<i>Oleria makrena</i> Hewitson, 1854	<i>caucana</i>	1,2,6,8,9	K.W.
		<i>Oleria victorine</i> Guerin, 1844	<i>graziella</i>	8,9	K.W.
Dircennini	<i>Hyalenna</i>	<i>Hyalenna alidella</i> Hewitson, 1869	ssp nov	1	K.W.
		<i>Dircenna bairdii</i> Reakirt, 1868		5,6	K.W.
	<i>Dircenna</i>	<i>Dircenna dero</i> Hübner 1823	<i>euchytma</i>	1,3,4,5,6,7,8,9,10,11	K.W.
		<i>Dircenna jemina</i> Geyer, 1837	<i>jemina</i>	1,3,5,6,8,9,11	K.W.
		<i>Dircenna olyras</i> Felder & Felder, 1865	<i>olyras</i>	5,6,7	K.W.
		<i>Dircenna relata</i> Butler & Druce 1862		5,10	K.W.
		<i>Pteronymia aletta</i> Hewitson, 1854	ssp	1,2,3,4,5,6,7,8,9,10,11,12	K.W.
	<i>Pteronymia</i>	<i>Pteronymia artena</i> Butler & Druce, 1874	ssp	1,2,6,7,9	K.W.
		<i>Pteronymia latilla</i> Hewitson, 1854		1,2,3,4,5,6,7,8,9,10,11,12	K.W.
		<i>Pteronymia medellina</i> , Haensch, 1905	<i>medellina</i>	1,2,6,10	K.W.
<i>Pteronymia picta</i> Salvin, 1869		<i>dispar</i>	1,2,3,4,5,6,7,8,9,10,11	K.W.	

Tabla 3. Continuación.

Dircennini		<i>Pteronymia zerlina</i> Hewitson, 1855	<i>zerlina</i>	2,6	K.W.
	<i>Ceratinia</i>	<i>Ceratinia iolaia</i> Hewitson, 1855	<i>iolaia</i>	1, 3, 4,5,6,7,12	K.W.
		<i>Ceratinia tutia</i> Hewitson, 1852	ssp	1,3,4,5,6,7,8,9,10,11,12	K.W.
	<i>Episcada</i>	<i>Episcada cabensis</i> Haensch, 1905		1,2,5,6,7,8,10,11	K.W.
		<i>Episcada salvinia</i> Bates, 1864	<i>apia</i>	1,2,6,7,10,11	K.W.
	Godyridini	<i>Hypoleria</i>	<i>Hypoleria ocalea</i> Doubleday 1847	<i>ocalea</i>	1,3,4,5,7,8,11,12
<i>Heterosais</i>		<i>Heterosais giulia</i> Hewitson 1854	<i>giulia</i>	3,7,10	K.W.
<i>Godyris</i>		<i>Godyris duillia</i> Hewitson, 1854		10	S.M
		<i>Godyris kedema</i> Hewitson 1854	<i>albinotata</i>	3,4,5,6,7,8,9,10,11,12	S.M
<i>Pseudoscada</i>		<i>Pseudoscada timna</i> Hewitson, 1854	ssp	3,4,5,7,8,10,11	K.W.
<i>Greta</i>		<i>Greta andromica</i> Hewitson, 1854	<i>dromica</i>	1,2,4,5,6,7,8,9,10,11,12	K.W.
	<i>Greta polissena</i> Hewitson, 1863	<i>colombiana</i>	1,2,11	K.W.	

* Número indica la localidad definida en la Tabla 1

K.W. Keith Willmott

S.M. Sandra Muriel

LITERATURA CITADA

- Beccaloni, G.W. 1997. Vertical stratification of Ithomiinae butterfly (Nymphalidae: Ithomiinae) mimicry complexes: the relationship between adult flight height and larval host-plant height. *Biological Journal of the Linnean Society*, 62: 313- 341.
- Brower, A.V.Z., A.V.L. Freitas, 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.
- Brown, K Jr. 1977. Geographical patterns of evolution in Neotropical Lepidoptera: Differentiation of the species of *Melinaea* and *Mechanitis* (Nymphalidae: Ithomiinae). *Systematic Entomology*, 2:161-197.
- Brown, K. Jr. 1984. Adult-obtained pyrrolizidine alkaloids defend Ithomiine butterflies against a spider predator. *Nature*, 309: 707-709.
- Brown, K.S. Jr, & J. Vasconcellos-Neto. 1976. Predation on aposematic ithomiine butterflies by tanagers (*Pipraeidea melanonota*). *Biotropica*, 8: 136-141
- Brown, K. Jr. & A.V. Freitas. 1994. Juveniles stages of Ithomiinae: Overview and systematics (Lepidoptera: Nymphalidae). *Tropical Lepidoptera*, 5: 1-20.
- Brown, K.S., B.V. Schoultz & E. Suomalainen. 2004. Chromosome evolution in Neotropical Danainae and Ithomiinae (Lepidoptera). *Hereditas* 141, 216-236

- Burd, M. 1994. Butterfly wing colour patterns and flying heights in the seasonally wet forest of Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 10: 601–610.
- Costa, F.A. 1999. New records of larval host plants for Ithomiinae butterflies (Nymphalidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 59: 455-459.
- D'Abreu, B. 1981. Butterflies of Neotropical region. Part II. Danaidae, Ithomiidae, Heliconidae & Morphidae. Victoria Australia, Hill House, Highview Road.
- DeVries, P.J. 1987. The butterflies of Costa Rica and their natural history. Vol I: Papilionidae, Pieridae and Nymphalidae. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- DeVries, P.J. 1989. Gesneriaceae as a larval hostplant of *Hyposcada virginiana* (Nymphalidae: Ithomiinae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 28: 310–315.
- DeVries, P.J., D. Murray & R. Lande. 1999. Associations of co-mimetic Ithomiine butterflies on small spatial and temporal scales in a neotropical rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 67: 73–85.
- Fox, R.M. 1940. A generic review of the Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Transactions of the American Entomological Society*, 66: 161–207.
- Freitas, A.V. 1993. Biology and population dynamics of *Placidula euryanassa*, a relict Ithomiinae butterfly (Nymphalidae: Ithomiinae). *Journal of Lepidoptera Society*, 47: 87–105.
- Freitas, A.V. 1996. Population biology of *Heterosais odessa* (Nymphalidae) and this associated Atlantic forest Ithomiinae community. *Journal of Lepidoptera Society*, 50: 273–289.
- Freitas, A.V. & K. Jr. Brown. 2004. Phylogeny of Nymphalidae (Lepidoptera). *Systematic Biology*, 53: 363–383.
- García-Robledo, C., L.M. Constantino, M.D. Heredia & G. Kattan. 2002. Mariposas comunes de la cordillera central de Colombia. Wildlife Conservation Society-Colombia (Ed.). Cali Colombia.
- Gallusser, S.A. 2002. Biology, Behaviour and Taxonomy of two *Oleria onega* subspecies (Ithomiinae, Nymphalidae, Lepidoptera) in north-eastern Peru. Theses Ph. D, Université of Neuchâtel. France.
- Haber, W. 2001. Mariposas de Costa Rica. <http://www.cs.umb.edu> (Consultada 04/05/2001).
- Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt .2006. Colección de mariposas Schmidt Mumm. <http://www.humboldt.org.co/chmcolombia/servicios/jsp/galeria/schmidt.jsp> (Consultada 04/05/2001).
- Joron, M. & G. Lamas. 2004. Ithomiinae of San Martin, Perú. <http://www.zeldia.cap.ed.ac.uk> (Consultada 24/01/2006).
- Lamas, G., A.L. Vilorio & T.W. Pyrcz. 2004. Nymphalidae. Satyrinae. Pp. 205-224. in Checklist: Part 4A. Hesperioidea-Papilionoidea. in Heppner, J.B. (ed.), Atlas of Neotropical Lepidoptera. Volume 5A. (G. Lamas, ed.), Gainesville, Association for Tropical Lepidoptera/Scientific Publishers.
- Mallarino, R., E. Bermingham, K. R. Willmott, A. Whinnett & C. D. Jiggins. 2005. Molecular systematics of the butterfly genus *Ithomia* (Lepidoptera: Ithomiinae): a composite phylogenetic hypothesis based on seven genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 34: 625–644.
- Natural, History Museum of London .2005. The Global Lepidoptera Names Index. <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/projects/lepindex> (Consultada 01/05/2005).
- Rodríguez, N., D. Armenteras, M. Morales & M. Romero. 2004. Memoria técnica del mapa de ecosistemas de los Andes colombianos. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
- Valencia, C.A., Z.N. Gil & L.M. Constantino. 2005. Mariposas diurnas de la zona central cafetera colombiana. Guía de campo. Cenicafé, Chinchiná (Colombia).
- Whinnett, A., M. Zimmermann, K. R. Willmott, N. Herrera, R. Mallarino, F. Simpson, M. Joron, G. Lamas & J. Mallet. 2005. Strikingly variable divergence times inferred across an Amazonian butterfly “suture zone”. *Proceeding of the Royal Society of Biology*, 272: 2525–2533.
- Willmott, K.R & G. Lamas. 2006. A phylogenetic reassessment of *Hyalenna* Forbes and *Dircenna* Doubleday, with a revision of *Hyalenna* (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae). *Systematic Entomology*, 31: 419–468.