

Relaciones biogeográficas de Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae (Rhopalocera: Papilionoidea) en el bosque tropical perennifolio de México

J. L. Salinas-Gutiérrez¹, C. Pozo¹ y A. Luis-Martínez²

¹*El Colegio de la Frontera Sur. Unidad Chetumal. Museo de Zoología. Av. Centenario km. 5.5. A. P. 424. C. P. 77014. Chetumal, Quintana Roo, México, MÉXICO.*

²*Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM, Apdo. Postal 04510, México, Distrito Federal, MEXICO. sgl@att.net.mx¹*

Resumen

SALINAS-GUTIÉRREZ JL, POZO C, LUIS-MARTÍNEZ A. 2006. Relaciones biogeográficas de Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae (Rhopalocera: Papilionoidea) en el bosque tropical perennifolio de México. ENTOMOTROPICA 21(3): 145-152.

Se infieren las relaciones biogeográficas de algunas de las mariposas diurnas (Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae) en el bosque tropical perennifolio de México, con base en el análisis de la distribución de especies de Papilionoidea (Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae) en 12 sitios a través del análisis de parsimonia de endemismos y el análisis de trazos. Los registros de 392 especies en los estados de San Luis Potosí, Veracruz, Tabasco, Oaxaca, Campeche y Chiapas indican un clado conformado por los sitios CHJ-SJ-LT-SLP (Chajul-Sierra de Juárez-Los Tuxtlas-Huichihuayán) el cual es corroborado por un trazo generalizado que conecta a estas áreas.

Palabras clave adicionales: Biogeografía, bosque tropical perennifolio, mariposas, PAE, trazos.

Abstract

SALINAS-GUTIÉRREZ JL, POZO C, LUIS-MARTÍNEZ A. 2006. Biogeographical relationships of Papilionidae, Pieridae and Nymphalidae (Rhopalocera: Papilionoidea) in the evergreen tropical forest of México. ENTOMOTROPICA 21(3): 145-152.

Biogeographical relationships of some tropical rain forest butterflies (Papilionidae, Pieridae and Nymphalidae) in the evergreen tropical forest of México were studied. The distributional data from 12 sites were analysed through parsimony analysis of endemism and track analysis. The analysis of the distributional data of 392 species in San Luis Potosí, Veracruz, Tabasco, Oaxaca, Campeche, and Chiapas states suggests the clado CHJ-SJ-LT-SLP (Chajul-Sierra de Juárez-Los Tuxtlas-Huichihuayán) that is confirmed by one generalized track connecting the areas.

Additional key words: Biogeography, butterflies, evergreen tropical forest, PAE, tracks.

Introducción

En México el Bosque Tropical Perennifolio (BTP) sensu Rzedowski (1978), tiene una distribución que inicia en el sur de San Luis Potosí y norte de Veracruz, y se extiende sobre algunas regiones de Hidalgo, Puebla y Oaxaca, hasta el norte y noreste de Chiapas y porciones de Tabasco, Campeche y Quintana Roo. En la vertiente del Pacífico sólo ocupa la porción más sureña de la Sierra Madre de Chiapas, que está aislada del resto de su distribución por la región más seca del Istmo de Tehuantepec

y por la depresión central de Chiapas (Rzedowski 1978). Actualmente este tipo de bosque se restringe a la región Lacandona en Chiapas, algunos parches en Tabasco, parte de Campeche, la región de Los Tuxtlas en Veracruz y la zona limítrofe entre Chiapas, Oaxaca y Veracruz.

En México el BTP se expande desde el nivel del mar hasta 1 000 metros sobre el nivel del mar, la precipitación promedio anual es de 1 500 – 4 000 mm (Rzedowski 1978); sin embargo, existen áreas con más de 5 000 mm (Wendt 1989). La

temperatura media anual oscila entre 20 °C - 26° C. Se registran diferentes tipos de clima, como los cálidos y muy cálidos muy húmedos (Af), cálidos y muy cálidos húmedos (Am), cálidos y muy cálidos subhúmedos (Aw) y templados subhúmedos (Cw) (sistema de clasificación de Köppen modificado por García 1988).

El primer trabajo sobre las mariposas asociadas al BTP es la Biología Centrali Americana. En ella se citan localidades específicas referentes a este tipo de bosque, en áreas de Chiapas, Oaxaca y Veracruz. Medio siglo más tarde, Hoffmann (1933) realiza el primer inventario formal en un BTP de Chiapas. A éste le suceden distintos trabajos desarrollados en BTP que abarcan el período de la segunda mitad del sXX a la fecha (de la Maza y de la Maza 1985a, b; de la Maza y White 1990, Luis-Martínez et al. 1991, 1995, Martínez 1994, Maya et al. 2005, Pozo et al. 2003, Raguso y Llorente-Bousquets 1991, 1997; Ross 1964, 1976, 1977; Routledge 1977, Salinas-Gutiérrez 1999 y Villegas 1998). Salinas-Gutiérrez et al. (2004) realizaron un análisis de las mariposas en BTP, registrando 683 especies, en 11 localidades, con un enfoque cuantitativo y de composición de especies, sin presentar explícitamente las relaciones entre las áreas, las cuales nos podrían ayudar a identificar áreas de endemismos y/o zonas prioritarias para su conservación entre otras cosas.

La interpretación de los sitios se establece a través de explicaciones históricas de la distribución de la biota sobre la Gea; esta inferencia se hace a partir de distintos métodos biogeográficos (Panbiogeografía y Biogeografía cladística).

La biogeografía histórica intenta explicar cómo los eventos geológicos han modelado los patrones de la distribución actual de los organismos (Crisci 2001, Espinosa-Organista et al. 2002; Llorente et al. 2003); para ello se basa en dos procesos: la dispersión y la vicarianza. El método de Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE, Parsimony Analysis of Endemicity), trasciende como una estrategia homóloga para resolver relaciones entre áreas en la Biogeografía Histórica, con base en la sistemática filogenética utilizando taxones/áreas análogos a caracteres/taxones, interpretando una historia común entre áreas por compartir taxones. Esta metodología ha sido criticada y se pone en duda su validez para inferir procesos en biogeografía

histórica. Sin embargo, la intención de identificar áreas de endemismo, patrones de distribución y, en consecuencia, inferir relaciones de áreas, coincide con los pasos básicos de un análisis en biogeografía histórica, es decir: reconocimiento de homologías espaciales, identificación de áreas de endemismo y formulación de hipótesis acerca de las relaciones de áreas (Morrone y Crisci 1995).

El método Panbiogeográfico propuesto por Croizat (1958), consiste básicamente en construir árboles de tendido mínimo (trazos individuales: TI). La correspondencia de varios TI define un trazo generalizado (TG), que representa la hipótesis de una biota ancestral de amplia distribución en el pasado, que fue fragmentada por fenómenos geológicos o geomorfológicos. Además es considerado como una homología biogeográfica. Puede superponerse o coincidir con otro trazo generalizado en un área común; ésta define un nodo, que representa un área de la geografía moderna compuesta por fragmentos bióticos y geológicos de diferente origen (Morrone y Crisci 1995; Craw et al. 1999).

El objetivo de este trabajo es inferir e interpretar relaciones de áreas entre diferentes fragmentos de bosques tropicales perennifolios en México con base en mariposas diurnas utilizando herramientas biogeográficas (PAE y análisis de trazos).

Materiales y Métodos

Taxones

Para este trabajo se utilizó la información de las familias Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae (392 especies), proveniente de las publicaciones mencionadas anteriormente, además de las bases de datos del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la UNAM y la del Museo de Zoología del ECOSUR (Unidad Chetumal). Los datos cubren el lapso de 1933 hasta 2005. Con base en esta información se delimitaron un total de 12 sitios: Cerro del Coconá (CC; 157 especies), Agua Blanca (AB; 117), Tenosique (TEN; 119), Chajul (CHJ; 237), Yaxchilan (YAX; 154), Soconusco (SOC; 133), La Gringa (LG; 148), Chalchijapa (CHA; 143), Sierra de Juárez (SJ; 266), Los Tuxtlas (LT; 269), Huichihuayán (SLP; 199), y Calakmul (CK; 123), (Figura 1). Para los sitios LT, SJ, SLP y CK únicamente se incluyen localidades con bosque

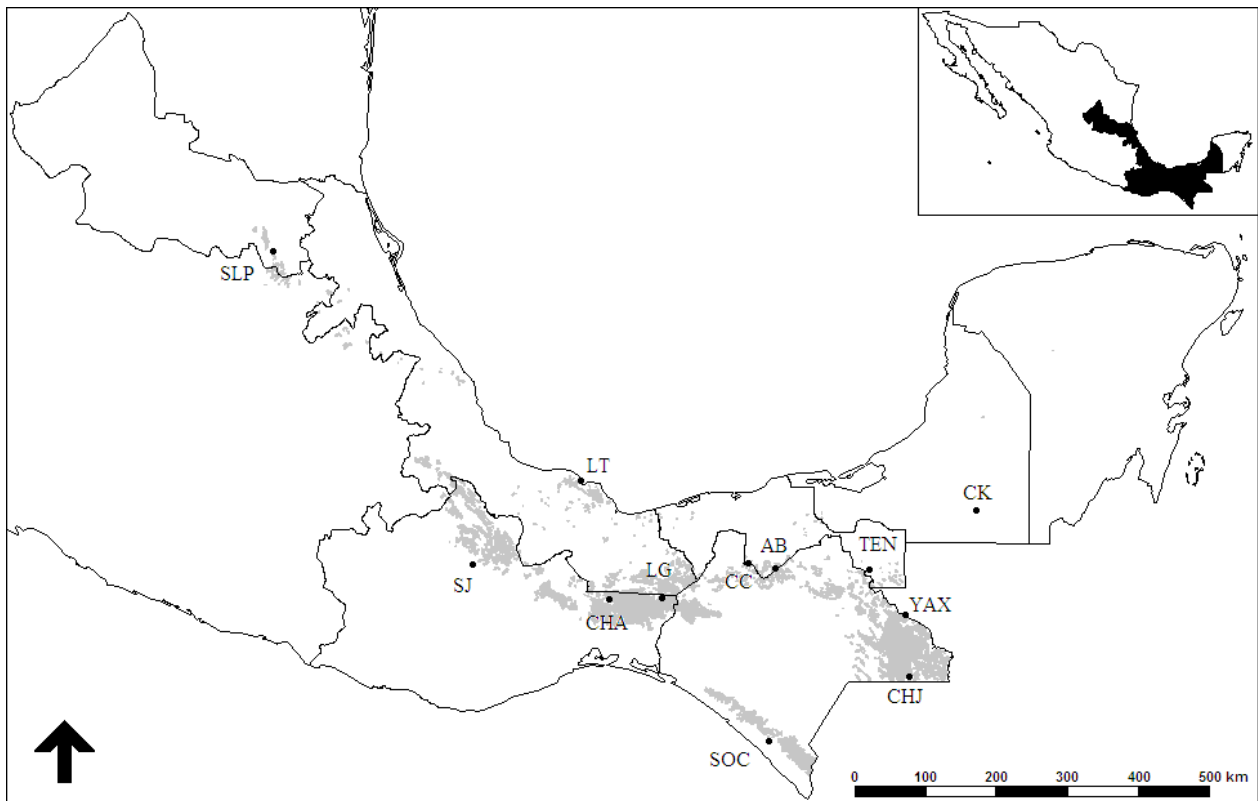


Figura 1. Sitios de estudio en el bosque tropical perennifolio de México (Inventario Nacional Forestal, 2000)

tropical perennifolio. Para un acceso rápido y efectivo a la información se creó una base de datos que contiene toda la información taxonómica y geográfica en el programa ACCESS 2002. La lista completa de las especies está disponible (para obtenerla enviar solicitud a <sgjl@att.net.mx>). La lista sistemática se uniformizó de acuerdo a la nomenclatura utilizada por Llorente-Bousquets et al. (2006).

Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE: Parsimony Analysis of Endemicity)

Este tipo de análisis incluye la utilización del algoritmo de parsimonia que interpreta las diferencias en la composición de especies entre unidades geográficas (hábitats, localidades, cuadrículas, provincias biogeográficas, ecorregiones, islas, parches de bosque, regiones, etc; Escalante y Morrone 2003). Para ese procedimiento se utilizó el programa WinClada V 1.00.08 y se aplicó una búsqueda heurística (Multiple TBR+TBR; Nixon 1999 – 2002). El algoritmo de parsimonia analiza la información en función de la distribución geográfica,

el cual emplea un algoritmo de simplicidad para construir árboles de acuerdo a la presencia/ausencia del grupo bajo estudio (Morrone et al. 1996). Esta metodología agrupa áreas por compartir taxones de acuerdo al árbol más parsimonioso. El análisis entre los sitios fue elaborado con base en una matriz presencia/ausencia de 392 especies x 13 sitios.

El método PAE comprende de manera general los siguientes pasos: a) seleccionar un grupo en las áreas de estudio, b) construir una matriz $r \times c$, donde r (filas) representa las localidades o áreas, y c (columnas) los taxones. La presencia es representada con 1 y la ausencia con 0. Un área codificada con ceros es empleada para enraizar el árbol y c) aplica un algoritmo para construir el árbol.

Análisis de trazos

La elaboración de los TI se realizó a mano con respecto a los registros de la distribución de especies a partir de un árbol de tendido mínimo con ayuda del programa GeoMedia Pro 3.0 (Intergraph 1999)

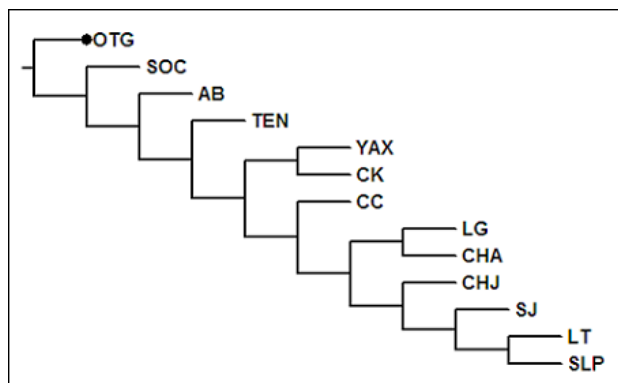


Figura 2. Relaciones entre los sitios con base en el algoritmo de parsimonia.

y posteriormente se solaparon para determinar algún TG.

Otra estrategia para identificar TG es utilizar los resultados del análisis con el PAE. Los grupos (clados) con al menos dos sinapomorfias inferen que al menos dos trazos individuales se solapan; sin embargo, ésta es sólo otra herramienta más que implica polémica en los resultados (Trujano 2004), y con ello nuevamente se pone en duda su validez.

La estrategia es la eliminación progresiva de caracteres (PAE-PCE; Luna et al. 2000, García-Barros et al. 2002), la cual consiste en identificar las especies que definen clados (sinapomorfias) para su eliminación de la matriz original y posteriormente realizar otra búsqueda heurística, este procedimiento se repitió hasta no encontrar sinapomorfias en los cladogramas resultantes.

Resultados

PAE: El análisis de parsimonia con la matriz original de 392 especies produce un cladograma de 852 pasos, CI: 0,46 y RI: 0,41 (Figura 2).

Análisis de trazos

Con esta metodología y 392 especies registradas, se realizó el análisis de trazos, eliminando para éste a 112 especies por no ser informativas (distribuciones restringidas a una sola localidad o presencia en todas las localidades). El solapamiento de 280 trazos individuales identificó un TG.

En la Figura 3, se observa el Trazo Generalizado (SLP-SJ-LT-CHJ), resultado del análisis PAE-PCE y de ocho búsquedas sucesivas (Cuadro 1), las cuales terminaron al no encontrarse más sinapomorfias. El clado más consistente en cada una de las búsquedas es solamente el conformado por estas unidades geográficas.

Discusión

Los resultados obtenidos en este trabajo concuerdan con los de Salinas-Gutiérrez et al. (2004), por lo que el PAE confirma las relaciones de área, en ambos trabajos se llega a la misma conclusión independientemente de utilizar diferentes algoritmos e incluir más sitios de estudio (Nihei 2006). Las unidades geográficas CHJ-SJ-LT-SLP, forman el grupo más consistente y son las áreas que forman el único TG. Por otra parte la unidad SOC y CK al no ser incluidos en el grupo, corroboran su

Cuadro 1. Análisis de parsimonia de endemismos con eliminación progresiva de caracteres.

Búsquedas	Especies involucradas	Número de árboles	Longitud de árboles	Índice de consistencia	Índice de retención
1	280	1	740	0,37	0,41
2	246	1	672	0,36	0,40
3	223	1	631	0,35	0,39
4	215	2*	616	0,34	0,38
5	209	2*	608	0,34	0,36
6	205	3*	599	0,34	0,36
7	202	1	595	0,33	0,35
8	196	2*	577	0,33	0,35

* Los árboles en cada uno de estos casos son igualmente parsimoniosos y se utilizó el árbol menos conflictivo con el original.

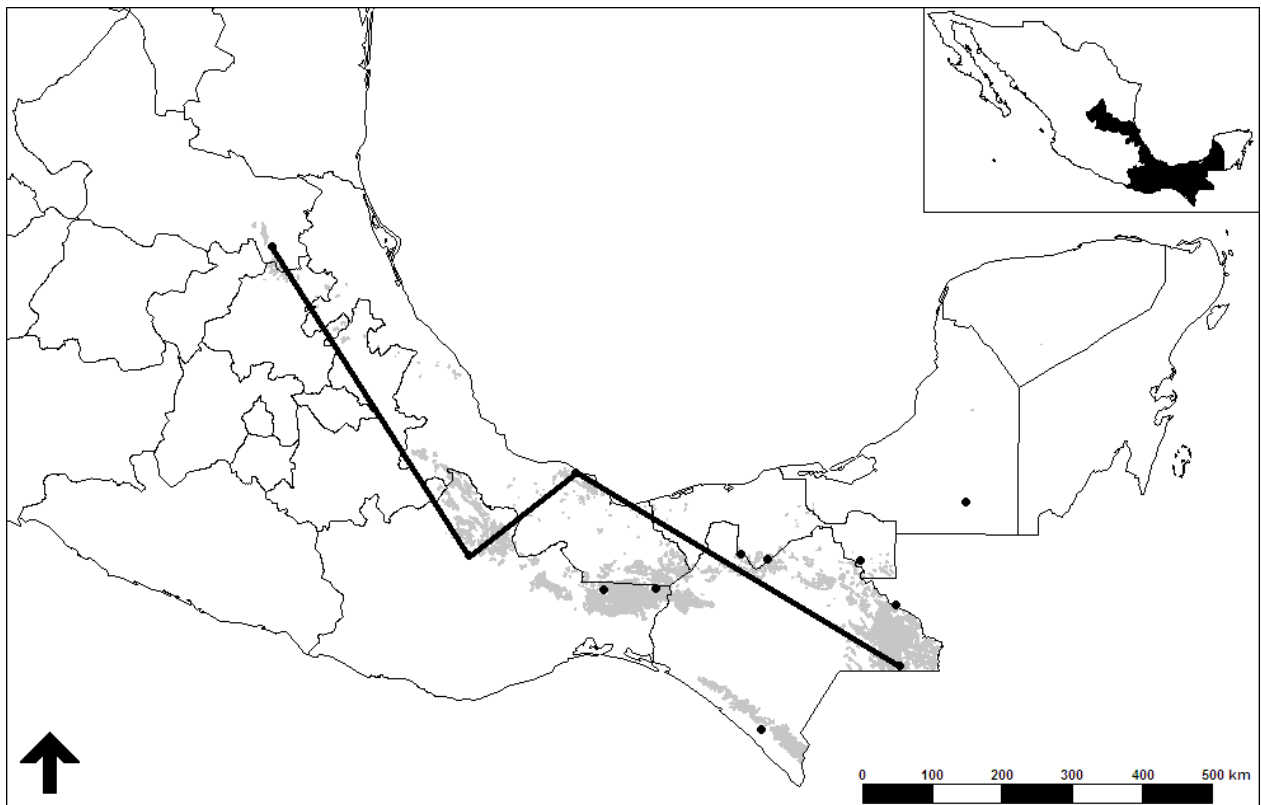


Figura 3. Trazo generalizado único entre las 12 unidades geográficas.

pertenencia a componentes biogeográficos distintos, el primero forma parte de la provincia Chiapas y el segundo de la Península de Yucatán de acuerdo a la regionalización propuesta por Morrone (2006).

Los resultados muestran una extensa distribución de las especies a través del BTP en México. El TG de las localidades CHJ-SJ-LT-SLP indica una mayor relación entre estas áreas corroborado por los valores del Índice de Consistencia de 0,33 a 0,37 (con homoplasia), implicando constancia o invariabilidad de las especies (Cuadro 1). Esto significa que tenemos a todas las especies que definen al bosque tropical perennifolio en estas áreas, lo que de manera indirecta refleja un gran esfuerzo de recolecta.

Las 11 especies que integran el TG son *Eurema mexicana mexicana* (Boisduval, 1836), *Hypanartia lethe* (Fabricius, 1793), *Castilia eranites* (Hewitson, 1857), *Smyrna karwinskii* Geyer, [1833], *Hamadryas glauconome glauconome* (H.W. Bates, 1864), *Dynamine postverta mexicana* d'Almeida, 1952, *Asterocampa idyja argus* (H.W. Bates, 1864), *Eryphanis aesacus aesacus* (Herrich-Schäffer, 1850), *Enantia albania*

albania (H.W. Bates, 1864), *Vanessa virginiensis* (Drury, 1773) y *Dynastor macrosiris strix* (H.W. Bates, 1864). Éstas no son restringidas al bosque tropical perennifolio sino ampliamente distribuidas en el país, pero su selección con el análisis PAE-PCE permite inferir que el bosque tropical perennifolio era un continuo que se ubicaba en la vertiente del Golfo de México.

Considerando las 280 especies resultantes del PAE-PCE, 278 mostraron trazos anidados entre la mayoría de los sitios, quedando fuera los sitios CC, TEN, YAX y SOC, donde además, se registraron las especies *Phyciodes mylitta mexicana* A. Hall, 1928, (exclusiva para CC y TEN) y *Morpho helenor octavia* H.W. Bates, 1864 (YAX y SOC). Las 278 especies presentan un mismo “patrón de dispersión” sensu Halffter (Halffter 1974 en Reyes-Castillo 2003), el cual está comprendido en la región denominada Neotropical, Subregión Caribeña, Dominio Mesoamericano, Provincia Golfo de México (CC, AB, TEN, CHJ, YAX, LG, CHA, SJ, LT y SLP) (Morrone 2006). Esta provincia, junto con las

representadas por los dos sitios de estudio que no forman parte de ella sino de la Provincia de la Península de Yucatán y la de Chiapas mencionadas anteriormente coinciden con las provincias identificadas por Morrone (2001). Estas tres provincias confluyen en el Istmo de Tehuantepec, donde se localizan algunos de los sitios de estudio representados en este trabajo.

Los sitios del TG incluidos en la Provincia Golfo son de gran importancia por lo que representan espacialmente; SLP es el área más septentrional del bosque tropical perennifolio en México; la unidad geográfica SJ ubicada en la Sierra del mismo nombre (Sierra de Juárez), se localiza en el punto de convergencia entre dos rasgos fisiográficos de gran importancia en el país la Sierra Madre Oriental y el Sistema Volcánico Transversal, y finalmente CHJ que es el sitio más sureño de distribución del bosque de la vertiente atlántica de México. En apariencia la disposición espacial de las especies de mariposas registradas es homogénea con base en la distribución actual del bosque tropical perennifolio (Rzedowski 1978).

Para interpretar la correspondencia entre la distribución del bosque tropical perennifolio (*idem*) y el patrón de dispersión de las mariposas, debemos de tomar en consideración el origen del bosque. De manera general sabemos que la formación del BTP es relativamente reciente, todas las comunidades vegetales tropicales de México estaban presentes en el Pleistoceno tardío. Durante los últimos 40 000 años el BTP sufrió interrupciones y experimentó eventuales reducciones desplazándose a latitudes menores debido a variaciones climáticas. Derivado de ello predominaron otras comunidades vegetales, las cuales se desplazaron durante los ciclos fríos-secos, fríos-húmedos y cálido-secos. Estas tres condiciones de temperatura y humedad afectaron a los BTP en México. En las zonas de la Región Lacandona y del Soconusco es posible interpretar refugios primarios (contra bajas temperaturas y precipitaciones escasas) y en áreas como Los Tuxtlas y Sierra de Juárez, refugios secundarios (contra bajas temperaturas o de poca precipitación, pero no de ambas (Toledo 1982). Esta información da mayor importancia a la interpretación de cómo se realizó la distribución (dispersión y/o vicarianza) de las mariposas en esta comunidad vegetal. Por ejemplo, Miller y Miller

(2002) para el Caribe (West Indies) hacen un recuento exhaustivo de los estudios sobre mariposas de esta zona y actualizan la información sobre los modelos de vicarianza/dispersión de esta fauna en el área y para algunos casos el evento de distribución de las especies reportadas es la dispersión, por ejemplo, algunas especies de *Danaus*, *Lycorea*, *Eunica*, *Vanessa*, *Eurema*, y varios Hesperiidae.

Los resultados aquí expuestos nos indican solamente una interpretación parcial de la distribución de las mariposas, la inferencia de historia común significa concordancia (patrón) y se interpreta como un tipo de homología biogeográfica (primaria), con base en la distribución actual. Para conocer lo sucedido en la historia es necesaria la utilización de técnicas geológicas y geofísicas (métodos sedimentológicos, estratigráficos, tectónicos y paleontológicos), para determinar la paleografía y establecer cambios en el escenario geográfico (Iturralde-Vinent 2005). Es necesario realizar un análisis del tipo biogeográfico cladístico (análisis de componentes, análisis de simplicidad de Brooks (BPA), enunciado de tres áreas (TAS), árboles reconciliados, entre otros, sin olvidar todos los artefactos metodológicos que implican cada una de estas estrategias) para inferir homología secundaria, la cual además de interpretar las relaciones filogenéticas concluye la secuencia de fragmentación de las áreas involucradas.

La exploración con la estrategia PAE en la actualidad genera controversia en la biogeografía histórica, sobre todo en la interpretación de los resultados (ambiguos, incorrectos, no informativos, mala interpretación, etc.), de hecho se critica y pone en duda su validez para inferir procesos, además de que en algunas ocasiones produce resultados ambiguos (Brooks y van Veller 2003) y como consecuencia este método no puede ser considerado en biogeografía histórica (Santos 2005). Pero no hay que olvidar que el PAE puede ser utilizado de manera estática (en un solo horizonte geológico) o de manera dinámica (considerando diferentes estratos geológicos) (Nihei 2006). Sin embargo, lo más importante es la interpretación de los resultados y las diferentes estrategias metodológicas utilizadas para ello (búsqueda heurística, jackknife, bootstrap, etc.). Sospechar *a priori* algún tipo de distribución (dispersión y/o vicarianza) no implica un error, solamente se asume que nuestra hipótesis está

caracterizada bajo un supuesto, en este caso que el BTP fue un continuo en el horizonte geológico actual. El PAE es un método, por lo tanto, otro acercamiento para inferir explicaciones históricas de la distribución de la biota sobre la Gea.

Agradecimientos

El primer autor agradece a CONACYT y a Lepidoptera Research Foundation por las becas otorgadas. Se agradece a El Colegio de la Frontera Sur (Unidad Chetumal), a la Facultad de Ciencias, UNAM y a la CONABIO (proyectos Q049 y BJ002) las facilidades logísticas y financieras otorgadas para la realización de este estudio. A Marisol Trujano Ortega por su ayuda con el manejo de datos, al Dr. Gerald Islebe Alexander, Biól. Mauro O. Vences Blanco y un revisor anónimo por sus comentarios y correcciones a este trabajo.

Referencias

- BROOKS DR, VAN VELLER MGP. 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *J Biogeography* 30: 819-825.
- CRAW RC, GREHAN JR, HEADS MJ. 1999. Panbiogeography. Tracking the history of life. Oxford Biogeography Series. No. 11. Oxford University Press. 240 p.
- CROIZAT L. 1958. Panbiogeography. Vols. 1 y 2. Publicado por el autor, Caracas. 1731 p.
- DE LA MAZA JE, DE LA MAZA RE. 1985a. La fauna de mariposas de Boca de Chajul, Chiapas, México, (Rhopalocera). Parte I. *Rev Soc Mex Lepid* 9: 23-44.
- DE LA MAZA JE, DE LA MAZA RG. 1985b. La fauna de mariposas de Boca de Chajul, Chiapas, México (Rhopalocera). Parte II. *Rev Soc Mex Lepid* 10: 1-17.
- DE LA MAZA RG, WHITE A. 1990. Rhopaloceros de la Huasteca Potosina, su distribución, composición, origen y evolución. *Rev Soc Mex Lepid* 13(2): 31-88.
- ESCALANTE T, MORRONE JJ. 2003. ¿Para qué sirve el análisis de parsimonia de endemismos? En: JJ Morrone y J Llorente editores. Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, Distrito Federal. pp 167-172.
- GARCÍA E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la Republica Mexicana). Offset Larrios, 4ª. Edición corregida y actualizada con datos a 1980; primera edición 1964. 217 p.
- GARCÍA-BARROS E, GURREA P, LUCIÁÑEZ MJ, MARTÍN JC, MUNGUIRA ML, MORENO JC, SAINZ H, SANZ MJ, SIMÓN JC. 2002. Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant distributions in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean). *J Biogeography* 29: 109-124.
- HOFFMANN C. 1933. La fauna de lepidópteros del Distrito del Soconusco (Chiapas). Un estudio zoogeográfico. *Anales Inst Biol, Serie Zoología, UNAM* 4(3-4): 207-307.
- INTERGRAPH CORPORATION. 1999. GeoMedia Pro 3.0. Canada.
- ITURRALDE-VINENT MA. 2005. La Paleogeografía del Caribe y sus implicaciones para la biogeografía histórica. *Rev Jardín Bot Nac* 25-26: 49-78.
- LLORENTE-BOUSQUETS J, LUIS-MARTÍNEZ A, VARGAS IF. 2006. Apéndice general de Papilionoidea: Lista sistemática, distribución estatal y provincias biogeográficas. En: JJ Morrone y J Llorente-Bousquets editores. Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, DF. pp 945-1009.
- LUIS-MARTÍNEZ A, VARGAS IF, LLORENTE-BOUSQUETS J. 1991. Lepidoptero-fauna de Oaxaca I: Distribución y fenología de los papilionoidea de la Sierra de Juárez. *Publicaciones Especiales del Museo de Zoología*. 3: 1-121.
- LUIS-MARTÍNEZ A, VARGAS IF, LLORENTE-BOUSQUETS J. 1995. Síntesis de los Papilionoidea (Lepidoptera: Rhopalocera) del Estado de Veracruz. *Folia Entomol Mex* 93: 91-133.
- LUNA I, ALCÁNTARA O, MORRONE JJ, ESPINOSA D. 2000. Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Diversity and Distributions* 6:137-143.
- MAYA A, POZO C, MAY-UC E. 2005. Las mariposas (Rhopalocera: Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae) de la selva alta subperennifolia de la región de Calakmul, México, con nuevos registros. *Folia Entomol Mex* 44(2): 123-143.
- MARTÍNEZ GL. 1994. Inventario de la división Rhopalocera (Lepidoptera: Frenatae) del parque estatal de Agua Blanca, Tabasco. Tesis Profesional. División Académica de Ciencias Biológicas. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. pp 123-143.
- MILLER JY, MILLER LD. 2002. The biogeography of the West Indian Butterflies (Lepidoptera): an application of a vicariance/dispersalist model. En CA Woods, FE Sergile editores. *Biogeography of the West Indies: Patterns and perspectives*. 2nd edition. CRC Press. Florida, USA. pp. 229-262
- MORRONE JJ. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. M&T-Manuales & Tesis SEA, vol. 3. Zaragoza, 148 pp.
- MORRONE JJ. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Ann Rev Entomol* 51: 467-494.
- MORRONE JJ, CRISCI JV. 1995. Historical Biogeography: introduction to methods. *Ann Rev Ecol Syst* 26: 373-401.

- MORRONE JJ, ESPINOSA D, LLORENTE-BUSQUETS J. 1996. Manual de Biogeografía Histórica. UNAM, México.
- NIXON KC. 2002. WinClada ver. 1.0000. Published by the author, Ithaca, NY, USA.
- NIHEI SS. 2006. Misconceptions about parsimony analysis of endemicity. *J Biogeography* 33: 2099-2106.
- POZO C, LUIS-MARTÍNEZ A, UC-TESCUM S, SALAS-SUÁREZ N, MAYA A. 2003. Butterflies (Papilionoidea and Hesperioidea) of Calakmul, Campeche, México. *The Southwestern Naturalist* 48(4): 505-525.
- RAGUSO RA, LLORENTE-BOUSQUETS J. 1991. A comparative analysis of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea) of the Tuxtla mountains, Veracruz, México. *J Res Lepid* 29: 105-133.
- RAGUSO RA, LLORENTE-BOUSQUETS J. 1997. Las mariposas de la estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, de la UNAM. En: E. González, R Dirzo y R. C. Vogt, editores. *Historia Natural de la Región de Los Tuxtlas*. UNAM. 647 p.
- REYES-CASTILLO P. 2003. Las ideas biogeográficas de Gonzalo Halffter: importancia e impacto. En: JJ Morrone, J Lorente-Bousquets, editores. *Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*. Prensas de Ciencias, CONABIO, UNAM. pp 99-108.
- ROSS GN. 1964. A distributional study of the butterflies of the Sierra de Tuxtla in Veracruz, México. Ph. D. Louisiana State University. 265 pp.
- ROSS GN. 1975-1977. An ecological study of the butterflies of the Sierra de Tuxtla, Veracruz, México. *J Res Lepid* 14(2): 103-124, (3): 169-188, (4): 233-252; 15(1): 41-60, (2): 109-128, (3): 185-200, (4): 225-240; 16(2): 87-130.
- ROUTLEDGE CE. 1977. El suborden Rhopalocera (Lepidoptera) del estado de Tabasco. Su lista, frecuencia, diversidad y distribución. *Rev Soc Mex Lepid* 3: 57-73.
- RZEDOWSKI J. 1978. La vegetación de México. Ed. Limusa. México, D. F. 432 pp.
- SALINAS-GUTIÉRREZ JL. 1999. Análisis de la diversidad de las mariposas en las selvas altas de la vertiente atlántica de México. [Tesis Licenciatura]. Facultad de Ciencias, UNAM.
- SALINAS-GUTIÉRREZ JL, LUIS-MARTÍNEZ A, LLORENTE-BOUSQUETS J. 2004. Papilionoidea of the evergreen tropical forest of México. *J Lepid Soc* 58(3):125-142.
- SANTOS CM. 2005. Parsimony analysis of endemicity: time for an epitaph? *J Biogeography* 32: 1281-1286.
- TOLEDO VM. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. En: GT Prance, editor. *Diversification on the tropics*. Columbia University Press, N. Y.
- TRUJANO OM. 2004. Análisis panbiogeográfico de Papilionidae y Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea) en México. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- VILLEGAS IS. 1998. Inventario de los Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera) del Monumento Natural Cerro del Coconá, Teapa, Tabasco y algunos aspectos de su fenología. Tesis Profesional. División Académica de Ciencias Biológicas. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.
- WENDT T. 1989. Las selvas de Uxpanapa, Veracruz-Oaxaca. México: evidencia de refugios florísticos. *Anales Inst Biol Serie Botánica, UNAM* 58: 29-54.