



El Colegio de la Frontera Sur

Distribución, abundancia, tamaño poblacional y movilidad
de *Pterourus esperanza* (Insecta: Lepidoptera) en la Sierra
Norte de Oaxaca

TESIS

Presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

por

Marisol Esther Almaraz Almaraz

2012



El Colegio de la Frontera Sur

San Cristóbal de las Casas, Chiapas 31 de agosto de 2012.

Las personas abajo firmantes, integrantes del jurado examinador de:

Marisol Esther Almaraz Almaraz

Hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada:

Distribución, abundancia, tamaño poblacional y movilidad de *Pterourus esperanza* (Insecta: Lepidoptera) en la Sierra Norte de Oaxaca

para obtener el grado de **Maestra (o) en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural**

Nombre	Firma
Tutora Dr. Jorge Leonel León Cortés	_____
Asesor M. en C. Moisés Armando Luis Martínez	_____
Asesor Dr. Darío Alejandro Navarrete Gutiérrez	_____
Sinodal adicional Dr. Eduardo Jorge Naranjo Piñera	_____
Sinodal adicional Dra. Paula Lidia Enríquez Rocha	_____
Sinodal suplente Dr. José Luís Rangel Salazar	_____

ÍNDICE

ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS	3
RESUMEN	5
1. INTRODUCCIÓN	6
2. MÉTODOS	11
2.1. Área de estudio.....	11
2.2. Distribución regional.....	12
2.3. Distribución y abundancia poblacional de <i>Pterourus esperanza</i>	12
2.4. Estudio de Captura-Marca-Recaptura.....	15
3. RESULTADOS	18
3.1. Distribución regional.....	18
3.2. Distribución y abundancia poblacional de <i>Pterourus esperanza</i>	20
3.3. Relación entre tamaños poblacionales absolutos (CMR) y tamaños poblacionales relativos (índice poblacional).....	22
3.4. Movilidad.....	25
3.5. Comportamiento.....	28
4. DISCUSIÓN	29
4.1. Distribución espacial.....	29
4.2. Estructura poblacional	30
4.3. Movilidad y comportamiento	31
4.4 Implicaciones para la conservación.....	32
5. CONCLUSIONES	33
6. LITERATURA CITADA	34
ANEXOS	43

INDICE DE CUADROS Y FIGURAS

Cuadros

Cuadro 1. Transectos establecidos en el área de ocurrencia de <i>Pterourus esperanza</i>	15
Cuadro 2. Fracciones de residencia, emigración e inmigración de <i>Pterourus esperanza</i> en el paisaje de “Comaltepec”.....	27

Figuras

Figura 1. Localización de la Sierra Norte del estado de Oaxaca y del área de estudio “Comaltepec”.....	13
Figura 2. Abundancia de <i>Pterourus esperanza</i> en la Chinantla de mayo del 2010 a agosto del 2011.....	19
Figura 3. Abundancia de <i>Pterourus garmas abderus</i> en la Chinantla de mayo del 2010 a agosto del 2011.....	19
Figura 4. Distribución y abundancia poblacional de <i>Pterourus esperanza</i> en el paisaje “Comaltepec” de marzo a mayo 2011.....	20
Figura 5. Distribución de observaciones de <i>Pterourus esperanza</i> en el paisaje “Comaltepec” de marzo a mayo del 2011.	21
Figura 6. Abundancia poblacional de <i>Pterourus esperanza</i> de marzo a junio del 2011 en el paisaje “Comaltepec”.....	22
Figura 7. Estimaciones de los tamaños poblacionales absolutos (CMR) diarios de <i>Pterourus esperanza</i> en el paisaje “Comaltepec” durante el periodo de marzo-abril del 2011.....	23
Figura 8. Estimaciones de los tamaños poblacionales relativos (índice poblacional) diarios de <i>Pterourus esperanza</i> en el paisaje “Comaltepec” durante el periodo marzo-abril del 2011.....	24

Figura 9. Relación entre los tamaños poblacionales absolutos (CMR) y tamaños poblacionales relativos (índice poblacional) de <i>Pterourus esperanza</i> en el en el paisaje “Comaltepec” durante el periodo marzo-abril del 2011.....	24
Figura 10. Movimientos individuales de <i>Pterourus esperanza</i> del 17 de marzo al 17 de abril del 2011, en el paisaje “Comaltepec”.....	26
Figura 11. Proporción de individuos de <i>Pterourus esperanza</i> recapturadas con respecto a las distancias recorridas en el paisaje “Comaltepec”, durante 2011....	26
Figura 12. Distribución de capturas y recapturas de <i>Pterourus esperanza</i> del 17 de marzo al 17 de abril del 2011 y el número de movimientos individuales entre poblaciones “locales” en el paisaje “Comaltepec”.....	27
Figura 13. Proporción de individuos de <i>Pterourus esperanza</i> capturados y recapturados en el paisaje “Comaltepec” durante marzo-abril del 2011.....	28
Figura 14. Proporción de individuos de <i>Pterourus esperanza</i> capturados y recapturados bajo algún tipo de actividad en el paisaje “Comaltepec” durante marzo-abril del 2011.....	29
Figura 15. Estimación del índice poblacional diarios de <i>Pterourus esperanza</i> en el área de estudio durante el 2011.....	28
Figura 16. Relación entre los tamaños poblacionales absolutos (CMR) y tamaños poblacionales relativos (índice poblacional) de <i>Pterourus esperanza</i> en el área de estudio durante el 2011.....	28

RESUMEN

Se evaluó la distribución, abundancia, tamaños poblacionales y movilidad de *Pterourus esperanza* (Papilionidae), una mariposa endémica de las áreas de bosque mesófilo de montaña en la Sierra Norte de Oaxaca. Para delimitar el área de distribución y estimar la abundancia poblacional de *P. esperanza*, se realizaron un total de 362 transectos (de mayo 2010 a agosto 2011), distribuidos de forma estratificada a lo largo de un gradiente altitudinal (117 a 3104 msnm) en la región de la Chinantla (Sierra Norte de Oaxaca). Para estimar los tamaños poblacionales y describir los patrones de movilidad, se realizó un experimento de captura-marca-recaptura durante marzo y abril de 2011 (N=32 días) en un paisaje de 25 km², en los municipios de Santiago Comaltepec y San Pedro Yolox. Los resultados indican que la distribución espacial de *P. esperanza* está restringida a un sub-gradiente de bosque mesófilo de montaña y pino-encino entre los 1600 y 2500 msnm. Los valores de abundancia poblacional en los transectos establecidos fueron relativamente bajos: el transecto denominado “La Torre” (0.09 individuos /100m) ubicado a 2170 msnm, presentó la mayor abundancia de individuos de *P. esperanza*. Basado en el experimento de captura-marca-recaptura, las distancias promedio registradas para machos y hembras fueron de 2201±431 m y 106±38 m, respectivamente. Se registró un tamaño poblacional diario para *P. esperanza* de 83 ± 20 individuos y para la super-población en el área “Comaltepec” de 295 ± 42 individuos, durante marzo-abril de 2011. Los valores del tamaño poblacional registrados sugieren que *P. esperanza* se encuentra en una condición frágil, y que está expuesta a variaciones estocásticas. La conservación de las poblaciones de *P. esperanza* requiere de la protección del hábitat de la especie, en conjunto con acuerdos concisos con la comunidad Chinanteca para el monitoreo de las poblaciones y la continuidad del manejo actual del paisaje.

Palabras clave: Autoecología, bosque mesófilo, captura-marca-recaptura, Chinantla, conservación.

1. INTRODUCCIÓN

Los bosques de niebla o los bosques mesófilos de montaña constituyen uno de los ecosistemas con mayor biodiversidad y son los más amenazados a nivel nacional. (Rzedowski, 1978; CONABIO, 2010; Toledo-Aceves *et al.*, 2011). Estos bosques se desarrollan en regiones montañosas, las pendientes donde se establecen son fuertes y los terrenos abruptos, y la precipitación pluvial es intensa (González –Espinoza *et al.*, 2012). La región de La Chinantla (Sierra Norte de Oaxaca) es posiblemente el área más lluviosa en México (en promedio con registros de más de 5500 mm/año; Meave *et al.*, 2006).

La distribución discontinua de los hábitats montanos húmedos con frecuencia hace que los bosques de niebla se desarrollen en suelos derivados de una amplia gama de sustratos geológicos y en cañadas protegidas del viento y la insolación, así como en laderas protegidas o expuestas a vientos cargados de humedad (Rzedowski, 1978). Como resultado de estos factores, el bosque de niebla presenta una importante incidencia de especies endémicas, con estimaciones preliminares de 30% de especies endémicas a México (Rzedowski, 1991).

Una especie endémica es la que se limita a un área geográfica particular. Estas especies requieren atención debido a sus distribuciones frecuentemente limitadas y pueden estar en riesgo de extinción. Si sus necesidades de hábitat no son satisfechas en las regiones en las que se localizan, irán disminuyendo y desaparecerán (Young, 2007). Así mismo, los organismos entre más especializados son más vulnerables, ya que demandan una importante combinación de factores que limitan la disponibilidad del

recurso y, por tanto, la distribución espacial de sus poblaciones (Brown, 1984; Futuyma y Moreno 1988; Thompson, 1994).

Las iniciativas de conservación se centran en las especies en peligro de extinción y las especies endémicas (SCDB, 2010). Sin embargo, también es deseable garantizar la protección de grupos ecológicos funcionales; i.e., que involucra especies que cumplen papeles específicos y fundamentales en los ecosistemas, como la polinización, el ciclo de los nutrientes, entre otras (SCDB, 2010). Los insectos constituyen la mayor diversidad contenida en los hábitats terrestres, la diversidad genética y las interacciones entre especies, biomasa y energía de los ecosistemas. Sin embargo, en la región tropical, donde la gran mayoría de las especies se encuentran, el conocimiento detallado de la ecología para la conservación de los insectos es incipiente (Collins y Thomas 1991; New *et al.*, 1995).

Los lepidópteros (mariposas) son un grupo de insectos altamente diversificado, y considerado como un modelo adecuado en el análisis y propuestas de conservación de la diversidad biológica. La distribución de los lepidópteros está afectada o limitada por una serie de factores ecológicos complejos, tales como la cobertura arbórea y los parámetros microclimáticos (Ehrlich, 1984; Luis-Martínez *et al.*, 2004; Sreekumar y Balakrishnan, 2001).

México cuenta con un número importante de lepidópteros endémicos i.e. *Baronia brevicornis*, *Parides alopilus* y *Pterourus esperanza*. Estas especies se asocian a hábitats de biotas relictas, lo que refuerza aún más la importancia de la conservación de las poblaciones sobrevivientes (Llorente-Bousquets y Luis-Martínez, 1998). Sin

embargo, existen pocos estudios en conservación en el que se incluyan evaluaciones autoecológicas detalladas, de especies tropicales, y más aun, de especies raras o geográficamente restringidas. Por lo anterior, es necesario llevar a cabo estudios descriptivos de la ecología de los lepidópteros, distribución, ciclo de vida y conocer sus interacciones con las plantas huésped.

En este contexto, la conservación del hábitat de los lepidópteros y de cualquier especie de flora o fauna, justifica el interés de llevar a cabo estudios básicos de la distribución y abundancia, sobretodo de las especies endémicas. Sin tal información, no hay bases para evaluar la vulnerabilidad de las especies (Collins y Morris, 1985; New *et al.*, 1995; Naranjo, 2000). Por lo tanto, la comprensión de la estructura y características particulares del hábitat (factores bióticos y abióticos) así como su historia evolutiva, historia climática y geológica son determinantes para entender las relaciones de distribución y abundancia de las especies (Begon *et al.*, 1996; Krebs, 2001; Morrison *et al.*, 2006; Gonzales *et al.*, 2008).

Pterourus esperanza (Lepidoptera: Papilionidae) pertenece a la subfamilia Papilioninae (Beutelspacher, 1975; Hancock, 1983; Tyler *et al.*, 1994; Zakhorov *et al.*, 2004). Inicialmente su posición filogenética se encontraba en relativa controversia, pero estudios basados en la secuenciación de ADN mitocondrial y nuclear sugirieron que *P. esperanza* mantiene estrechas relaciones con el grupo “*troilus*” (Zakhorov *et al.*, 2004). *Pterourus esperanza* es una especie con categoría de “amenazada” en la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2010). Asimismo, tiene el estatus de especie vulnerable para la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza IUCN (por sus siglas en inglés), además de poseer un alto valor ornamental y económico entre los

coleccionistas de mariposas (Collins y Morris, 1985; Tyler *et al.*, 1994; Llorente-Bousquets y Luis-Martínez, 1998; SEMARNAT, 2010) (Ver Anexo 1 y 2).

Pterourus esperanza es una especie endémica de la Sierra Norte del estado de Oaxaca, México y posee un gran interés biogeográfico por estar limitada geográficamente a áreas de bosque mesófilo de montaña con dominancia de árboles de *Engelhardtia (Oreomunnea) mexicana* (Standl.) J. F. Leroy (Juglandaceae), entre 1400 y 2500 msnm (Collins y Morris, 1985; Tyler *et al.*, 1994). *Pterourus esperanza* presenta potencialmente dos generaciones al año, la primera en marzo y la segunda en agosto (Collins y Morris, 1985; De la Maza, 1987). Collins y Morris (1985), sugieren que los individuos de las dos generaciones muestran ligeras diferencias en la profundidad de color y el ancho de las bandas amarillas. Se desconoce el estadio larval y de pupa de *P.esperanza*.

La actividad de los adultos se restringe a días soleados de 11:00 a 15:00 horas, quienes se alimentan principalmente de las flores de *Eupatorium sordidum var. atrorubens* (Lem.) Miranda y *Cirsium subcoriaceum* (Less.) Petr. (Collins y Morris, 1985; Tyler *et al.*, 1994). Observaciones previas sugieren que la planta de alimentación de las larvas de *P. esperanza* es *Magnolia dealbata* Zucc. (Tyler *et al.*, 1994). Esta especie es un elemento arbóreo característico de zonas de bosque mesófilo de montaña en la sierra norte de Oaxaca, además de estar señalada en peligro de extinción en la lista de prioridades de conservación de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza IUCN (Vovides, 1998).

Los objetivos de esta tesis fueron: 1) delimitar la distribución y abundancia de *P.esperanza* en parte de su área de distribución en la Sierra Norte de Oaxaca, y 2) cuantificar los tamaños poblaciones, los patrones de movilidad y de comportamiento de *P.esperanza*. Los resultados de esta tesis permitirán disponer de información poblacional relevante de una especie endémica, amenazada, y cuyo estatus de vulnerabilidad justifica un análisis de las relaciones ecológicas como elementos de conservación y estudio de la especie en la región de la Sierra Norte de Oaxaca, México.

2. MÉTODOS

2.1. Área de estudio

Para circunscribir la localización espacial de *P. esperanza*, se llevó a cabo un mapeo exhaustivo en un gradiente de elevación (117 a 3104 msnm) localizado en la región de la Sierra Norte de Oaxaca, durante los años 2010 y 2011 (Ver agradecimientos). La evaluación comparativa de las poblaciones de los Papilionidae permitió, por un lado, circunscribir el área de distribución de *P. esperanza* para estudios de mapeo y movilidad poblacional, así como obtener valores de abundancia poblacional.

La mayor parte del gradiente de elevación fue en los municipios de Santiago Comaltepec y San Pedro Yolox, en la región fisiográfica de la Sierra Norte del estado de Oaxaca. Ambos municipios presentan un clima templado húmedo (C) (m) (w), templado subhúmedo C (w₂), semicálido húmedo (A) Cf y semicálido subhúmedo (A) C (m). El tipo de suelo dominante de esta región es Luvisol y Cambisol. Incluye elementos de vegetación de bosque mesófilo de montaña y bosque de coníferas (Torres-Colín 2004; Trejo 2004; INEGI 2011). El municipio de Santiago Comaltepec se ubica entre las coordenadas 17° 34' N y 96° 33'W; la altitud varía entre los 100 y 3200 msnm, y presenta una precipitación pluvial promedio de 800 a 4000 mm y la temperatura promedio anual es de 10 a 26 °C. El municipio de San Pedro Yolox se ubica entre las coordenadas 17° 35'N y 96° 33'W, su altitud varía entre los 300 y 3100 msnm, con precipitación pluvial promedio 800 a 3500 milímetros y la temperatura promedio anual es de 10 a 24 °C (INEGI 2011) (Ver Anexo 3). El municipio de Comaltepec donde se localiza la mayor parte del área de estudio, las principales actividades económicas que

se desarrollan son terciaria con 47% (comercio, turismo y servicios), primaria 32% (agricultura, ganadería, caza y pesca) y finalmente la actividad secundaria con el 19% (minería, construcción, industria manufacturera y eléctrica; INEGI 2011).

2.2. Distribución regional

Para obtener datos de la distribución y abundancia de *P.esperanza*, se establecieron un total de diez transectos, distribuidos de forma estratificada a lo largo del gradiente altitudinal (117 a 3104 msnm). Los transectos se visitaron periódicamente de mayo de 2010 a agosto de 2011 para la observación y cuantificación de lepidópteros (Molina Martínez y *et al.*, *en prep.*). El esfuerzo exhaustivo de registro de especies de Papilionidae permitió circunscribir la ocurrencia de *P.esperanza* en el gradiente de elevación.

2.3. Distribución y abundancia poblacional de *Pterourus esperanza*

El área de localización y estudio de *P. esperanza* se circunscribió a un paisaje discreto de aproximadamente 25 km² (en adelante llamado “Comaltepec”, ver Figura 1) perteneciente a los municipios de Santiago Comaltepec y San Pedro Yolox. Históricamente, *P. esperanza* ha sido avistada en la zona general circunscrita y es la única localidad donde se han registrado poblaciones de esta especie (Tyler *et al.*, 1994). Es probable que *P. esperanza* se distribuya en otras localidades de la Sierra Norte de Oaxaca, como se ha esgrimido por otros entomólogos (Luis-Martínez y

Kemner, *com. per.*), aunque no han sido verificadas en recientes visitas. En el paisaje “Comaltepec” se realizó un mapeo exhaustivo de individuos de *P.esperanza*, tomando en cuenta los avistamientos (la observación de la especie sin lograr su captura, los individuos marcados y recapturados) a partir de la incorporación de los registros espaciales (coordenadas geográficas) de *P.esperanza* a un sistema de información geográfica ArcGIS® versión 10 (ESRI, 2010).

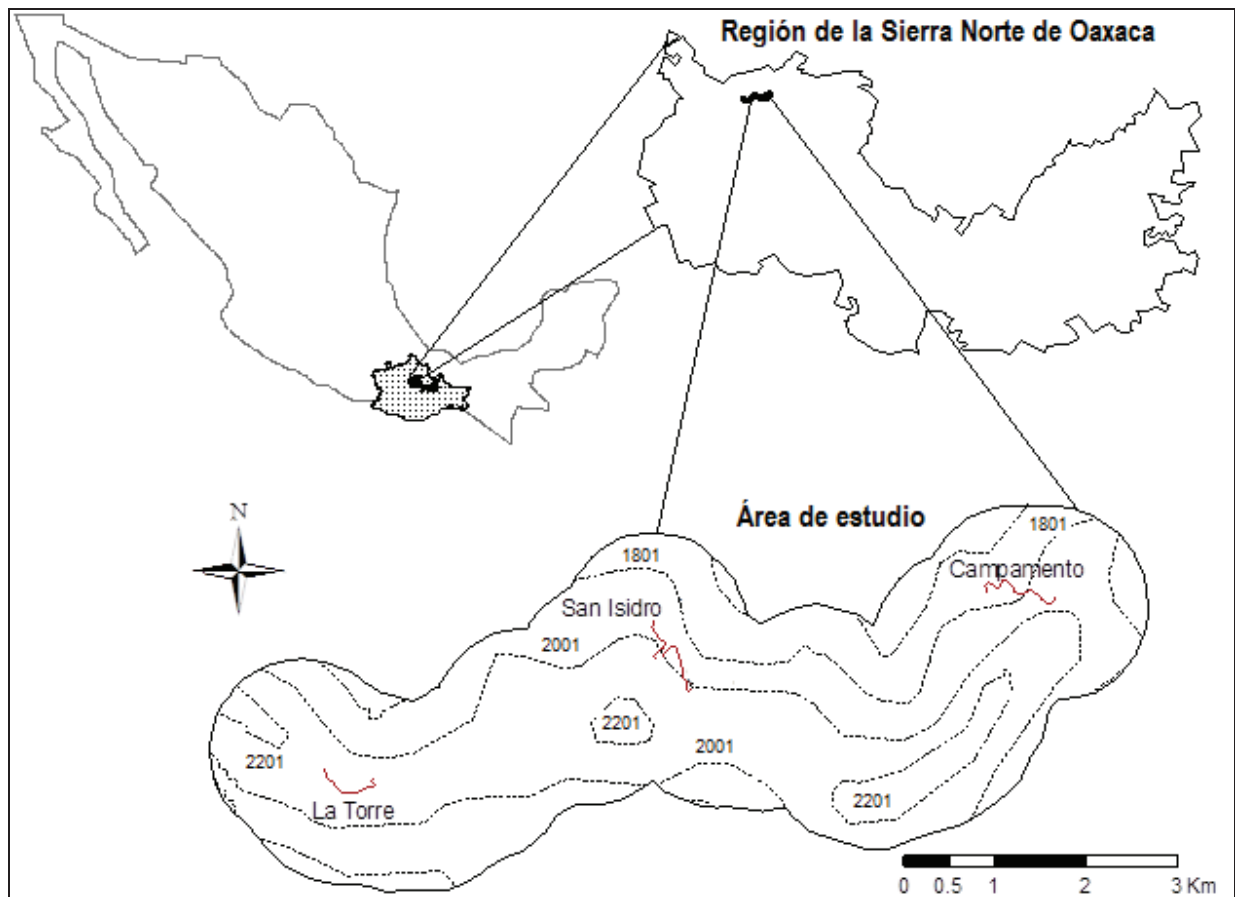


Figura 1. Localización de la Sierra Norte del estado de Oaxaca y del área de estudio “Comaltepec” (— transectos fijos; - - - - - curvas de nivel cada 200 m).

Para estimar la abundancia y densidad poblacional de *P. esperanza* en zonas representativas del paisaje “Comaltepec”, se establecieron tres transectos fijos estratificados por altitud (ver Cuadro 1) de entre 800 y 1300 m de longitud. Los transectos se visitaron por lo menos siete veces/mes de marzo a agosto del año 2011, para un total de 139 transectos ejecutados (repeticiones) y 2.54 horas/día. Los transectos se ejecutaron bajo condiciones ideales de temperatura y humedad para la observación de mariposas activas de acuerdo con las ideas de Pollard y Yates (1993).

A partir de los conteos en los transectos fijos, se construyeron índices poblacionales para *P.esperanza*. La abundancia relativa de *P. esperanza* registrada en cada transecto se expresó como el número de individuos /100 m de transecto, para dar un medida estándar de la abundancia (Thomas, 1983). Este valor se multiplicó por el área total del paisaje “Comaltepec” (A, ha), para obtener un índice de abundancia poblacional (PI) (Thomas, 1983):

$$PI = 100 (N*A) / L$$

Donde:

PI = Índice de Abundancia Poblacional de *P.esperanza*

N = Número de individuos de *P.esperanza*

A = Área de distribución de *P.esperanza* paisaje de “Comaltepec” (2500 ha)

L= Longitud del transecto se expresa en metros

100= Médida estándar de la abundancia de cada sitio expresada en metros

Cuadro 1. Transectos establecidos en el área de ocurrencia de *Pterourus esperanza*.

Transecto	Longitud (m)	Altitud (msnm)
Campamento	1000	1777
San Isidro	1300	2020
La Torre	800	2170

2.4. Estudio de Captura-Marca-Recaptura

Para obtener datos sobre los tamaños poblacionales, cuantificar los patrones de movilidad y comportamiento de los adultos de *P. esperanza*, se realizó un estudio de captura-marca-recaptura (CMR) del 17 de marzo al 17 de abril de 2011 (N=32 días) en el paisaje “Comaltepec”. Para evaluar las tasas de recambio de individuos, el paisaje “Comaltepec” se dividió en tres poblaciones “locales”, determinadas arbitrariamente.

Durante el estudio se efectuaron recorridos diarios que incluyeron un esfuerzo de registro de 32 km lineales/día a lo largo del paisaje “Comaltepec”; para cada día se contó con un mínimo de cuatro personas durante el desarrollo del estudio, aunque en total participaron once personas. Para el registro de los adultos durante el estudio de CMR, se visitaron sistemáticamente áreas semi-abiertas, cañadas, zonas de nectáreo, así como los tres transectos fijos establecidos en “Comaltepec”. El esfuerzo de avistamiento, captura y recaptura comprendió en promedio 83 horas/persona. El monitoreo de *P.esperanza* se llevó a cabo de las 09:00 a las 17:00 hrs, bajo condiciones óptimas para la observación de mariposas activas de acuerdo a las ideas de Pollard y Yates (1993).

Los individuos de *P.esperanza* fueron capturados con una red entomológica aérea, posteriormente a cada individuo capturado se le asignó una marca única a partir de un código de puntos aplicado sobre la superficie ventral de las alas con un marcador permanente (Tyler *et al.*, 1994; Ver Anexo 4). Los individuos marcados fueron liberados en el sitio original de captura. Para cada individuo capturado y recapturado se registró la fecha, sexo, hora, tipo de actividad (cortejo, cópula, descanso, neotáreo, oviposición, patrullaje), así como una categoría para describir la condición de las alas o la edad (nueva, seminueva, gastada y muy gastada; Tyler *et al.*, 1994; León-Cortés *et al.*, 1999, 2000). La georreferencia (altitud, latitud y longitud) del sitio original de captura de cada individuo y de las recapturas subsiguientes, fueron proyectados en un mapa para mostrar los movimientos individuales en el paisaje “Comaltepec” utilizando el programa ArcGIS® versión 10 (ESRI, 2010).

Los tamaños diarios de la población se estimaron utilizando las rutinas del programa MARK (White y Burnham, 1999). En particular, se empleo el modelo POPAN (Comark-Jolly-Seber- CJS) para generar estimaciones poblacionales absolutas por día, así como el tamaño de la super-población de *P.esperanza* durante el 2011.

Se relacionaron (empleando un modelo de regresión lineal) las estimaciones de los tamaños poblacionales absolutos (estimados a partir del estudio CMR) y los tamaños poblacionales relativos diarios de *P.esperanza* (estimados a partir de los conteos en los transectos). Tal relación empírica permitió obtener estimaciones del tamaño de las poblaciones en otros sitios del paisaje “Comaltepec” (Thomas, 1983).

El tiempo de permanencia de un individuo de *P. esperanza* en la población se calculó como la probabilidad de que el individuo este vivo en el momento de la liberación de la muestra i y sobreviva hasta el momento de la captura de la muestra ($i + 1$) (Southwood y Henderson, 2000).

La movilidad de *P. esperanza* se estimó a partir del análisis de las distancias recorridas entre recapturas sucesivas. Para evaluar la variación de la distribución de las distancias recorridas entre machos y hembras, se realizó una prueba de Mann – Whitney. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa estadístico SPSS© versión 15.0.

Para medir la frecuencia de la migración entre poblaciones “locales” en el área del CMR, se calculó la fracción de eventos de transferencia de acuerdo a Sutcliffe *et al.*, (1997).

Fracción de residencia: $R/R+E+I$

Fracción de emigración: $E/R+E$

Fracción de inmigración: $I/R+I$

Donde: Residentes (R): individuos capturados en el área Z y recapturados en esa misma área. Emigrantes (E): son individuos capturados en el área Z y recapturados en otra área. Inmigrantes (I): son individuos recapturados en el área Z y marcados en cualquiera de las otras áreas.

3. RESULTADOS

3.1. Distribución regional

Se recorrieron un total de 362 transectos (345 horas de avistamientos), de mayo 2010 a agosto 2011 a través del gradiente altitudinal. En este estudio *P. esperanza* se distribuyó exclusivamente entre los 1600 y los 2500 msnm. La abundancia registrada de *P. esperanza* durante el período de muestreo fue en promedio de 0.03 individuo/100m transecto (1600 a 2100 msnm) y de 0.05 individuo/100m de transecto (2100 a 2500 msnm) (Figura 2). La distribución y abundancia regional muestran una distribución espacial extremadamente localizada con abundancias poblacionales relativamente incipientes en relación con lo registrado para otras especies de Papilionidae. Por ejemplo, de las 23 especies de Papilionidae registradas en el gradiente, *Pterourus garamas abderus* presentó el mayor rango de distribución, ocupando cinco pisos altitudinales a partir de los 600 a >3000 msnm y registrando abundancias poblacionales que oscilaron en promedio en 0.085 ± 0.04 individuos / transecto (Figura 3).

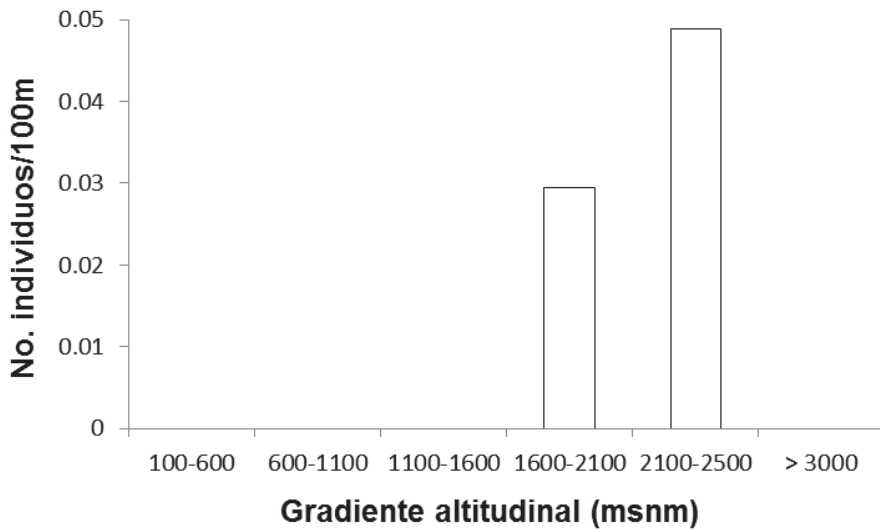


Figura 2. Abundancia de *Pterourus esperanza* en la Chinantla de mayo del 2010 a agosto del 2011 (Molina Martínez y *et al.*, *en prep.*).

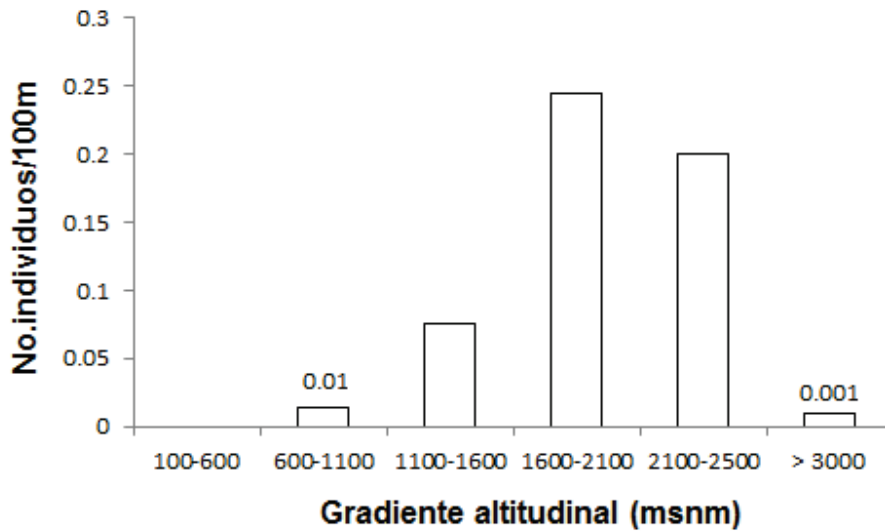


Figura 3. Abundancia de *Pterourus garamas abderus* en la Chinantla de mayo del 2010 a agosto del 2011 (Molina Martínez y *et al.*, *en prep.*).

3.2. Distribución y abundancia poblacional de *Pterourus esperanza*

Se avistaron un total de 309 individuos (lo que incluyó a los individuos observados pero no capturados, los individuos marcados y recapturados), provenientes de 110 registros (coordenadas geográficas) en el paisaje “Comaltepec”. Los registros de *P.esperanza* con mayor número de avistamientos se localizaron en cañadas, una de ellas con más de 42 avistamientos (Figura 4 y 5).

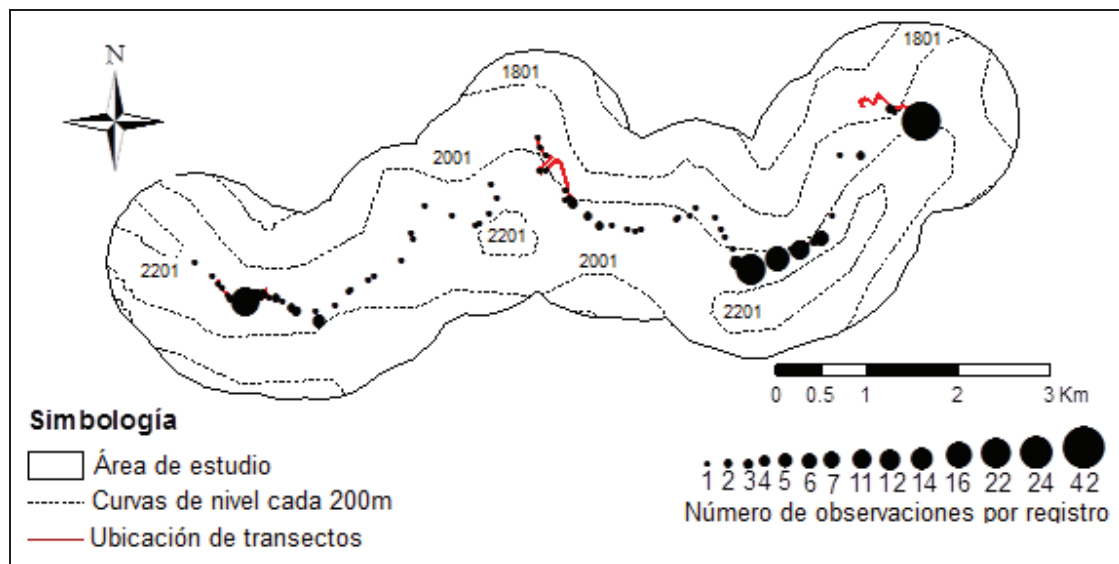


Figura 4. Distribución y abundancia poblacional de *Pterourus esperanza* en el paisaje “Comaltepec” entre marzo - mayo 2011. Los círculos indican la magnitud relativa del número de observaciones por registro.

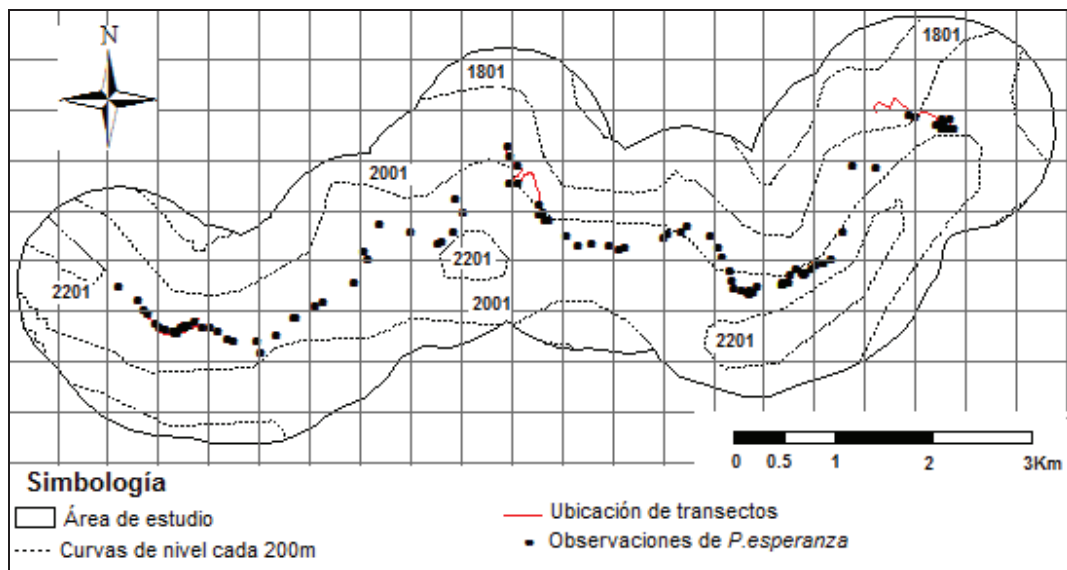


Figura 5. Distribución de observaciones de *Pterourus esperanza* en el paisaje “Comaltepec” de marzo a mayo del 2011. Los cuadrantes representan unidades de 500x500 m.

Los transectos denominados “San Isidro” (2020 msnm) y “Campamento” (1777 msnm) registraron abundancias relativas de 0.02 individuos /100m y 0.06 individuos /100m, respectivamente; con presencia de vegetación de bosque mesófilo de montaña. El transecto “La Torre” ubicado a 2170 msnm con una zona de transición de bosque mesófilo de montaña y bosque de pino registró una abundancia poblacional de 0.09 individuos /100m (Figura 6).

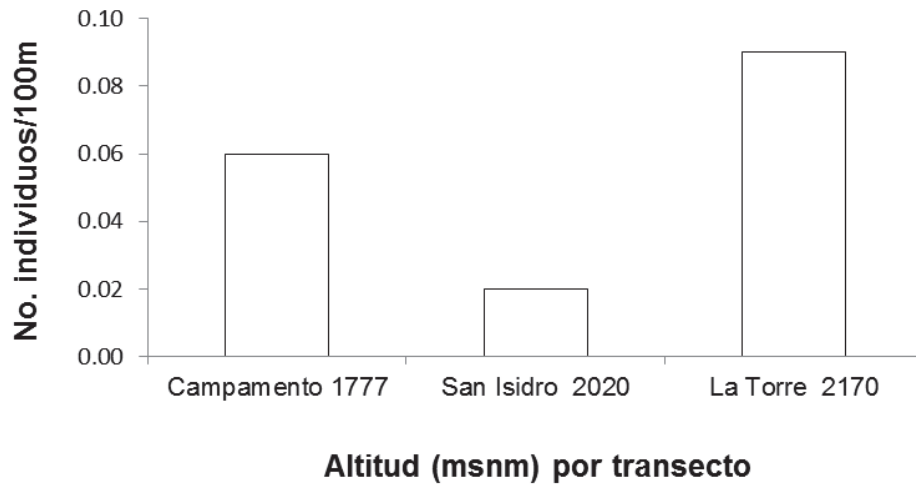


Figura 6. Abundancia poblacional de *Pterourus esperanza* de marzo a junio del 2011 en el paisaje “Comaltepec”.

3.3. Relación entre tamaños poblacionales absolutos (CMR) y tamaños poblacionales relativos (índice poblacional)

La estimación del tamaño poblacional absoluto (CMR) promedio diario de *P.esperanza* en el paisaje “Comaltepec” fue de 83 ± 20 individuos (Figura 7). Mientras que el tamaño de la super-población (White y Burnham, 1999) es decir el número de individuos durante el periodo del 17 de marzo al 17 de abril en el paisaje “Comaltepec” fue de 295 ± 42 individuos.

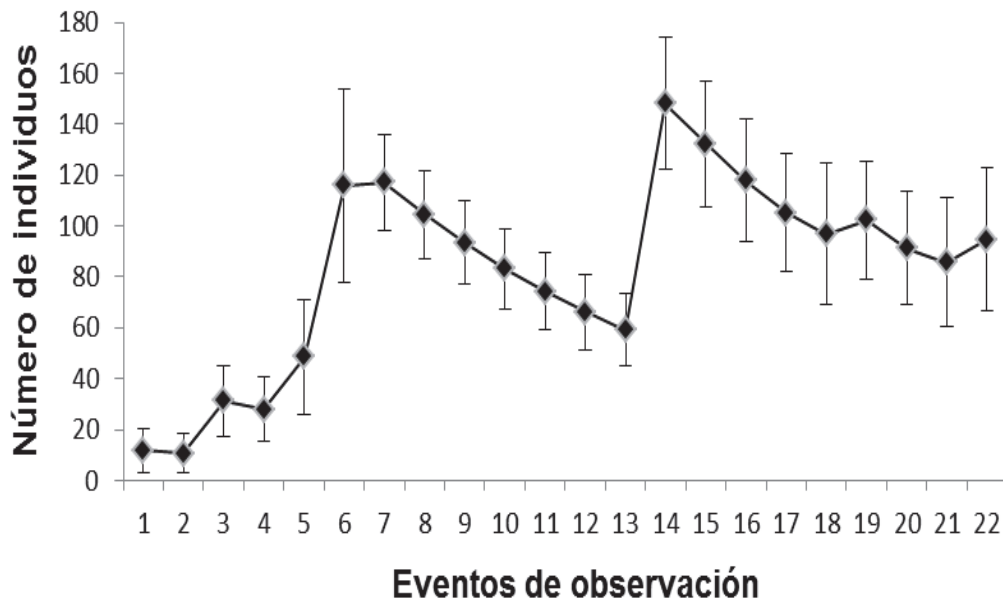


Figura 7. Estimaciones de los tamaños poblacionales absolutos (CMR) diarios de *Pterourus esperanza* en el paisaje “Comaltepec” durante el periodo de marzo-abril del 2011.

El tamaño poblacional relativo (índice poblacional) máximo estimado fue de 78 individuos, en tanto que la población diaria de *P.esperanza* en el paisaje “Comaltepec” fue de 10 ± 3 individuos (Figura 8).

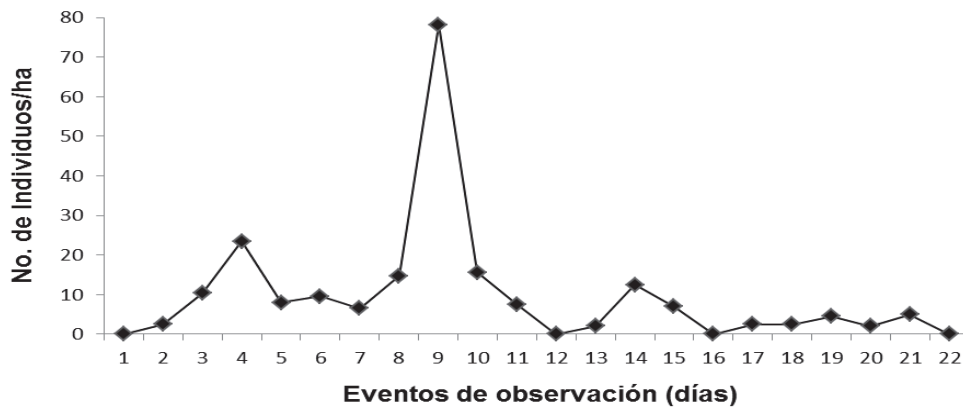


Figura 8. Estimaciones de los tamaños poblacionales relativos (índice poblacional) diarios de *Pterourus esperanza* en el paisaje “Comaltepec” durante el periodo marzo-abril del 2011.

Al relacionar los datos de los tamaños poblacionales absolutos (CMR) y los tamaños poblacionales relativos (índice poblacional) de *P.esperanza*, no se detectó una correlación significativa ($r^2 = 0.03$, $F_{1,22} = 0.56$, $GL=1$; $P=0.464$, Figura 9).

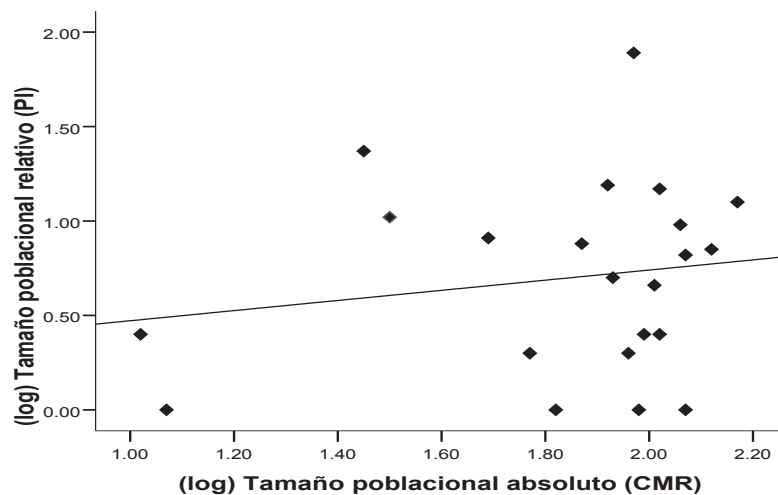


Figura 9. Relación entre los tamaños poblacionales absolutos (CMR) y tamaños poblacionales relativos (índice poblacional) de *Pterourus esperanza* en el paisaje “Comaltepec” durante el periodo marzo-abril del 2011.

3.4 Movilidad

Durante el estudio de CMR se marcaron 92 individuos (15 hembras y 77 machos), donde 18 individuos fueron recapturados al menos en una ocasión (dos hembras y 16 machos), y tres individuos (una hembra y dos machos) fueron recapturados dos veces. Las distancias individuales mínimas y máximas recorridas por *P. esperanza* fueron de 20 y 6539 m, respectivamente. La distancia promedio recorrida fue mayor para los machos (2201 ± 431 m; N=20 movimientos), que para las hembras (106 ± 38 m; N=4 movimientos); las distancias recorridas (metros) entre machos y hembras fueron significativamente diferentes (Mann Whitney, $U = 12$, $Z = -2.170$, $P < 0.03$, $N = 24$).

En la Figura 10 se muestra la distribución espacial de las capturas y recapturas, así como los movimientos individuales detectados de *P. esperanza* en el paisaje "Comaltepec". Una proporción importante (59%, 10 machos y tres hembras) de los individuos de *P. esperanza* registraron distancias recorridas de 0 a 2000 m. Durante el estudio de CMR se detectaron pocos movimientos (N=3) de distancias mayores a 4000m (Figura 11).

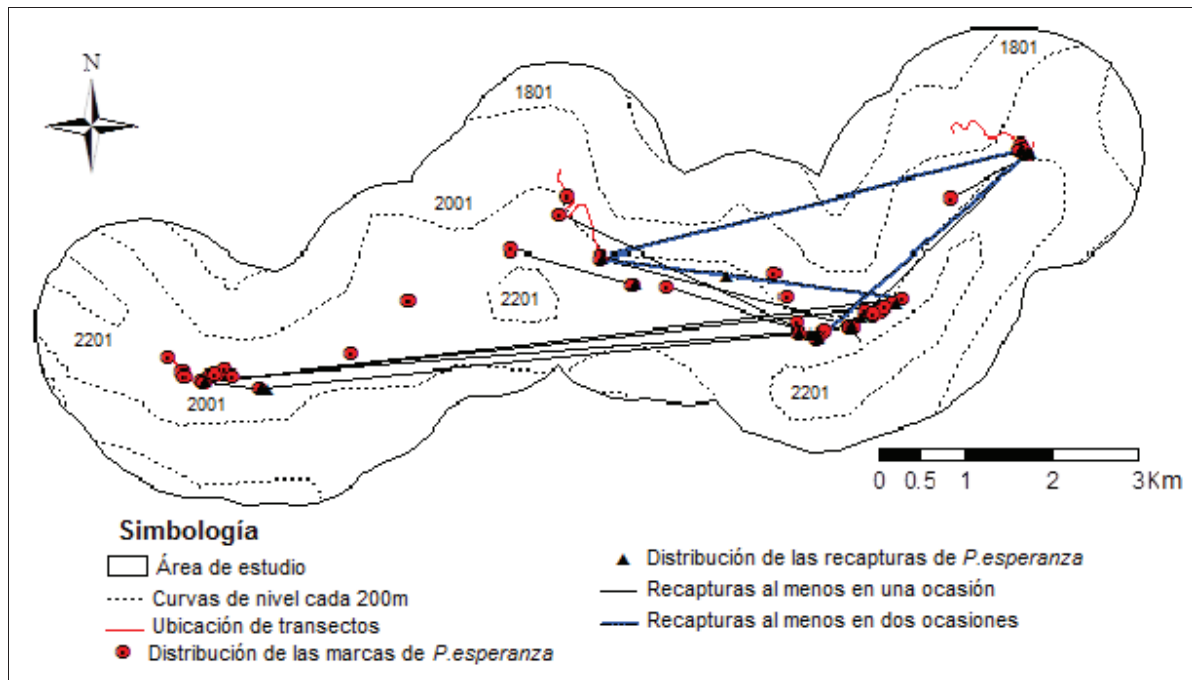


Figura 10. Movimientos individuales de *Pterourus esperanza* del 17 de marzo al 17 de abril del 2011, en el paisaje “Comaltepec”.

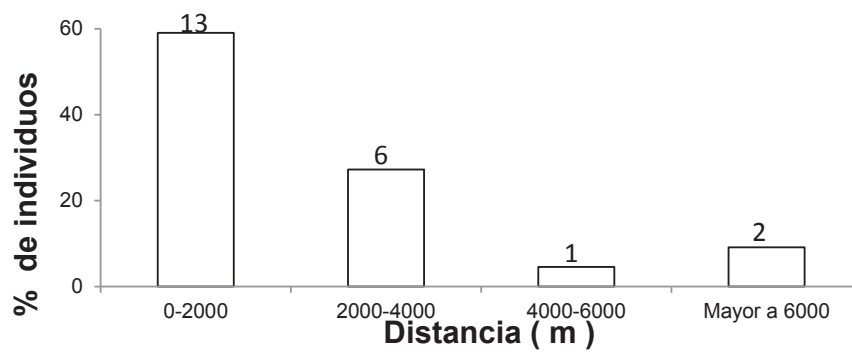


Figura 11. Proporción de individuos de *Pterourus esperanza* recapturadas con respecto a las distancias recorridas en el paisaje “Comaltepec”, durante 2011.

Las fracción de residencia (R=9) e inmigración (I=5.45) de *P.esperanza* fue mayor en la primera población “local”, en la tercera población “local” presentó la menor fracción de residencia (R=5) y en tanto que en la segunda población “local” presentó la mayor fracción de emigración (E=6) (Cuadro 2 y Figura 12). El tiempo de permanencia de un individuo en la población fue de 2.45 ± 0.77 días.

Cuadro 2. Fracciones de residencia, emigración e inmigración de *Pterourus esperanza* en el paisaje “Comaltepec”.

Fracción	Poblaciones “locales”		
	1	2	3
Fracción - R	9	6	5
Fracción - E	3.27	6	4
Fracción - I	5.45	4	4

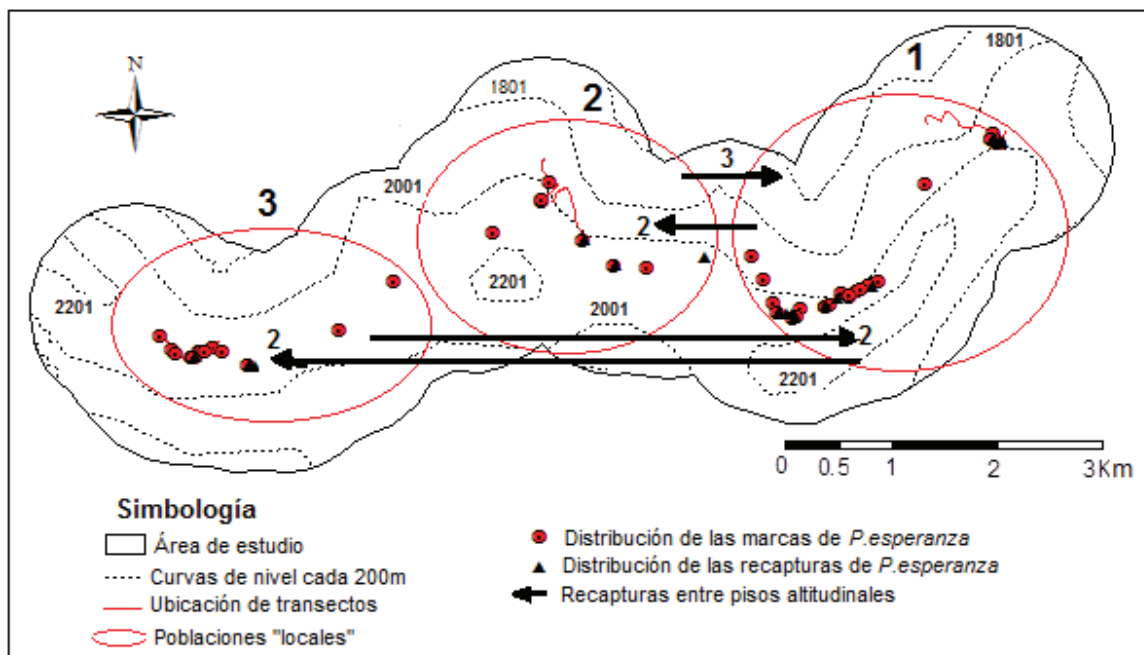


Figura 12. Distribución de capturas y recapturas de *Pterourus esperanza* del 17 de marzo al 17 de abril del 2011 y el número de movimientos individuales entre poblaciones “locales” en el paisaje “Comaltepec”.

3.5. Comportamiento

Las observaciones de *P.esperanza* fueron de las 9:00 a las 15:00 horas en días soleados. La mayoría de las capturas se realizaron entre las 11:00 y las 14:00 horas y las recapturas entre las 11:00 a 15:00 horas de cada día (Figura 13). Durante el estudio de CMR, el 80% de los individuos capturados y recapturados se encontraron bajo la actividad de patrullaje; generalmente los machos patrullaban en caminos abiertos y soleados a una altura de 1.5 a 3.5 m aproximadamente, en tanto que 20% mostraron una actividad de neotáreo; *P. esperanza* visitó principalmente cuatro especies de Angiospermas, i.e. *Eupatorium sordidum* var. *Atrorubens* (Lem.) Miranda (ver Anexo 5 y Figura 14).

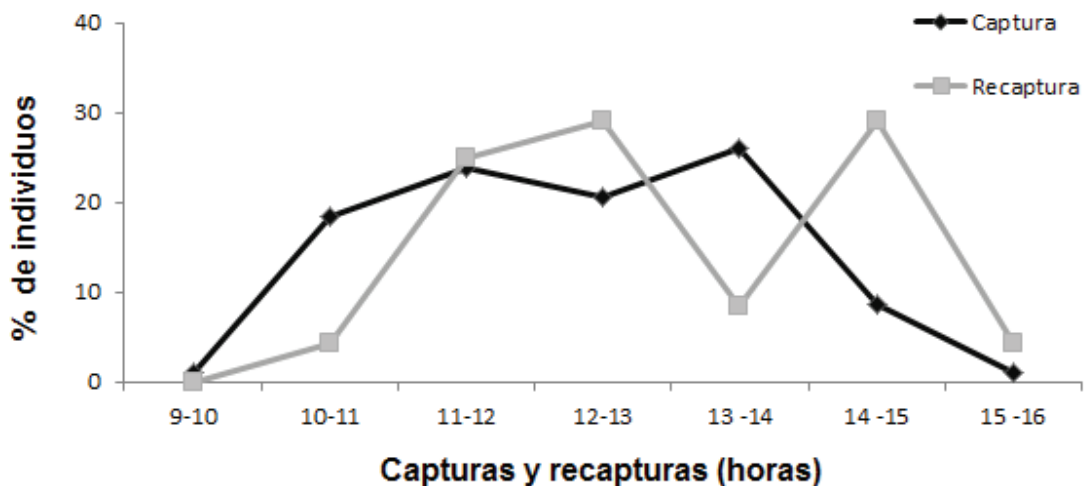


Figura 13. Proporción de individuos de *Pterourus esperanza* capturados y recapturados en el paisaje “Comaltepec” durante marzo-abril del 2011.

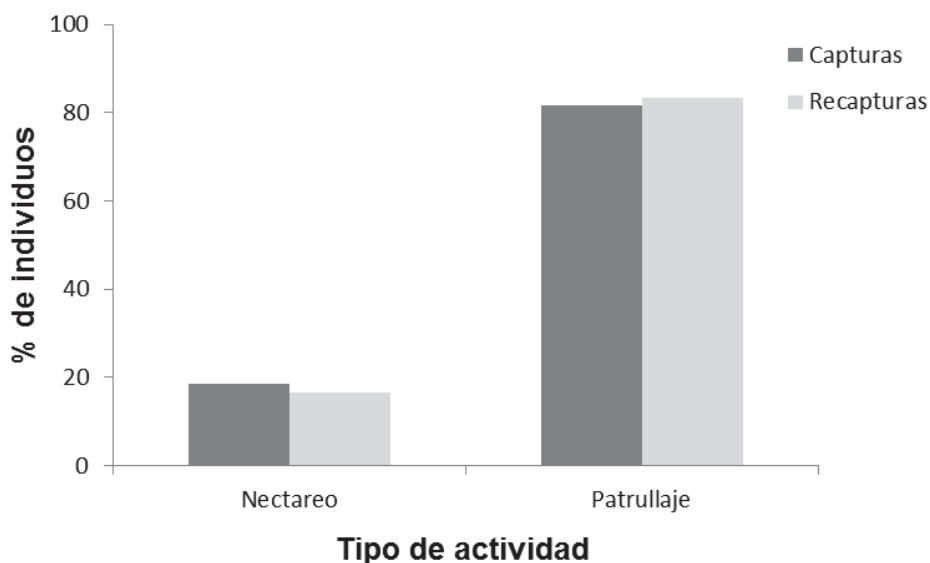


Figura 14. Proporción de individuos de *Pterourus esperanza* capturados y recapturados bajo algún tipo de actividad en el paisaje “Comaltepec” durante marzo-abril del 2011.

4. DISCUSIÓN

4.1. Distribución espacial

La distribución espacial restringida y los tamaños poblacionales bajos de *P. esperanza* sugieren que la mariposa es rara o poco común por lo que estas características hacen que se encuentre en una situación frágil y de inmediata prioridad para la conservación. El presente estudio ha considerado un gradiente altitudinal amplio (117 a 3104 msnm), con un esfuerzo de registro sistemático e intensivo (362 transectos ejecutados, para un total de 309 avistamientos), que en conjunto permiten circunscribir a la especie de estudio a un sub-gradiente de elevación entre 1600 y 2500 msnm. El área de distribución de *P. esperanza* corresponde a una zona de transición de bosque mesófilo

de montaña y bosque de pino, con cañadas accidentadas y fuertes pendientes que frecuentemente fueron identificadas como el hábitat para *P.esperanza*. Otros miembros de la familia Papilionidae (*Heraclides rogeri pharnaces*, *Heraclides thoas autocles* , *Papilio polyxenes asterius*, *Protographium philolaus philolaus*, *Pterourus multicaudata multicaudata*) en el gradiente altitudinal (117 a 3104 msnm) mostraron abundancias bajas, pero se encuentran ampliamente distribuidas en el territorio mexicano (Oñate-Ocaña *et al.*, 2006).

4.2. Estructura poblacional

Los datos sobre el tamaño de la población proporcionan información respecto de la posibilidad de ocupación de la especie en otros sitios del sistema de estudio. El número de individuos en el paisaje “Comaltepec” en 2011 (tamaño de la super-población = 295 ± 42 individuos) sugiere que, a pesar de que la mariposa es relativamente móvil a un nivel individual, el número absoluto de los migrantes potenciales es limitado. Esta situación es opuesta con lo reportado para otras especies de mariposas, donde las poblaciones locales pueden ser muy grandes y por tanto producir un número importante de colonizadores, a pesar de las bajas probabilidades de migración de cada individuo (Lewis *et al.*, 1997). En segundo lugar, los tamaños poblacionales estimados estudio de *P. esperanza*, sugieren que la especie puede ser susceptible a extinciones locales. Las poblaciones de mariposas de decenas o centenas de individuos son claramente susceptibles a fenómenos de extinción demográfica o estocástica (Hanski *et al.*, 1994, 1995; Hanski y Thomas, 1994; Thomas, 1994; León-Cortés *et al.*, 2003ab, 2004). Es

probable que la persistencia regional de *P. esperanza* en la Chinantla dependa de procesos de recambio poblacional entre las poblaciones locales.

4.3. Movilidad y comportamiento

Aunque los datos del estudio de CMR han sugerido que los individuos de *P. esperanza* pueden desplazarse a distancias mayores de 6000 m, la mayor proporción de los movimientos registrados fueron <2000m. En este sentido, la dificultad de deducir la relación entre movimientos relativamente largos y los eventos de colonización a gran distancia, sugiere que los resultados del estudio de CMR deben tomarse con cautela (Thomas y Jones, 1993; Hill *et al.*, 1996; Neve *et al.*, 1996; Lewis *et al.*, 1997). Los datos muestran una tasa de recambio de individuos entre las poblaciones “locales”. Por lo tanto, las agrupaciones locales de *P. esperanza* pueden considerarse como poblaciones relativamente interconectadas. El elevado nivel de dispersión observado en las recapturas en *P. esperanza* podría explicarse, en parte, debido a los tiempos de residencia bajos.

La proporción de sexos de hembras y machos de *P. esperanza* fue de 1:5.1 (n=92). La actividad de las hembras posiblemente se centre en la búsqueda de la(s) planta(s) hospedera(s) y a la alimentación, por lo tanto su observación y captura fue menor. Mientras que un mayor número de machos capturados se deba, probablemente, a las actividades que desempeñan como el patrullaje en busca de hembras, alimentación y descanso. Los resultados de este estudio concuerdan con otros trabajos realizados con el mismo género y otras especies de mariposas, en los que se ha registrado una mayor proporción de machos capturados (Freitas 1993,1996; Tyler *et al.*,

1994; Ramos y Freitas, 1999; Freitas y Ramos, 2001; Prieto *et al.*, 2005; Lehnert, 2008; Beirao *et al.*, 2012:).

4.4 Implicaciones para la conservación

En general, este estudio muestra un ejemplo singular de la distribución restringida de una mariposa endémica, generada a partir de la especialización de hábitat y la dinámica de las poblaciones en un paisaje que aparentemente no experimenta cambios importantes en su fisonomía. El paisaje de “Comaltepec” retiene aún elementos e identidad importantes (*Engelhardtia mexicana*) debido a acciones de conservación comunitarias.

Sin embargo, un pendiente relevante en la agenda de estudio de *P. esperanza* es la cuantificación detallada de las variaciones poblacionales (abundancia, densidad, distribución) espacio-temporales de esta peculiar mariposa. También es necesario llevar a cabo estudios inter-generacionales sobre las preferencias de hábitat y las variantes ecológicas y fisiográficas asociadas. Esto puede permitir el desarrollo de programas exitosos de conservación de sus poblaciones y reducir al mínimo la probabilidad de extinción.

5. CONCLUSIONES

La distribución espacial restringida de *P. esperanza* hace necesario planear estudios ecológicos dirigidos a la cuantificación de la relación insecto-hospedero, así como prever el monitoreo de los posibles cambios poblacionales en el corto, mediano y largo plazos. Los tamaños poblacionales registrados implican que la especie puede ser susceptible a las variaciones estocásticas regionales y locales, y que es necesario reforzar un programa de manejo del hábitat de la mariposa. El manejo del hábitat parece estar centrado en la protección inmediata de áreas prístinas de bosque mesófilo de montaña.

Los datos de movilidad sugieren que la habilidad de la mariposa para alcanzar y detectar el hábitat de reproducción, permitirían garantizar la persistencia de las poblaciones. Las comunidades de la Chinantla (i.e. Santiago Comaltepec y San Isidro Yolox) han establecido un sistema de protección de hábitat que en conjunto con un esquema de monitoreo, permitiría cuantificar cambios y tamaños poblacionales que anticipen acciones para evitar extinciones locales o regionales de *P.esperanza*.

6. LITERATURA CITADA

- Begon, M., Mortimer, M. y Thompson, D. J. 1996. *Population ecology: a unified study of animals and plants*. Third edition, Blackwell Science Ltd, Oxford, UK.
- Beirao, M. V., Campos-Neto, F. C., Pimenta, I.A. y Freitas A. V. L. 2012. Population biology and natural history of *Parides burchellanus* (Papilionidae: Papilioninae: Troidini), an Endangered Brazilian Butterfly. *Annals of the Entomological Society of America* 105(1): 36 -43
- Beutelspacher, C. R. 1975. Una especie nueva de *Papilio L.* (Papilionidae). *Revista Sociedad Mexicana de Lepidopterologia* 1(1): 3-6.
- Brown, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist* 24: 255-279.
- Collins, N. M. y Morris, M. G. 1985. *Threatened Swallowtail Butterflies of the World: The IUCN Red Data Book*. IUCN, Cambridge, U.K.
- Collins, N. M. y Thomas, J. A. 1991. *The conservation of insects and their habitats*. Academic Press. London, UK.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2010. El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, Distrito Federal, México.
- De la Maza, R. R. 1987. *Mariposas mexicanas. Guía para su colecta y determinación*. Fondo de Cultura Económica. México, D.F.

- Ehrlich, P. 1984. The structure and dynamics of butterfly populations. In: Vane- Wright, R. I. y Ackery, P. R. (eds.). *The Biology of Butterflies. Symposium of the Royal Entomological Society of London* 11: 25-40. Princeton: Princeton University Press.
- ESRI. 2010. Arc GIS versión 10©. Arc Map 10.
- Freitas, A. V. L. 1993. Biology and population dynamics of *Placidula euryanassa*, a relict Ithomiinae butterfly (Nymphalidae: Ithomiinae). *The Journal of the Lepidopterist's Society* 47 (2): 87-105.
- Freitas, A. V. L. 1996. Population biology of *Heterosais Edessa* (Nymphalidae) and its associated Atlantic Forest Ithomiinae community. *Journal of the Lepidopterist's Society* 50(4):273-289.
- Freitas, A. V. L. y Ramos R. R. 2001. Population biology of *Parides anchises nephalion* (Papilionidae) in a coastal site in Southeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 61: 623-630.
- Futuyma, D. J. y Moreno, G. 1988. The evolution of ecological specialisation. *Annual Review of Ecology and Systematic* 19: 207–233.
- González-Espinosa, M., Meave, J.A., Ramírez-Marcial, N., Toledo-Aceves, T., Lorea-Hernández, F.G. y Ibarra-Manríquez, G. 2012 Los bosques de niebla de México: conservación y restauración de su componente arbóreo. *Ecosistemas* 21:1.

- González, M. A., Gómez, M. J. y Sánchez, P. F. 2008. Factors determining beetle richness and composition along an altitudinal gradient in the high mountains of the Sierra Nevada National Park (Spain). *Ecoscience* 15: 429-441.
- Hancock, D. L. 1983. Classification of the Papilionidae (Lepidoptera): A phylogenetic approach. *Smithersia* 2:1-48.
- Hanski, I. y Thomas, C. D. 1994. Metapopulation dynamics and conservation: a spatially explicit model applied to butterflies. *Biological Conservation* 68: 167- 180.
- Hanski, I., Kuussaari, M. y Nieminen, M. 1994. Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia*. *Ecology* 75:747-762.
- Hanski, I., Pakkala, T., Kuussaari, M. y Lei, G. 1995. Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape *Oikos* 72:21-28.
- Hill, J. K., Thomas, C. D. y Lewis, O. T. 1996. Effects of habitat patch size and isolation on dispersal by *Hesperia comma* butterflies: implications for metapopulation structure. *Journal of Animal Ecology* 65: 725 - 735
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2011. Información nacional, por entidad federativa y municipios. (En línea). México. <http://www.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/default.aspx?ent=20> (Accesado el 5 julio del 2011).
- Krebs, C. J. 2001. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 5th Ed, Benjamin Cummings, San Francisco, California.

- Lehnert, M. S. 2008. The population biology and ecology of the Homerus swallowtail, (*Pterourus*) *homerus*, in the Cockpit Country, Jamaica. *Journal of Insect Conservation* 12:179–188
- León-Cortés, J. L., Cowley, M. y Thomas, C. D. 1999. Detecting decline in a formerly widespread species: how common is the common blue butterfly *Polyommatus icarus*? *Ecography* 22:643-650.
- León-Cortés, J. L., Cowley, M. y Thomas, C. D. 2000. The distribution and decline of a widespread butterfly *Lycaena phlaeas* in a pastoral landscape. *Ecological Entomology* 25: 285-294.
- León-Cortés, J. L., Lennon, J. J. y Thomas, C. D. 2003a. Ecological dynamics of extinct species in empty habitat networks. I. The role of habitat pattern and quantity, stochasticity and dispersal. *Oikos* 102: 449-464.
- León-Cortés, J. L., Lennon, J. J. y Thomas, C. D. 2003b. Ecological dynamics of extinct species in empty habitat networks. 2. The role of host plant dynamics. *Oikos* 102: 465–477
- León-Cortés, J. L., Pérez-Espinoza, F., Marín, L. y Molina-Martínez, A. 2004. Complex habitat requirements and conservation needs of the only extant Baroniinae swallowtail butterfly. *Animal Conservation* 7:241–250
- Lewis, O. T., Thomas, C. D., Hill, J. K., Brookes, M., Crane, T.P., Graneau, Y., Mallet, J. y Rose, O. 1997. Three ways of assessing metapopulation structure in the butterfly *Plebejus argus*. *Ecological Entomology* 22: 283– 293.

- Llorente – Bousquets, J. y Luis-Martínez, A. 1998. Análisis conservacionista de las mariposas mexicanas: Papilionidae (Lepidoptera, Papilionoidea). En: Ramammorthy, T., Bye, R., Lot A. y Fa, J. (eds.). *Diversidad Biológica de México: orígenes y distribución*. Pp.149-178. Instituto de Biología, UNAM. México, D. F.
- Luis- Martínez, A., Llorente- Bousquets, J., Warren, A. D. y Vargas, I. 2004. Lepidópteros: Papilionoideos y Hesperioideos. En: García-Mendoza, A. J., Ordóñez, M. J. y Briones-Salas, M. (eds.). *Biodiversidad de Oaxaca.*, Pp. 335-355. Instituto de Biología-UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México, D. F.
- Meave, J.A., Rincón, A. y Romero-Romero, M.A. 2006. Oak forests of the hyper-humid region of La Chinantla, Northern Oaxaca Range, Mexico. En: Kappelle M. (ed.), *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*, pp. 113-126, Springer, Berlín, Alemania.
- Molina-Martínez, A., León-Cortés, J.L. y Regan, H. M. 2012. Temperature, humidity and geometric constraints as driving patterns of butterfly species richness along a Neotropical altitudinal gradient. En preparación.
- Morrison, M. L., Marcot, B. G y Mannan, R. W. 2006. *Wildlife habitat relationships: concepts and applications*. 3er ed. Island Press. Washington, U.S.
- Naranjo, E. J. 2000. Estimaciones de abundancia y densidad en poblaciones de fauna silvestre tropical. En: *Manejo de fauna silvestre en Amazonia y Latinoamérica*.

- Cabrera, E.; Mercolli, C. y Resquín, R. (eds.). Pp.37-46 Cites Paraguay, Fundación Moisés Bertoni, Universidad de Florida. Asunción, Paraguay.
- Neve, G., Barascud, B., Hughes, R., Aubert J., Descimon, H., Lebrun, P. y Baguette, M. 1996. Dispersal, colonization power and metapopulation structure in the vulnerable butterfly *Proclissiana eunomia* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Journal of Applied Ecology* 33:14-22.
- New, T. R., Pyle, R. M., Thomas, J. A., Thomas, C. D. y Hammond, P. C. 1995. Butterfly conservation management. *Annual Review of Entomology* 40: 57–83.
- Oñate- Ocaña, L., Trujano-Ortega, M., Llorente-Bousquets, J., Luis-Martinez, A. y Vargas-Fernandez, I. 2006. Patrones de distribución de la Familia Papilionidae (Lepidoptera), Pp. 661-714. En Morrone, J.J. y Llorente Bousquets J. (Eds.), *Componentes Bióticos Principales de la Entomofauna Mexicana*, Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Pollard, E. y Yates, T. 1993. *Monitoring butterflies for ecology and conservation*. Chapman & Hall. London, U. K.
- Prieto, C., Takegami, C. y Rivera J. M. 2005. Estructura poblacional de *Morpho sulkowskyi* Kollar, 1850 (Lepidoptera: Nymphalidae) en un sector de la cordillera occidental, departamento del Cauca (Colombia). *Entomotropica* 20: 15-22.
- Ramos, R. R. y Freitas, A. V. L. 1999. Population biology and wing color variation in *Heliconius erato phyllis* (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopterists' Society* 53:11–21

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, Distrito Federal, México.

Rzedowski, J. 1991. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación preliminar. *Acta Botánica Mexicana* 15:47-64.

Sreekumar, P. G. y Balakrishnan, M. 2001. Habitat and altitude preferences of butterflies in Aralam. *Wildlife Tropical Ecology* 42: 277-281

Secretaría del Convenio sobre la Diversidad Biológica (SCDB) . 2010. *Perspectiva Mundial sobre la Diversidad Biológica* 3. Montreal. 94 p.

Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2010. Diario Oficial de la Federación. Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT--2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo.

Southwood, T. R. E. y Henderson, P. A. 2000. *Ecological Methods*. Blackwell Science Ltd. Third edition. London, UK.

SPSS© for Windows, 2006, Version 15.0, SPSS Inc. Chicago, USA,

Sutcliffe, O. L., Thomas, C. D. y Peggie, P. 1997. Area-dependent migration by ringlet butterflies generates a mixture of patchy population and metapopulation attributes. *Oecologia* 109:229–234

Thomas, J. A. 1983. A quick method for estimating butterfly numbers during surveys. *Biological Conservation* 27: 195–211.

- Thomas, C. D. y Jones, T. M. 1993. Partial recovery of a skipper butterfly (*Hesperia comma*) from population refuges: lessons for conservation in a fragmented landscape. *Journal of Animal Ecology* 62: 472–481.
- Thomas, C. D. 1994. Local extinctions, colonizations and distributions: habitat tracking by British butter flies. In: Leather, S. R., Watt, A. D., Mills, N. L. y Walters, K.F. A. (eds), *Individuals, populations and patterns in ecology*. Intercept Ltd, Andover.
- Thompson, J. N. 1994. *The coevolutionary process*. University of Chicago, Chicago.
- Toledo-Aceves, T., Meave, J.A., González-Espinosa, M. y Ramírez-Marcial, N. 2011. Tropical montane cloud forests: current threats and opportunities for their conservation and sustainable management in Mexico. *Journal of Environmental Management* 92: 974-981.
- Torres-Colín, R. 2004. Tipos de vegetación. En: García-Mendoza, A.J., Ordóñez, M. J. y Briones-Salas M. (Eds.). *Biodiversidad de Oaxaca.*, pp. 105-117. Instituto de Biología-UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México, D.F.
- Trejo, I. 2004. Clima. En: García-Mendoza, A.J., Ordóñez, M. J. y Briones-Salas, M. (eds.). *Biodiversidad de Oaxaca.*, pp. 67-85. Instituto de Biología-UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México, D.F.
- Tyler, H., Brown, K. S. y Wilson, K. 1994. *Swallowtail Butterflies of the Americas: A study in biological dynamics, ecological diversity, biosystematics and conservation*. Scientific Publishers, Inc. Gainesville, Florida.

- Vovides, A. P. 1998. *Magnolia dealbata*. In: IUCN 2010. *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2010.4. www.iucnredlist.org. Accesado 12 November 2010.
- White, G. C. y Burnham, K. P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: 120-139.
- Young, B. 2007. Distribución de las especies endémicas en la vertiente oriental de los Andes en Peru y Bolivia. NatureServe. Arlington, Virginia, E.U.
- Zakharov, E. V., Caterino, M. S. y Sperling, F. A. H. 2004. Molecular phylogeny, historical biogeography, and divergence time estimates for Swallowtail Butterflies of the genus *Papilio* (Lepidoptera: Papilionidae). *Systematic Biology* 53(2):193–215.

ANEXOS

Anexo 1. Vista ventral de un adulto de *Pterourus esperanza* en el paisaje “Comaltepec”
(Fotografía tomada el 1 de abril del 2011).



Anexo 2. Vista dorsal de un adulto de *Pterourus esperanza* en el paisaje “Comaltepec”
(Fotografía tomada el 7 de abril del 2011).



Anexo 3. Hábitat (elementos de bosque mesófilo de montaña) de *Pterourus esperanza* correspondiente al municipio de Santiago Comaltepec y San Pedro Yolox, Oaxaca, México.



Anexo 4. Individuo de *Pterourus esperanza* marcado con un marcador permanente a partir de un código de puntos en la superficie de las alas ventrales. (Fotografía tomada el 7 de abril del 2011).



Anexo 5. Nectáreo de *Pterourus esperanza* en *Eupatorium sordidum* var. *Atrorubens*

(Lem.) Miranda



1 **Anexo 6.** Artículo sometido a la revista Annals of the Entomological Society of America
2 Almaraz-Almaraz et al.: The ecology and J.L. León-Cortés
3 conservation of *Pterourus esperanza* in Mexico. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).
4 Departamento ecología y Sistemática
5 Terrestre. Carretera Panamericana
6 Annals of the Entomological Society of America Av. Periférico Sur S/N. Col María
7 Auxiliadora. San Cristóbal de las Casas.
8 Chiapas México. C.P. 29290
9 Phone: (967)6749000 Ext. 1103
10 Fax: (967) 674 9021
11 E-mail: jleon@ecosur.mx

12
13 **The population ecology and conservation of *Pterourus esperanza* (Insecta: Lepidoptera): an**
14 **ancestral swallowtail butterfly in the Northern Sierra of Oaxaca, Mexico**

15
16 M.E. Almaraz-Almaraz, J.L. León-Cortés and A. Molina-Martínez

17
18 El Colegio de la Frontera Sur. Departamento de ecología y Sistemática Terrestre. Carretera
19 Panamericana y Av. Periférico Sur S/N. Col María Auxiliadora. San Cristóbal de las Casas.
20 Chiapas México. C.P. 29290

21 **ABSTRACT**

22 We evaluated the distribution, abundance, mobility and population structure of *Pterourus*
23 *esperanza* (Papilionidae), an endemic and threatened butterfly of the cloud forests in the Northern
24 Sierra of Oaxaca. A total of 362 transects (from May 2010 to August 2011), were performed
25 along an altitudinal gradient (117-3104 m) to estimate range and population abundance of *P.*
26 *esperanza* throughout. Mark-release-recapture experiments were performed to estimate
27 population structure during March and April 2011 (N = 32 days) in a 25 km² landscape. Our
28 results indicate that *P. esperanza* exhibited an extremely localized spatial distribution in the study
29 region, mostly associated to cloud forest and pine-oak forest habitats distributed between 1600
30 and 2500 masl. Fixed transects throughout breeding populations registered a population
31 abundance as low as 0.02 individuals / 100m. Based on mark-recapture data estimated, we
32 estimated daily population sizes for *P.esperanza* of 83 (\pm 20 SE) individuals and estimates of the
33 super-population of a total of 295 (\pm 42 SE) individuals, corresponding to densities of roughly 12
34 individuals/km² - an extremely low population density. Our results indicate that *P. esperanza*
35 persists in extremely low numbers, that it might be exposed to stochastic and demographic
36 variations, and that it requires habitat protection in conjunction with explicit agreements with the
37 local communities to monitor populations and ensure the continuity of important cloud forest
38 tracks for effective long-term conservation. This research provides a particular case study of
39 conservation biology of a Neotropical butterfly, emphasizing the importance of acquiring
40 ecological data to provide management recommendations.

41 **KEY WORDS:** Autecology, cloud forest, Chinantla, endemic, conservation.

42

43 Ecological and conservation initiatives of Neotropical biodiversity normally focus on
44 assessments of charismatic or vertebrate groups (Bonebrake et al. 2010). However, conservation
45 of insects in this region –where the vast majority of species occur- has somewhat been neglected
46 (Collins and Thomas 1991, New et al. 1995). Lepidoptera corresponds to a highly diverse group
47 of insects, among which butterflies are considered to be a suitable model group for biodiversity
48 conservation (Bonebrake et al. 2010). In particular, the distribution of butterflies is influenced by
49 a number of environmental factors such as tree cover and microclimatic parameters (Ehrlich
50 1984, Sreekumar and Balakrishnan 2001). Habitat conservation appears to be an adequate
51 template for continuing surveys of their biology (Thomas et al. 2001).

52 Mexico has a large number of endemic insect species (Morrone and Llorente-Bousquets 2006).
53 Some of these species are associated to relict habitats, which foster the need to preserve surviving
54 populations. Furthermore, endemic butterfly species in Mexico are relatively poorly known
55 (León-Cortés et al. 2004), and in this regards auto-ecological surveys are needed for a
56 comprehensive conservation framework for many insect species, and particularly for endemics
57 (Thomas et al. 2001).

58 *Pterourus esperanza* (Lepidoptera: Papilionidae) belongs to the subfamily Papilioninae
59 (Beutelspacher 1975, Hancock 1983, Tyler et al. 1994, Zakhorov et al. 2004); based on
60 sequencing of mitochondrial and nuclear DNA (Zakhorov et al. 2004), it has been demonstrated
61 that *P. esperanza* exhibited close relations with relatives of "*Troilus*" group (Zakhorov et al.
62 2004). It is considered an endangered species by the Mexican Official Norm (NOM-059-
63 SEMARNAT-2010) and by the International Union for Conservation of Nature IUCN (Collins
64 and Morris, 1985). *Pterourus esperanza* is endemic to the Northern Sierra of Oaxaca, Mexico,

65 and until now only recorded from extremely localized areas of cloud forest with dominance of
66 *Engelhardtia mexicana* (Junglandaceae) in the Northern Sierra of Oaxaca (Collins and Morris
67 1985, Tyler et al. 1994). Adults are quite active in sunny days from 11:00 to 15:00HR, and feed
68 on the flowers of *Eupatorium sordidum* and *Cirsium subcoriaceum*. Adults fly in March and
69 August (Collins and Morris 1985, De la Maza 1987). Previous observations suggest that larvae
70 feed on the leaves of *Magnolia dealbata* Zucc (Tyler et al. 1994). Whilst *Magnolia dealbata* is a
71 tree associated to cloud forest habitats in the northern highlands of Oaxaca; this host plant has
72 also been considered as an endangered plant species by the International Union for Conservation
73 of Nature IUCN (Vovides 1998).

74 The objectives of this work are: 1) to delimit the spatial distribution and abundance of *P.*
75 *esperanza* in the Northern Sierra of Oaxaca, and 2) to describe the population structure of
76 *P.esperanza* in the study area. Our results will allow an analysis of the ecological relationships of
77 this endemic species as elements for its conservation in the region, emphasizing the importance
78 of acquiring ecological information for effective species conservation.

79 METHODS

80 Study Area

81 The study elevation gradient (100 and 3200 masl) is included in the municipalities of San Pedro
82 Yolox and Santiago Comaltepec (17° 34 'N, 96° 33'W), in the physiographic region of the
83 Northern Sierra of Oaxaca. Both municipalities have a humid-temperate climate type (C) (m) (w),
84 an annual rainfall of 800 to 4000 mm, and average annual temperatures of 26 ° C. Soil type in the
85 region are Luvisol and Cambisol (Torres-Colín 2004, Trejo 2004, INEGI 2011).

86 Regional distribution

87 In 2010-2011, *P. esperanza* populations were located using a stratified-transect design across an
88 important elevation gradient encompassing 72km². This large area included locations where *P.*
89 *esperanza* had been formerly recorded over the past 30 years (Luis-Martínez et al. 1991, Tyler et
90 al. 1994). Ten separate fixed transects (ca. 0.5 km in length each) were established along the
91 elevation gradient (from 117 to 3104 m) to survey butterfly populations (see Table 1). Transects
92 were visited periodically between May 2010 and June 2011. Transects were divided into sections,
93 which were relatively homogenous in local habitat (Pollard and Yates, 1993). Every 10 to 15
94 days, from May 2010 to June 2011 inclusive, a separate count of each *P. esperanza* butterfly was
95 made in each transect, providing a total span of 223 transects and two years of observations.

96

97 Local distribution and population density

98 Since *P. esperanza* was very localized, butterfly surveys were concentrated on a 25 km² area
99 (Fig. 1; for convenience hereafter, "Comaltepec"). At the Comaltepec landscape, we mapped all
100 butterfly individuals using a Geographical Positioning System (Garmin GPS e-Trex ®). Transect
101 routes were established throughout the Comaltepec breeding populations to obtain population
102 indices for *P. esperanza* (Table 1). Three transects were walked from March to August 2011, and
103 four transects from March to April 2012, for a total of 192 transects. With an adult stage lasting
104 up to 5-6 weeks (from late March through to early May), our sampling period fully included adult
105 activity in Comaltepec. Recording transects were restricted to the times of the day and weather
106 conditions suggested by Pollard and Yates (1993). The transect technique comprises observation

107 counts along transects that represent a measure of species abundance because they have been
108 positively correlated with absolute estimates of abundance as estimated by mark–release–
109 recapture experiments (Thomas 1983). Along transects, *P. esperanza* can be easily identified on
110 the wing. The total number of *P. esperanza* (N) individuals recorded in each transect was
111 expressed as the number of individuals / 100 m to give a standard measure of the relative density
112 (Thomas 1983). This value was then multiplied by the total area of the Comaltepec landscape (A,
113 ha), to obtain population indices (PIs, see below; Thomas 1983):

$$114 \quad \text{PI} = 100 \text{ NA} / \text{L}$$

115 where transect length (L) is expressed in meters.

116

117 Mark-release-recapture experiments

118 A mark-release-recapture (MRR) study was carried out from 17 March to 17 April 2011 at
119 Comaltepec, to obtain data on adult residence time, dispersal and population sizes. Butterflies
120 were given a unique mark and immediately released at their position of capture. Marks consisted
121 of a code of colored dots applied to the ventral wing surfaces using permanent pens (see Fig. 2).
122 Date, time, location on a map, sex, wing wear (perfect=4, fine=3, poor=2, well worn=1) and
123 behavior were recorded at each capture (Tyler et al. 1994, León-Cortés et al. 1999, 2000).

124 Daily population sizes, N_i , were estimated using the routines of MARK (White and
125 Burnham, 1999). We applied the Jolly-Seber method, POPAN parameterization, which is suitable
126 for open populations with births, deaths, emigration, and immigration. The MARK program uses

127 daily capture histories for all individuals captured at least once, and iteratively fits sets of
128 generalized linear models to the data, estimating the daily values of three primary parameters: the
129 residence probability Φ_i (a probability to survive until next marking), catchability p_i , and the
130 probability of entering the population, $pent_i$. Derived parameters, estimated from values of the
131 primary parameters, are daily births B_i , daily population size N_i , and total population size N (or
132 super-population; Burnham and Anderson 1998, White and Burnham 1999).

133 Finally, PIs from transects in 2011 were regressed (using SPSS © version 15.0) against
134 independent population estimates obtained from MRR, to obtain estimates of population sizes for
135 other sites elsewhere in the study area (Thomas 1983). We failed to find a significant correlation
136 between PIs and MRR estimates (PE):

$$137 \quad (\log) PE = 0.268 + 0.266 * (\log) PI \quad (R^2 = 0.03, F = 0.558, N=22, P=0.464)$$

138

139 RESULTS

140 Regional distribution

141 Table 1 shows the total number of *P. esperanza* individuals recorded along fixed transects across
142 the entire elevation gradient. *Pterourus esperanza* was mostly distributed between 1600m and
143 2500 m. Within transects in which we recorded *P. esperanza*, individual abundance varied from
144 0.03 individuals/100m (1600-2100) to 0.05 /100m (2100-2500msnm; Table 1). *Pterorus*
145 *esperanza* exhibited an extremely localized distribution along the study elevation gradient.

146

147 Local distribution and population density

148 In total, 332 individuals were recorded at the Comaltepec landscape. Butterfly records were
149 mostly associated to ravine habitats (i.e. in a single ravine we recorded at least 44 sightings; Fig.
150 3a). *Pterourus esperanza* recorded higher population densities in our higher elevation transect
151 (2,170 masl: 0.09 ind/100m); the other two transects recorded relatively lower population
152 densities 0.02 individuals/100m (2,020 masl), and 0.06 individuals/100m (1,777 masl, Table 2).

153

154 Mark-release-recapture experiments

155 Figure 3b shows the spatial distribution of catches and recaptures, and individual movements
156 recorded for *P. esperanza* in the Comaltepec landscape during 2011. A total of 92 individuals
157 were marked during the MRR experiments. Eighteen (16 ♂ and two ♀; 20%) individuals were
158 recaptured at least once on different days, and three (two ♂ and one ♀, 3%) individuals were
159 recaptured twice. The minimum and maximum distances recorded were 20 and 6,539m,
160 respectively. *Pterourus esperanza* is a strong flier: males moved a distance of $2,201 \pm 431$ m
161 (mean \pm SE, n=20) between successive capture events, and females moved a mean distance of
162 106 ± 38 m (n=4). Even though significant differences between sexes were found (Mann-
163 Whitney test, U= 12, Z=-2.170, p=0.03), the small number of female recaptures prevented us not
164 attempt to estimate the movement rate separately for males and females, so we kept MARK
165 model results for males and females together.

166 The prevailing mate-locating behavior of males was patrolling, actively searching for
167 females (n=75, 82%). Females behaved more cryptically, being feeding behavior on *Eupatorium*
168 *sordidum* the main nectar activity.

169 The MARK model (Table 3; Fig. 4a) revealed that the recruitment (pent) followed a bi-
170 modal pattern, with peak daily values for males and females during days sixth and fourteenth.
171 This pattern remained consistent with values of daily births (Bi). Peak of butterfly numbers was
172 separated by roughly seven days. The estimates of the super-population was 295 (\pm 42 SE) for *P.*
173 *esperanza*, corresponding to densities of roughly 12 individuals/km² - an extremely low
174 population density. Estimated daily population sizes for *P. esperanza* were, on average, 83 (\pm 20
175 SE) individuals (Fig. 4b). Overall values for residence probability “ Φ i” (the probability to survive
176 until next marking) remained relatively high (0.907) for the butterfly population, but catchability
177 “ π ” was low (0.084), and the probability of entering the population “pent” remained relatively
178 low (0.045).

179 DISCUSSION

180 The extremely spatially restricted distribution of *P. esperanza* indicates the butterfly to be in a
181 fragile condition and being of immediate priority for conservation. Our assessment has
182 considered an important study gradient (117 to 3104 m), that was subject to a systematic and
183 intensive recording effort (415 transects executed, for a total of 332 sightings during a three-year
184 span). The spatial range of *P. esperanza* was restricted to an elevation gradient between 1600 and
185 2500 m, which corresponds to a transition zone of cloud forest and pine forest with intermittent
186 canyons that were often visited by the butterfly. In contrast, other members of the Papilionidae

187 Family showed strikingly different spatio-temporal dimensions. For example, *Pterourus*
188 *garamas*, a common and widespread swallowtail elsewhere in tropical Mexico, recorded the
189 highest abundance at two altitude levels (1600-and 2100-2500masl) with values of 0.25 and 0.20
190 individuals/100m, respectively, but this swallowtail was particularly common along most of the
191 elevation gradient.

192 The threatened butterfly *P. esperanza* inhabiting cloud forest habitats in Southern Mexico,
193 conforms extremely tiny populations comprising only of a few hundreds of adults. Our results
194 showed that adult individuals are able to move across a relatively large area (25km²), being their
195 dispersal rates insurance for persistence of local populations –some adults might move as far as
196 6-10 kilometers. Our results clearly indicate that the species forms open population systems over
197 large areas of cloud forest. We obtained relatively low recapture rates for this strong flier. The
198 recapture rates were higher for males, probably due to more conspicuous mate-searching habits
199 (i.e. patrolling mate-locating behavior). In line with these results, previous observations
200 suggested strong male bias for other butterfly systems, and attributed it to a more cryptic lifestyle
201 of females (Swengel and Swengel, 2005).

202 Although MRR experiments have suggested that individuals of *P. esperanza* move
203 distances >1km, the highest proportion of recorded movements were <200m, as regards to the
204 total dimensions of the Comaltepec landscape. In this sense, the difficulty of deducing a potential
205 relationship between relatively long movements and long-distance colonization events, suggests
206 that data derived from experiments MRR should be interpreted with caution (Thomas and Jones
207 1993, Hill et al. 1996, Neve et al. 1996, Lewis et al. 1997). Our data show a relatively constant
208 turnover rate for individuals among local populations (explaining low residence time for

209 individuals), and hence a set of (sub) populations of *P. esperanza* interconnected via constant
210 migration.

211 The relatively low number of individuals in Comaltepec landscape during 2011 (super-
212 population = 295 ± 42 individuals) suggests that, although being a relatively mobile species, the
213 absolute number of potential migrants might be limited. This situation contrasts with that
214 reported for other species of butterflies, where local populations can be very large and result in a
215 significant number of migrants, despite the low probability of colonization of each individual
216 (Lewis et al. 1997). Given (such incipient!) estimated population sizes of *P. esperanza*, this
217 condition may pose the species to be prone to local extinctions. Butterfly populations of tens or
218 hundreds of adult individuals are clearly susceptible to stochastic or demographic extinction
219 events (Hanski and Thomas 1994; Hanski et al. 1994, 1995; Thomas, 1994, Leon-Cortes et al.
220 2003a, 2003b, 2004). *Pterourus esperanza* can not be considered immune to extinction. Regional
221 persistence of *P. esperanza* might depend on a constant process of population exchange and not
222 on a long-term survival of individuals in local populations.

223 Overall, our study shows a unique example of the extreme location of an ancestral
224 butterfly, generated from both habitat specialization and population dynamics. In a wider context,
225 the Comaltepec local community has strongly defended the integrity of the Chinantla landscape
226 (i.e. by expelling private and compulsive insect collectors). Much of their efforts have gone onto
227 preserving remaining tracks of cloud forests and these actions have secured important natural
228 elements for the persistence of special ancestral fauna. This continuing landscape management
229 might ensure the long-term persistence of dissimilar species such as *P. esperanza*.

230

231 Acknowledgements

232 We thank the many landowners of the Chinantla region for allowing access to their land. Field
233 surveys were kindly supported by Ubaldo Caballero, Manuel Girón, Francisco Sarmiento,
234 Manuel Ramos, Guillermo Gómez, Linda Almaraz, Antonio Almaraz, Benito Almaraz, and
235 Cristóbal Cruz. We also thank Armando Luis-Martínez for advice and feedback. We were
236 supported by UCMEXUS grant (13106). Marisol Almaraz Almaraz received a scholarship from
237 CONACYT (239282) and UCMEXUS (13106).

238

239

240

241

242

243

244

245

246

247

248

249 References Cited

- 250 Beutelspacher, C. R. 1975. Una especie nueva de *Papilio L.* (Papilionidae). *Rev. Soc. Mex. de*
251 *Lepid.* 1: 3-6.
- 252 Bonebrake, T.C., L.C. Ponisio., C.L. Boggs, and P.R. Ehrlich. 2010. More than just indicators: A
253 review of tropical butterfly ecology and conservation. *Biol. Conserv.* 143:1831-1841.
- 254 Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 1998. Model selection and inference: a practical
255 information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York, USA.
- 256 Collins, N. M., and M. G. Morris. 1985. Threatened Swallowtail Butterflies of the World: The
257 IUCN Red Data Book. IUCN, Cambridge, U.K.
- 258 Collins, N. M., and J. A. Thomas. 1991. The conservation of insects and their habitats. Academic
259 Press, London, UK.
- 260 De la Maza, R. R. 1987. Mariposas mexicanas. Guía para su colecta y determinación. Fondo de
261 Cultura Económica, México, D.F.
- 262 Ehrlich, P. 1984. The structure and dynamics of butterfly populations, pp. 25-40. *In*: R. I. Vane-
263 Wright and P. R. Ackery (eds.). *The Biology of Butterflies*. Vol.11. Symposium of the Royal
264 Entomological Society of London. Princeton University Press, Princeton.
- 265 Hancock, D. L. 1983. Classification of the Papilionidae (Lepidoptera): A phylogenetic approach.
266 *Smithersia* 2:1-48.
- 267 Hanski, I., and C. D. Thomas. 1994. Metapopulation dynamics and conservation: a spatially
268 explicit model applied to butterflies. *Biol. Conserv.* 68: 167- 180.
- 269 Hanski, I., M. Kuussaari, and M. Nieminen. 1994. Metapopulation structure and migration in the
270 butterfly *Melitaea cinxia*. *Ecology* 75:747-762.

271 Hanski, I., T. Pakkala., M. Kuussaari, and G. Lei. 1995. Metapopulation persistence of an
272 endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos* 72:21-28.

273 Hill, J. K., C. D. Thomas, and O. T. Lewis, 1996. Effects of habitat patch size and isolation on
274 dispersal by *Hesperia comma* butterflies: implications for metapopulation structure. *J. Anim.*
275 *Ecol.* 65: 725 – 735

276 INEGI. 2011. Información nacional, por entidad federativa y municipios. (
277 <http://www.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/default.aspx?ent=20>).

278 León-Cortés, J. L., M. Cowley, and C. D. Thomas. 1999. Detecting decline in a formerly
279 widespread species: how common is the common blue butterfly *Polyommatus icarus*? *Ecography*
280 22:643-650.

281 León-Cortés, J. L., M. Cowley, and C. D. Thomas. 2000. The distribution and decline of a
282 widespread butterfly *Lycaena phlaeas* in a pastoral landscape. *Ecol. Entomol.* 25: 285-294.

283 León-Cortés, J. L., J. J. Lennon, and C. D. Thomas. 2003a. Ecological dynamics of extinct
284 species in empty habitat networks. I. The role of habitat pattern and quantity, stochasticity and
285 dispersal. *Oikos* 102: 449-464.

286 León-Cortés, J. L., J. J. Lennon, and C. D. Thomas. 2003b. Ecological dynamics of extinct
287 species in empty habitat networks. 2. The role of host plant dynamics. *Oikos* 102: 465–477

288 León-Cortés, J. L., F. Pérez-Espinoza., L. Marín, and A. Molina-Martínez. 2004. Complex
289 habitat requirements and conservation needs of the only extant Baroniinae swallowtail butterfly.
290 *Anim. Conserv.* 7:241–250

291 Lewis, O. T., C. D. Thomas., J. K. Hill., M. Brookes., T.P. Crane., Y. Graneau., J. Mallet, and O.
292 Rose. 1997. Three ways of assessing metapopulation structure in the butterfly *Plebejus argus*.
293 Ecol. Entomol. 22: 283– 293.

294 Luis- Martinez, A., F. Vargas, and J.B. Llorente- Bousquets. 1991. Lepidoptero fauna de Oaxaca
295 I. Distribución y Fenología de los Papilionoidea de la Sierra de Juárez. Publ. Esp. Mus. Zool.
296 Univ. Nac. Auton. Mex. 3: 1-121.

297 Morrone, J. J., and J. Llorente-Bousquets. 2006. Componentes Bióticos Principales de la
298 Entomofauna Mexicana. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.

299 Neve, G., B. Barascud., R. Hughes., J. Aubert., H. Descimon., P. Lebrun, and M. Baguette. 1996.
300 Dispersal, colonization power and metapopulation structure in the vulnerable butterfly
301 *Procllossiana eunomia* (Lepidoptera, Nymphalidae). J. Appl. Ecol. 33:14-22.

302 New, T. R., R. M. Pyle., J. A. Thomas., C. D. Thomas, and P. C. Hammond. 1995. Butterfly
303 conservation management. Annu. Rev. Entomol. 40: 57–83.

304 Pollard, E., and T. Yates. 1993. Monitoring butterflies for ecology and conservation. Chapman &
305 Hall, London, U. K.

306 Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2010. Diario Oficial de la
307 Federación. Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies
308 nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su
309 inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo.

310 SPSS© for Windows. 2006. Version 15.0, SPSS Inc. Chicago, USA.

311 Sreekumar, P. G., and M. Balakrishnan. 2001. Habitat and altitude preferences of butterflies in
312 Aralam. Wildl. Trop. Ecol. 42: 277-281

313 Swengel, A. B., and S.R. Swengel. 2005. Long-term population monitoring of the Karner Blue
314 (Lepidoptera: Lycaenidae) in Wisconsin, 1990–2004. *Great Lakes Entomol.* 38:107–134

315 Thomas, C. D. 1994. Local extinctions, colonizations and distributions: habitat tracking by
316 British butter flies, pp. 319-320. *In*: S. R. Leather., A. D. Watt., N. L. Mills and K.F. A. Walters
317 (eds). *Individuals, populations and patterns in ecology.* Intercept Ltd, Andover, England.

318 Thomas, C. D., and T. M. Jones. 1993. Partial recovery of a skipper butterfly (*Hesperia comma*)
319 from population refuges: lessons for conservation in a fragmented landscape. *J. Anim. Ecol.* 62:
320 472–481.

321 Thomas, J. A. 1983. A quick method for estimating butterfly numbers during surveys. *Biol.*
322 *Conserv.* 27: 195–211.

323 Thomas J. A., N. A. D. Bourn., R. T. Clarke., K. E. Stewart., D. J. Simcox., G. S. Pearman., R.
324 Curtis, and B. Goodger. 2001. The quality and isolation of habitat patches both determine where
325 butterflies persist in fragmented landscapes. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 1791-1796

326 Torres-Colín, R. 2004. Tipos de vegetación, pp. 105-117. *In*: A.J. García-Mendoza., M. J.
327 Ordóñez and M. Briones-Salas (eds.). *Biodiversidad de Oaxaca.* Instituto de Biología-UNAM-
328 Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México, D.F.

329 Trejo, I. 2004. Clima, pp. 67-85. *In*: A.J. García-Mendoza., M. J. Ordóñez and M. Briones-Salas
330 (eds.). *Biodiversidad de Oaxaca.* Instituto de Biología-UNAM-Fondo Oaxaqueño para la
331 Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México, D.F.

332 Tyler, H., K. S. Brown, and K. Wilson. 1994. *Swallowtail Butterflies of the Americas: A study in*
333 *biological dynamics, ecological diversity, biosystematics and conservation.* Scientific Publishers,
334 Gainesville, Florida.

335 Vovides, A. P. 1998. *Magnolia dealbata*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species.
336 Version 2010.4. (www.iucnredlist.org).
337 White, G. C., and K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations
338 of marked animals. *Bird Study* 46: 120-139.
339 Zakharov, E. V., M. S. Caterino, and F. A. H. Sperling. 2004. Molecular phylogeny, historical
340 biogeography, and divergence time estimates for Swallowtail Butterflies of the genus *Papilio*
341 (Lepidoptera: Papilionidae). *Syst. Biol.* 53:193–215.

342
343
344
345
346
347
348
349
350
351
352
353
354
355
356

357 **Table 1. The total number of *P. esperanza* adult butterflies recorded in ten fixed transects**
 358 **along the study elevation gradient in the Northern Sierra of Oaxaca during 2010 and 2011.**

Transect	Elevation (masl)	Individuals	Length (m)
1	117	0	500
2	311	0	510
3	664	0	500
4	817	0	500
5	997	0	500
6	1263	0	500
7	1743	10	500
8	2043	1	560
9	2440	0	512
10	3104	0	530

359
 360 **Table 2. The total number of adult butterflies (number of individuals per 100-m transect),**
 361 **examined in four fixed transects within breeding populations of *P. esperanza* at Comaltepec**
 362 **during 2011 and 2012.**

Transect	Elevation (masl)	Individuals		Length (m)
		2011	2012	
T1	1777	19 (0.06)	2 (0.01)	1000
T4	2004		6 (0.06)	700
T2	2020	7 (0.02)	1 (0.01)	1300
T3	2170	24 (0.09)	1 (0.01)	800

363
 364 **Table 3. Summary of best-supported Jolly-Seber model with time-constant residence and**
 365 **catchability, used for estimated demographic parameters and population size in *Pterourus***
 366 ***esperanza*.**

Model	AIC	Delta AIC	Parameters	Population size (\pm SE)
$\Phi(t)$ p(t) pent(t)	565.2	18.24	4	295 (\pm 42 SE)

367 Model parameters: Φ = residence, p = catchability, pent = proportion of entering.

368 Fig.1. The Northern Sierra of Oaxaca region in Southern Mexico, showing the location of the
369 “Comaltepec” landscape.

370 Fig.2. A female *Pterourus esperanza* at Comaltepec, Northern Sierra of Oaxaca; the arrow shows
371 a dot mark used during mark-release-recapture experiments. Photo: M. Almaraz-Almaraz.

372 Fig.3 (A) Distribution of adult records of *P. esperanza* at Comaltepec landscape after a two year
373 recording period (2011-2012). Size of solid circles indicates the number of *P. esperanza*
374 sightings. (B) Distribution of adult *P. esperanza* (solid circles) and observed movements (lines)
375 at Comaltepec landscape in 2011. The numbers within the landscape indicate the average
376 elevation of the terrain across the study landscape.

377 Fig. 4. Daily values of demographic parameters from a population of *P. esperanza*, based on
378 mark-release-recapture experiments. (A) Proportional recruitment ($\rho(t)$); (B) Daily population
379 size. All parameters are based on model $\Phi(t)$ $p(t)$ $\rho(t)$, see Table 2 for details.

380

381

382

383

384

385

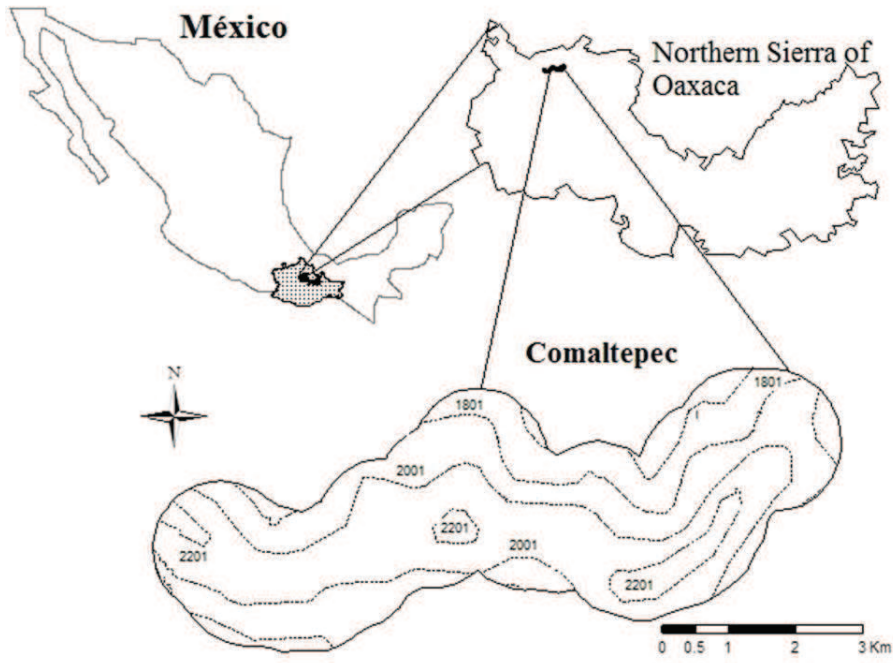
386

387

388

389

390 Fig.1.



391

392

393 Fig.2.



394

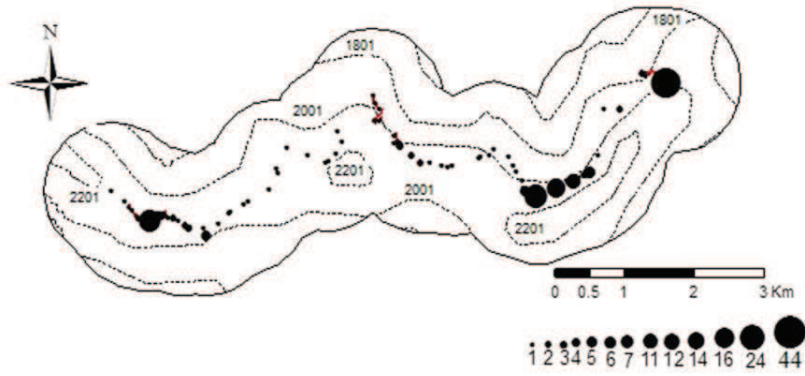
395

396

397

398

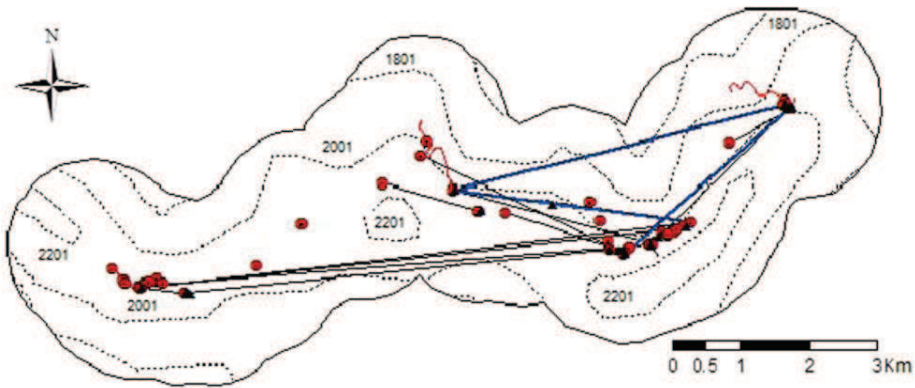
399 Fig. 3a.



400

401

402 Fig. 3b.



403

404

405

406

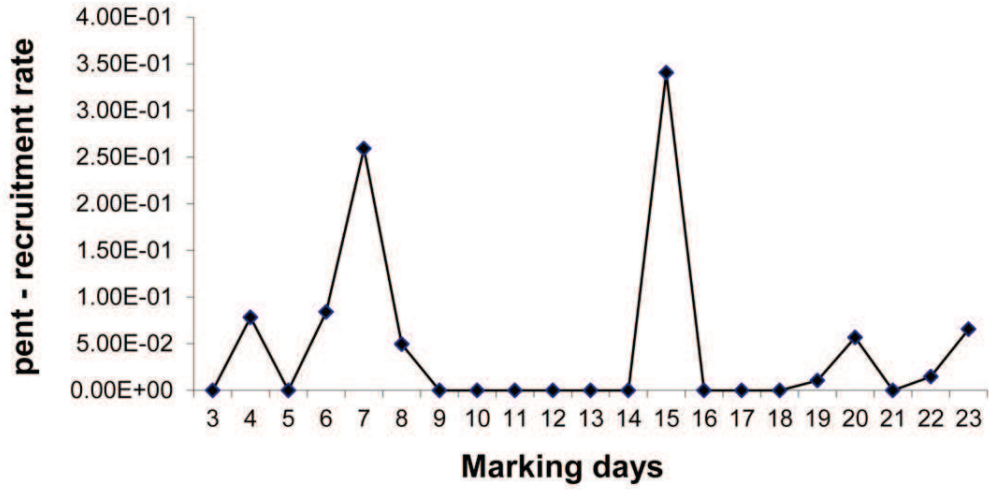
407

408

409

410

411 Fig.4a.

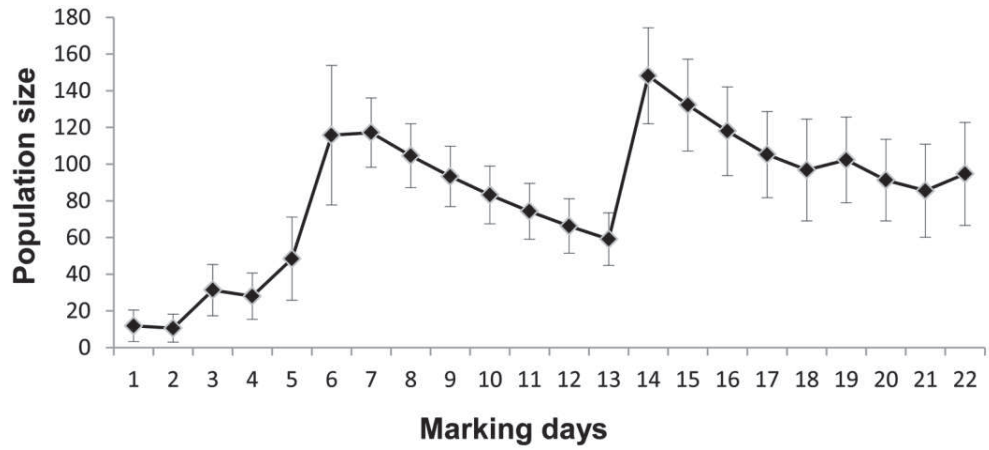


412

413

414

415 Fig.4b.



416