

El Colegio de la Frontera Sur

Biogeografía ecológica e histórica de los Charaxinae
(Lepidoptera: Nymphalidae) en la Península de Yucatán

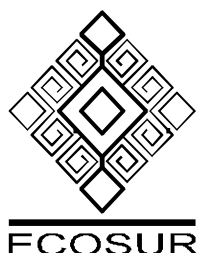
TESIS

Presentada como requisito parcial para optar al grado de
Doctorado en Ciencias en Ecología y Desarrollo Sustentable

Por

Aixchel Maya Martínez

2009



El Colegio de la Frontera Sur

Chetumal, Q. Roo, 2009.

Los abajo firmantes, miembros del jurado examinador del alumno Aixel Maya Martínez hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada Biogeografía ecológica e histórica de los Charaxinae (Lepidoptera: Nymphalidae) en la Península de Yucatán para obtener el grado de Doctorado en Ciencias en Ecología y Desarrollo Sustentable.

| | Nombre | Firma |
|-------------------|--------------------------------|-------|
| Tutor | Dr. Juan Jacobo Schmitter Soto | _____ |
| Asesor | Dra. Carmen Pozo de la Tijera | _____ |
| Asesor | Dr. Gerald Alexander Islebe | _____ |
| Asesor | Dr. Jorge Leonel León Cortés | _____ |
| Asesor | Dr. Yann Lucien Hénaut | _____ |
| Sinodal adicional | Dra. Mirna Valdez Hernández | _____ |
| Sinodal suplente | Dr. Manuel Elías Gutiérrez | _____ |

Dedico esta tesis a:

🐝 Mi hijo Bruno, mi cachito de angelito, que me impulsa a ser cada día mejor...te amo

🐝 Mi mamá, que siempre esta ahí para apoyarme y amarme.

🐝 Mis hermanos, Frida e Hirepan...los adoro

🐝 Al pequeño Horus

🐝 A Mauro por su amor, paciencia y apoyo...gracias corazón

🐝 Mi querida Ofe por el amor, la ternura y el ejemplo de fortaleza que siempre me ha dado

🐝 A mi papá

🐝 A mis amigas Ana, Carmen, Gaby, Gladis, Laura, Lety Escalante, Lety Valenzuela, Lupita, Mina, Nuria, Tania...y tantas más que siempre están ahí

Agradecimientos

Quiero agradecer a:

Carmen Pozo, David González, Gerald Islebe, Jacobo Schmitter Soto, Jorge L. León Cortés, Manuel Elías Gutiérrez, Mirna Valdez Hernández y Yann Hénaut por sus acertados comentarios y apoyo brindados durante el desarrollo de la tesis.

Emigdio May Uc, David Berdugo Lara e Imelda Martínez Salazar por el valioso apoyo que me brindaron en el trabajo de campo.

Holger Weissenberger por la colaboración en la edición de los mapas y orientación en la utilización de Sistemas de Información Geográfica.

Alicia Cruz Martínez, Jorge Luis Montero Muñoz, Marisol Trujano Ortega y René Calderón por la asesoría para la realización de los diversos análisis requeridos para esta investigación.

A los curadores de las colecciones consultadas, Armando Luis Martínez, Jacqueline Miller y Noemí Salas Suárez que me facilitaron la consulta del material biológico bajo su custodia.

Los compañeros del laboratorio de Necton, ECOSUR-Chetumal, por su apoyo incondicional... Benjamín Morales, David González, Janeth Padilla, Marta Valdez, Roberto Herrera.

Al personal de la biblioteca de ECOSUR, Gabriela Zacarías y José Santos.

Gabriel Rivero, Guillermina Herrera, Limberth Vega, Magdalena Hernández, Patricia Bardales, Roger Pech, Rosario Reyes y en general a todo el personal de ECOSUR.

A las instituciones que me apoyaron:

ECOSUR por la beca otorgada durante el primer año de estudios (2005), así como por el financiamiento de parte de las salidas a campo. Además por facilitarme sus instalaciones para el mejor desarrollo de esta investigación. Particularmente al Herbario, Museo de Zoología y Laboratorio de Necton.

CONACYT por la beca 169618 otorgada durante el período 2006-2008, así como el apoyo integral para la formación de doctores en ciencias que se me dió en diciembre de 2007.

CONABIO por el apoyo económico bajo los proyectos BJ002 y DE011 para realizar la estancia de investigación en el McGuire Center.

UNAM por el financiamiento parcial de salidas a campo con recursos del proyecto PAPIIT IN203509

PRONATURA-Yucatán y reserva de la biosfera Ría Lagartos por las facilidades otorgadas para trabajar en Celestún, El Zapotal y Petén Tuchá.

Al Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" por permitirme la consulta de material biológico de la colección lepidopterología, así como de material bibliográfico.

Al Museo de Historia Natural de Florida del McGuire Center por permitirme el acceso a la colección lepidopterológica.

Índice general

| | |
|--|-----|
| Índice de cuadros..... | 6 |
| Índice de figuras..... | 6 |
| Resumen..... | 7 |
| Palabras clave..... | 7 |
| Introducción..... | 8 |
| Marco teórico | 9 |
| Problema de investigación y supuestos..... | 13 |
| Justificación..... | 15 |
| Objetivos | 16 |
| Objetivo general | 16 |
| Objetivos particulares | 16 |
| Área de estudio | 17 |
| Grupo taxonómico de interés..... | 19 |
| Materiales y métodos | 21 |
| Obtención de datos | 21 |
| Biogeografía ecológica | 25 |
| Análisis de datos | 29 |
| Bioindicadores | 30 |
| Biogeografía histórica..... | 30 |
| Resultados | 31 |
| Obtención de registros de Charaxinae..... | 31 |
| Biogeografía ecológica | 33 |
| Bioindicadores..... | 44 |
| Biogeografía histórica..... | 47 |
| Trazo generalizado XVI | 48 |
| Trazo generalizado XVII | 49 |
| Discusión..... | 50 |
| Literatura citada..... | 58 |
| Anexos | 73 |
| Anexo 1. | 73 |
| Anexo 2.-..... | 114 |
| Anexo 3.-..... | 142 |

Índice de cuadros

| | |
|--|----|
| Cuadro 1. Obtención de registros de Charaxinae (literatura y colecciones) | 22 |
| Cuadro 2. Variables independientes para el análisis canónico. | 26 |
| Cuadro 3. Impacto de la cacería en diversas regiones. | 28 |
| Cuadro 4. Resumen del DCA para obtener la longitud del gradiente | 30 |
| Cuadro 5. Riqueza de Charaxinae en el mundo. | 32 |
| Cuadro 6. Registros obtenidos (abundancia y riqueza) de Charaxinae de la PY. | 33 |
| Cuadro 7. Especies de Charaxinae utilizadas en el análisis canónico | 34 |
| Cuadro 8. Resumen del CCA. | 35 |
| Cuadro 9. Matriz de correlación:..... | 36 |
| Cuadro 10. Trazos generalizados de Charaxinae. | 47 |
| Cuadro 11. Análisis de varianza para las especies indicadoras..... | 45 |

Índice de figuras

| | |
|--|----|
| Figura 1. Área de estudio | 17 |
| Figura 2. Dos Charaxinae típicas..... | 19 |
| Figura 3. Distancia de los sitios de muestreo a los centros urbanos | 29 |
| Figura 4. Gráfica de ordenación del CCA | 37 |
| Figura 5. Patrones de distribución de Charaxinae | 38 |
| Figura 6. Patrón de distribución I | 39 |
| Figura 7. Patrón de distribución II | 40 |
| Figura 8. Patrón de distribución III | 41 |
| Figura 9. Patrón de distribución IV..... | 42 |
| Figura 10. Patrón de distribución V..... | 43 |
| Figura 11. Distribución latitudinal de la riqueza y abundancia..... | 43 |
| Figura 12. Trazo generalizado XVI | 49 |
| Figura 13. Trazo generalizado XVII | 50 |
| Figura 14. Análisis de varianza para las especies indicadoras | 46 |

Resumen

En este trabajo se presentan los patrones de distribución, en la península de Yucatán, de los Charaxinae (Lepidoptera: Rhopalocera) a partir de variables independientes ambientales (temperatura y precipitación), ecológicas (plantas hospederas), geográficas (edad geológica, distancia a la costa del Caribe, altitud y latitud), uso del suelo (asociación vegetal y tipo de suelo) y antrópicas (distancia a los asentamientos urbanos actuales y distancia a los asentamientos urbanos del período clásico maya) y del posible origen del grupo en la península (tropical o templado), utilizando herramientas de la biogeografía ecológica y de la histórica. Los registros se obtuvieron de literatura, colecciones científicas y reconocimientos de campo (este trabajo es pionero en el registro de mariposas para esta porción de la península de Yucatán). Para el análisis ecológico se aplicó un multivariado de tipo canónico. Asimismo, se obtuvieron trazos individuales y generalizados (panbiogeografía). Para inferir las especies bioindicadoras se aplicó un análisis de varianza de una vía. Así, los Charaxinae son de origen tropical y los que penetraron a la península son mesoamericanos y esta fauna se formó por dos invasiones, por Ticul y por el Caribe (trazos generalizados XVI y XVII), durante el Plioceno y Pleistoceno respectivamente. Ya establecidos, la distribución de los Charaxinae se delineó, principalmente, por el gradiente ambiental de la región, con lo que se establecen cinco patrones, cada uno influido por diferentes variables independientes, estableciendo para las especies del I que su límite de distribución es por arriba de los 1000 mm de precipitación; la división entre el II y III la marca la temperatura y coincide con las provincias bióticas (Yucateca y la del Petén); *Anaea troglodita aidea* y *Memphis phithyusa p.* como oportunistas en ambientes adversos para otras especies. Se refuta el efecto península, atribuyendo la distribución del grupo a las condiciones ambientales. Aun cuando el relieve de la península es tenue es importante para la distribución de los organismos. Cinco especies pueden considerarse como bioindicadoras y se encontró un nuevo registro para la península, *Memphis perenna perenna*.

Palabras clave

Biogeografía ecológica; biogeografía histórica; patrones de distribución; efecto península; bioindicadores.

Introducción

La distribución de los organismos sobre el planeta Tierra puede explicarse a partir de eventos históricos (biogeografía histórica) y de eventos recientes (biogeografía ecológica); así, esta distribución se ha dado, en el espacio y en el tiempo, por eventos como la separación de continentes, el surgimiento de barreras fisiográficas y ambientales (vicarianza) y, al quedar establecidas las poblaciones biológicas en un lugar por alguno de los fenómenos mencionados, las condiciones particulares de ese espacio y ese momento (condiciones ambientales, físicas, geográficas, biológicas, etc.) van terminando de modelar esta distribución. Sin embargo, la tendencia ha sido explicar la biogeografía a través de corrientes separadas; es decir, están los biogeógrafos que explican la distribución de la biota a partir de eventos puramente históricos, mientras que otros sólo la relacionan con las condiciones actuales. Son menos los trabajos de investigación en los que se integran ambas corrientes para, así, obtener una explicación más completa del arreglo de la biodiversidad en el planeta (Espadas-Manrique 2004, Parenti 1989, Wiens y Donoghue 2004).

En este trabajo se consideró la posibilidad de utilizar ambas vertientes (biogeografía histórica y biogeografía ecológica) para explicar los patrones de distribución de una subfamilia de mariposas diurnas (Charaxinae) en la península de Yucatán; para lograr lo anterior se realizó un análisis biogeográfico, de tipo ecológico, en el que se utilizaron factores ambientales y biológicos, actuales y del período clásico de la cultura maya. Asimismo, se hizo un análisis panbiogeográfico para visualizar la distribución del grupo en el mundo y, a partir de ella, determinar el posible origen de los Charaxinae en la PY. Con lo anterior se pudo discutir el porqué de los patrones actuales de distribución del grupo en la región.

La tesis contempla cuatro capítulos: la biogeografía ecológica de los Charaxinae de la PY; la panbiogeografía de los Charaxinae de la PY; uno descriptivo que integra ambos enfoques y que permite comprender la distribución de este grupo en la PY; y fichas diagnósticas ecológicas de cada una de las especies de Charaxinae registradas para la PY. Este trabajo también permitió comparar patrones bióticos generales de distribución para la PY, ya que lo obtenido se contrastó con lo que ofrecen estudios realizados con otros grupos biológicos, por ejemplo con la distribución de plantas endémicas de la región.

Marco teórico

En esta sección se presentan una serie de conceptos considerados como soporte para el desarrollo de esta investigación. Así pues, la biogeografía estudia la distribución de las especies en el planeta, tanto en el espacio como en el tiempo, estableciendo la historia de esta distribución, las posibles causas de ella y reconociendo patrones de distribución (Colwell y Parker 2004, Espinosa-Organista y Llorente-Bousquets 1993, Espinosa-Organista *et al.* 2002, Morrone 2004, Morrone y Crisci 1995, Murguía y Rojas 2003).

Las investigaciones biogeográficas se han desarrollado hacia dos tendencias, la ecológica y la histórica, cada una conformada por teorías, hipótesis o modelos propuestos y por intereses propios de los biogeógrafos que las estudian de forma separada, aún cuando la distribución de los seres vivos obedezca a circunstancias evolutivas (biogeografía histórica), a condiciones actuales o del pasado reciente (biogeografía ecológica; Arita y Rodríguez 2001, Brown y Lomolino, 1998; Colwell y Parker 2004, Crisci 2001). Así, la primera de ellas, por ejemplo, se limita a explicar la historia de las conexiones geológicas entre regiones, con apoyo de la filogenia e ignorando los patrones ecológicos; mientras que la segunda, por lo general, hace de lado lo histórico y explica la distribución de los organismos a partir de las condiciones ambientales que prevalecen. Sin embargo, la biogeografía debiera representar una disciplina integradora en la que ambas tendencias se apoyaran para generar y entender hipótesis; en la actualidad cada vez son más los trabajos orientados en este sentido o que reflexionan en el umbral de lo ecológico y lo histórico (Espadas-Manrique 2004, Parenti 1989, Wiens y Donoghue 2004).

En cuanto a estas dos tendencias, se puede mencionar que la biogeografía histórica se refiere a la biogeografía del endemismo o de la insularidad, basada en los procesos evolutivos que ocurren en grandes escalas temporales y espaciales; es la encargada de reconstruir las secuencias del origen y extinción de los taxones, así como de explicar cómo los eventos geológicos han modelado los patrones de la distribución actual de los organismos (Arita y Rodríguez 2001, Colwell y Parker 2004, Crisci 2001, Espinosa-Organista y Llorente-Bousquets 1993, Espinosa-Organista *et al.* 2002, Morrone y Crisci 1995, Ruggiero 2003). La biogeografía histórica ha sido abordada por diferentes escuelas. En sus inicios partió de la idea de que los procesos de dispersión pueden explicar la distribución de las especies a partir de un centro de origen, con una distribución al azar determinada por la capacidad de movimiento de los organismos, por lo que no se observan patrones claramente definidos, además de postular que los organismos atraviesan barreras preexistentes para colonizar nuevas áreas (Crisci 2001, Croizat-Chaley 1982, Espinosa-Organista *et al.* 2002, Llorente *et al.* 2003, Morrone 2002,

Morrone y Crisci 1995, Myers y Giller 1988). Esta teoría de la dispersión predominó por doscientos años aproximadamente, teniendo como sus principales exponentes a Darlington (1957), Darwin (1859, Darwin 1882), Matthew (1915), Simpson (1965) y Wallace (1858, Espinosa Organista *et al.* 2002, Llorente Bousquets *et al.* 2003, Morrone 2004). En 1954, con la influencia dispersalista, surge la teoría de la sistemática filogenética, planteada por Hennig; los fundadores de esta teoría se basaron en la idea de que las relaciones genealógicas entre las poblaciones y las especies se pueden establecer a partir de caracteres particulares (apomórficos [condición pre-existente de una estructura que se ha cambiado como resultado de una nueva condición] y plesiomórficos [última condición de una estructura en una serie de transformaciones, que surgió de la modificación de una condición previa]; Espadas-Manrique 2004, Espinosa-Organista *et al.* 2002, Llorente Bousquets *et al.* 2003, Morrone 2004).

La teoría de la vicarianza es otra de las escuelas de la biogeografía histórica y se enfoca en manifestar la relación entre los patrones de distribución observados para diferentes taxones, sugiriendo un proceso común y simultáneo, lo que pudiera permitir explicar patrones comunes de distribución. Así, la población original es dividida en subpoblaciones por el surgimiento de una barrera que no pueden cruzar; esta barrera causa la disyunción (Crisci 2001, Croizat-Chaley 1982, Llorente *et al.* 2003, Morrone y Crisci 1995, Myers y Giller 1988, Nelson 1975, Nelson y Platnick 1980, Rosen 1975). Para la vicarianza, la disyunción puede ser modelada por corrientes como la cladista o la panbiogeográfica. La primera de ellas, respaldada por Rosen, Nelson y Platnick, se apoya en la sistemática filogenética (clasificación de los seres vivos basada en el parentesco evolutivo) y sus principales objetivos son averiguar las relaciones filogenéticas entre especies y proponer una clasificación biológica basada en taxones monofiléticos, dejando de lado los polifiléticos y parafiléticos. Para esta escuela, la formación de dos subpoblaciones a partir de una población se da después de un proceso de vicarianza (barreras topográficas o ambientales; Donoghue y Moore 2003, Morrone *et al.* 1996, Morrone *et al.* 1992).

Por su parte, la panbiogeografía fue propuesta por Croizat y con ella explicó patrones de distribución a partir de la evolución conjunta de barreras y biotas (Crisci y Morrone 1992, Croizat-Chaley 1982, Espadas Manrique 2004, Llorente Bousquets *et al.* 2003, Morrone 2004). De esta forma, la panbiogeografía es una disciplina con la que se pueden generar hipótesis sobre los patrones de distribución de los taxones, estableciendo las homologías o relaciones espaciotemporales entre grupos. La información generada con este análisis se plasma en mapas, en los que se conectan las áreas de distribución disyuntas mediante líneas o trazos. La panbiogeografía involucra una serie de herramientas conceptuales: trazo individual, trazos

generalizados, nodo, línea base y centros de masa (Craw 1988, Craw y Weston 1984, Croizat-Chaley 1982, Grehan 2003, Morrone y Crisci 1995, Ruggiero y Ezcurra 2003).

El trazo individual es una línea proyectada en un mapa, la cual conecta coordenadas espaciales de localidades disyuntas, mismas que representan la distribución de un taxón particular. Los trazos se pueden delinear considerando la distancia al vecino geográfico más cercano, orientándolos hacia las cuencas oceánicas que pueden considerarse como líneas de base o a partir de la filogenia de los taxones (del más primitivo al más derivado). Cuando varios trazos individuales coinciden forman un trazo generalizado, el cual proporciona información sobre el área, los límites, disyunciones y núcleos de poblaciones continuas (Craw 1988, Grehan 2003, Morrone y Crisci 1995, Ruggiero y Ezcurra 2003). Los puntos de intersección de dos o más trazos (individuales o generalizados) se conocen como nodos, los que podrían referir límites biogeográficos, en donde se interconectaban fragmentos vicariantes remanentes de biotas ancestrales y generalmente coincidían con zonas de convergencia tectónica, regiones fragmentadas o áreas donde dos o más zonas biológicas y geológicas se juntaron y combinaron en tiempo y espacio (Craw 1988, Grehan 2003, Morrone y Crisci 1995).

Por su parte, la biogeografía ecológica estudia los patrones de variación espacial y temporal de la riqueza de especies en escalas relativamente cortas, analizando las causas de tales variaciones a partir de las interacciones que se dan entre organismos y el medio que los rodea, tanto físico como biótico (Arita y Rodríguez 2001, Brown y Lomolino 1998, Brown y Maurer 1989, Colwell y Parker 2004, Crisci 2001, Espinosa-Organista y Llorente-Bousquets 1993, Espinosa-Organista *et al.* 2002, Morrone y Crisci 1995, Ruggiero 2003, Storch *et al.* 2003). Para estudios a escalas temporales más amplias se recurre a la paleoecología, disciplina en la que se involucran diferentes aspectos del pasado de los ecosistemas; su estudio permite reconstruirlos para entender mejor el porqué de las condiciones actuales de distribución biológica, además de que proporciona una base para definir la naturaleza de las interacciones actuales entre plantas y animales (DiMichelle 1994, Gorham *et al.* 2001, Lawrence 1971).

Existen investigaciones que han contemplado ambas corrientes (ecológica e histórica) para explicar la distribución de la biota. Por ejemplo, Brown (1982) realizó un análisis espacial de Heliconinae (Lepidoptera: Nymphalidae), en el cual consideró elementos biogeográficos y ecológicos de bosques neotropicales e indagó sobre centros de endemismos biológicos y regiones de permanencia de zonas forestales al final de la última edad glacial. Encontró una correlación geográfica importante entre los organismos y sus zonas de distribución, aun en aquellas en las que las condiciones ecológicas actuales son diferentes a las pasadas; asimismo, observó que la diversidad del grupo alcanza valores máximos en puntos aislados,

cerca de la periferia de los centros de endemismo y estos valores tuvieron una alta correlación con las condiciones ecológicas actuales y no con el modelo de refugios forestales del Cuaternario.

En la península de Yucatán (PY), Espadas-Manrique (2004, Espadas-Manrique *et al.* 2003) trabajó con la distribución de plantas endémicas y obtuvo dos o cuatro áreas de endemismo (distribuciones conocidas o distribuciones potenciales, respectivamente) mediante un análisis de simplicidad de endemismos, así como la aplicación de regresiones simples y pruebas no paramétricas. Atribuyó este arreglo, principalmente, a la influencia de factores físicos y biológicos (humedad en el suelo, temperatura media anual, precipitación total anual, continentalidad, vegetación, edafología y geología), así como a la tolerancia ecológica de las especies.

Por su parte, los patrones de distribución obtenidos de los estudios biogeográficos representan el arreglo espacial y temporal de los organismos en un área y constituyen una unidad de referencia y comparación que permite analizar y confrontar la distribución de otros taxones. Los patrones biogeográficos se puede presentar en escalas temporales o espaciales y están determinados por procesos tanto bióticos como abióticos; teniendo dentro de los bióticos desde los evolutivos (adaptación, especiación, extinción) hasta los ecológicos (interacciones bióticas), mientras que de los procesos abióticos se pueden considerar desde los movimientos tectónicos, cambios en el nivel del mar, clima y circulación oceánica, hasta disturbios (incendios, huracanes, erupciones volcánicas, entre otros; Halffter 1976, Myers y Giller 1988, Turner 1989, Willig *et al.* 2003). Estos patrones de distribución han permitido, por ejemplo, clasificar al planeta en regiones y provincias biogeográficas: en el territorio mexicano se tienen las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical, subdivididas en provincias bióticas según las características consideradas para esta clasificación o el enfoque biogeográfico empleado (Espinosa-Organista *et al.* 2002, García-Trejo y Navarro 2004, Miranda 1947, Morrone 2001, Teneb *et al.* 2004).

La región neotropical de América se extiende desde Sudamérica hasta el sureste de México, las Antillas y el sureste de Florida; la parte que entra en territorio mexicano presenta un patrón característico, en forma de "Y", con dos brazos, uno que corre por el Atlántico y otro por el Pacífico; a este patrón ciertos autores lo reconocen como la "Y" biogeográfica mexicana (ej. Halffter 1976, Morrone 2006). En esta región se observan ecosistemas tales como selvas altas y medianas, selvas bajas o bosques y matorrales asociados, bosques de niebla o mésofilos, bosques templados y matorrales asociados del sur del país, ecosistemas costeros tropicales y vegetación sabanoide (Carnevali *et al.* 2003).

Para la PY se han propuesto diferentes clasificaciones con tendencia a dividirla en una o dos provincias bióticas. Así, Escalante *et al.* (1993), Espinosa-Organista *et al.* (2002), Lee (1980, Lee 1996), Schmitter-Soto y Salazar-Vallejo (1993) y Smith (1941) coinciden en la PY está formada por dos provincias bióticas, la Yucateca (Yucatán y porciones del norte de Campeche y Yucatán) y la de Los Petenes (el resto de la PY, incluyendo partes de Guatemala, Belice, Tabasco y Chiapas). Otros consideran a la PY como una sola provincia biótica (Arita y Vázquez-Domínguez 2003, Ayala *et al.* 1993, Fa y Morales 1993, Flores-Villela 1998, Goldman y Moore 1945, Morrone 2001, Morrone *et al.* 2002).

Asimismo, se ha reconocido que la entomofauna mexicana está conformada por elementos que siguen diferentes patrones de distribución. Halffter (1976, Halffter 1987) y Halffter *et al.* (1995) trabajaron con los insectos de la Zona de Transición Mexicana, área en la cual se traslapan elementos de afinidades diferentes, sobre todo faunas neotropical y neártica, además de que en ella hay un importante desarrollo *in situ* tanto de flora como de fauna. Halffter propuso seis patrones de distribución para esta zona: paleoamericano, neártico, altiplano, neotropical, mesoamericano y antillano. Trabajos más recientes que corroboran lo anterior son los de Trujano-Ortega (2004) y Vargas *et al.* (2006).

Problema de investigación y supuestos

- ¿Qué determina los patrones actuales de distribución de los Charaxinae de la PY? ¿Las condiciones ambientales que prevalecen actualmente? ¿Lo ocurrido durante el período Clásico de la cultura maya? ¿El origen evolutivo del grupo en la región?

En cuanto al origen del grupo en la PY, se espera que la fauna de Charaxinae en la PY siga el patrón neotropical típico, con elementos de las biotas mesoamericanas y antillanas; asimismo, se espera que la fauna que provenga de Centro-Sudamérica presente una sola invasión a la PY, posiblemente por la Sierrita de Ticul, situación ya documentada para otras subfamilias de mariposas (Luis-Martínez *et al.* 2006) y otros taxones (Schmitter-Soto 2002). Por otro lado, se espera que la distribución actual de estas mariposas en la PY obedezca principalmente a las condiciones bióticas y abióticas de la región, así como lo ocurrido durante el pasado reciente (influencia de los asentamientos urbanos y las condiciones ambientales durante el período clásico maya), lo anterior influido por los diferentes cambios en la región ocurridos por eventos históricos (p. ej. emersión-hundimiento de la península) así como perturbaciones recurrentes (huracanes, influencia del hombre, etc.).

- ¿Los asentamientos humanos actuales tienen influencia sobre la distribución de los Charaxinae en la PY?

Se ha demostrado que ciertas especies de mariposas pueden ser utilizadas como indicadoras de conservación del ambiente (Kerr *et al.* 2000, Larsen 1996, Lawton *et al.* 1998). En algunas zonas de la PY se detectaron 41 especies de mariposas diurnas como indicadoras (13 para ambientes conservados y 28 para perturbados) y de éstas, nueve son Charaxinae (*Anaea troglodyta aidea*, *Archaeoprepona demophoon gulina*, *Memphis phila boisduvali*, *Prepona laertes octavia*, *Fountainea euryppyle confusa*, *Memphis forreri*, *Memphis pithyusa*, *Consul electra electra* y *Memphis hedemanni*; Pozo, 2006); así que se espera que el desarrollo de asentamientos humanos, incluso desde el período clásico, con su consecuente influencia negativa (disturbio) sobre la conservación del medioambiente, haya favorecido (especies indicadoras de disturbio) o frenado (especies indicadoras de buen estado de conservación) el desarrollo de algunas especies.

- ¿Hay relación entre la distribución de los Charaxinae de la PY y el gradiente ambiental de esta región? ¿Habrà mayor diversidad de especies hacia el sur de la PY que es más húmedo, con una disminución hacia el norte? ¿Esta distribución obedecerá al efecto península?

Se ha documentado el gradiente de temperatura y humedad a lo largo de la PY (ej. Carnevali *et al.* 2003, Orellana *et al.* 2003), rangos de mayor humedad hacia el sur y más seco hacia el norte, condición también observada de este a oeste. Este panorama ha favorecido o impedido la distribución de la flora y fauna de la región: hay una mayor diversidad (riqueza y abundancia) hacia el sur, misma que va decreciendo hacia la punta norte de la península (Espadas-Manrique 2004, Pozo 2006); se espera este mismo escenario en el caso de los Charaxinae. Algunos autores han sugerido que, además de la influencia ambiental en la distribución de los organismos en la PY, también se observa un efecto península en la biota de esta región, pero para estas mariposas no se espera que su presencia en la PY esté marcada por este efecto.

- ¿Las plantas cultivadas y utilizadas por la cultura maya favorecieron la presencia de estos organismos en la región, así como la distribución actual de sus hospederos (larvas)?

En la PY se distribuyen géneros y especies vegetales reportadas como hospederos larvales para Charaxinae, por lo cual se espera que también esto tenga una influencia importante en la distribución del grupo; asimismo, ciertos adultos de Charaxinae se han visto libando sobre frutos fermentados de especies presentes en la PY (p. ej. *Brosimum alicastrum* [ramón], *Manilkara*

zapota [zapote]; obs. pers.), especies que fueron cultivadas y utilizadas en los solares (huertos familiares) desde el tiempo de la cultura maya. Es posible que estas costumbres hayan favorecido la presencia de estas especies; la distribución de estas plantas se ha asociado con los sitios arqueológicos de la región. Incluso, el patrón de distribución general de la vegetación de la PY se rompe justo para aquellas especies que fueron cultivadas por los mayas y cuya presencia actual está asociada a estos centros urbanos y ceremoniales (Folan *et al.* 1979, Lambert y Arnason 1982, Peters 1983, White y Hood 2004).

Justificación

Esta investigación resulta relevante debido a que en ella se involucran aspectos tanto de la biogeografía ecológica como de la histórica para explicar los patrones actuales de distribución de los Charaxinae en la PY. Así, aun cuando ya se han realizado estudios en los que se abarcan ambas corrientes, éstos son relativamente pocos, sobre todo para la PY, en la que las investigaciones biogeográficas han estado enfocadas hacia sólo una de estas líneas pero no ambas al mismo tiempo (ej. Espadas-Manrique 2004, Schmitter-Soto 2002).

Para este trabajo se eligió la PY porque es una región biogeográfica definida por límites naturales, lo que favorece la realización de estudios biogeográficos. En efecto, la PY es considerada una provincia biótica, con forma de semiplanicie y con una complicada microtopografía; un gradiente de humedad y de vegetación, que va de norte a sur (seco-húmedo); un ecosistema distintivo, con comunidades más semejantes entre sí que con las de otras provincias bióticas. Además, esta región es relativamente joven en cuanto a su geología, sobre todo hacia el norte y oriente, lo que favorece la evaluación del efecto temporal sobre los patrones de distribución y la densidad de sus especies (Arita y Vázquez-Domínguez 2003, Carnevali *et al.* 2003, Escalante *et al.* 1993, Orellana *et al.* 2003, Smith 1941).

En cuanto al grupo de interés, se eligió a los Charaxinae, ya que tienen una taxonomía bien conocida, son de distribución tropical, con pocas especies de zonas templadas, alcanzando muchas de ellas sus límites actuales de distribución en México, con mayor diversidad hacia el sureste de este país y en el Amazonas (Ackery 1984, DeVries 1987, Ehrlich 1958, Ehrlich 1984, Hoffmann 1940). Asimismo, los Rhopalocera se han utilizado con éxito en trabajos biogeográficos, en los que se pretende delimitar regiones biogeográficas; esta subfamilia, en particular, tiene dos especies endémicas en la PY, mismas que han sido consideradas para la clasificación de la región en provincias bióticas. Igualmente, estas mariposas son un grupo en el que la mayoría de las especies no realizan migraciones importantes, pues se asocian a cierto

tipo de vegetación y a determinado estrato arbóreo (Ackery 1984, DeVries 1987, Joly 2003, Lamas 2003, Mielk *et al.* 2004, Queiroz 2002).

Objetivos

Objetivo general

- Describir los patrones de distribución en la PY de un grupo de mariposas diurnas (Nymphalidae: Charaxinae) a partir de condiciones bióticas y abióticas actuales de la región y lo ocurrido durante el período clásico (biogeografía ecológica), así como el posible origen del grupo en la PY (panbiogeografía).

Objetivos particulares

- Conocer los patrones de distribución de los Charaxinae en la PY a partir de factores ambientales (temperatura y precipitación), ecológicos (plantas hospederas), geográficos (edad geológica, distancia a la costa del Caribe, altitud y latitud), uso del suelo (vegetación y tipo de suelo) y antrópicos (distancia a centros urbanos actuales y del período clásico maya).
- Relacionar los patrones de distribución encontrados con cada uno de los factores ambientales, ecológicos, geográficos y antrópicos.
- Determinar si esta distribución obedece a un posible efecto península.
- Comprobar si algunas especies pudieran tener utilidad en bioconservación como indicadores de ambientes no perturbados.
- Realizar un análisis panbiogeográfico para señalar si los Charaxinae de la PY son de origen neotropical, templado o tienen influencia de ambos componentes.
- Analizar, de forma descriptiva, los patrones de distribución de los Charaxinae a partir de eventos históricos (panbiogeografía) y recientes (biogeografía ecológica), para así entender el porqué de la distribución actual del grupo en la región.

Área de estudio

Este trabajo se realizó en la PY, en el intervalo de los 500 a los 1500 mm de precipitación promedio anual, franja que corresponde aproximadamente a la porción mexicana de esta provincia biótica. En la región hay un gradiente ambiental característico, marcado por la temperatura, la humedad y el tipo de suelo, principalmente (Galindo-Leal 2001, Martínez y Galindo-Leal 2002, Miranda 1958, Miranda y Hernández-X 1963, Pozo *et al.* 2003, Valencia-Díaz 2001). La parte de la PY incluida en este intervalo de precipitación se caracteriza por ser una región cálida, con temperaturas que oscilan entre los 26 °C (oeste de Yucatán y Campeche) y los 24 °C. Presenta un gradiente pluviométrico que va de más seco hacia el norte (500 mm) a más húmedo hacia el sur (1200 mm; figura 1); la precipitación máxima ocurre en septiembre (Orellana *et al.* 2003).

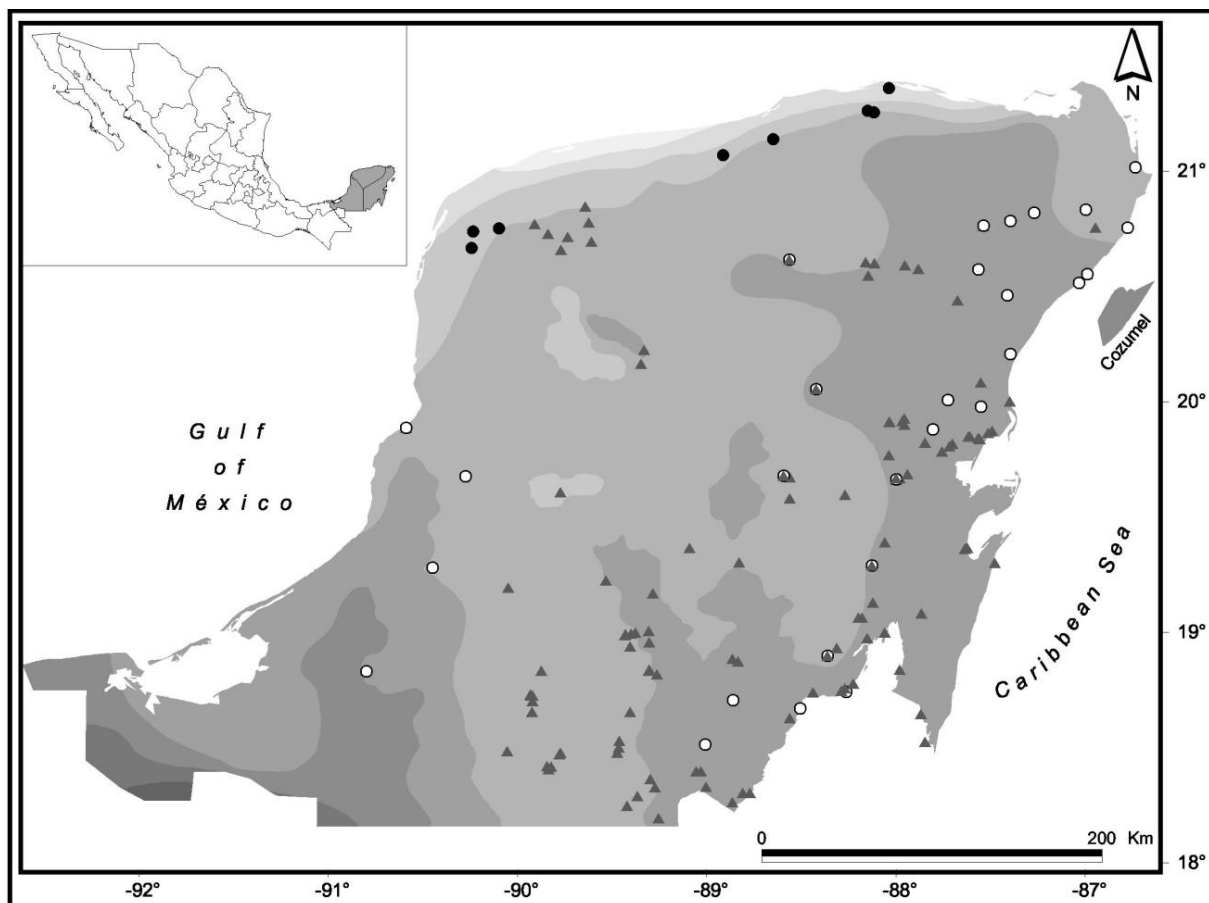


Figura 1. Área de estudio, con el gradiente de humedad de la península de Yucatán representado por la gradación en grises (gris claro=500-800 mm a gris oscuro=1200-1500 mm). Proyección de los registros de acuerdo a la fuente de obtención (círculos blancos=literatura; círculos negros=campo; triángulos=colecciones).

Los climas de la PY siguen el gradiente ya mencionado, aunque predomina el cálido subhúmedo (Orellana *et al.* 2003). Los suelos son poco profundos, de formación reciente y escaso desarrollo pedogenético. Se observan distintas asociaciones de suelo, con mayor extensión de rendzinas y litosoles, mismos que se encuentran en zonas cársticas recientes y juveniles, hacia el norte de la PY; siguen los gleysoles, que se distribuyen en las zonas costeras, luvisoles en planicies cársticas maduras y vertisoles hacia el sur y noreste de la PY (Bautista-Zúñiga *et al.* 2003).

Los tipos de selvas que predominan en la PY son cinco y los patrones que siguen están determinados por la precipitación y el tipo de suelo. La selva mediana subperennifolia es uno de estos cinco tipos; se distribuye en la mayor parte de la PY, donde la precipitación es de 1100 a 1400 mm anuales; en extensión le sigue la selva mediana subcaducifolia (1200 a 1400 mm); hacia el norte y noreste de la PY se observa selva baja caducifolia, en donde la precipitación oscila entre los 500 y 600 mm; un tipo de vegetación particular de la región es la selva baja inundable que se desarrolla en suelos con poco drenaje y se distribuye en toda la PY, excepto en la zona seca; también se observan manglares, entre otras asociaciones vegetales (Carnevali *et al.* 2003).

Según la evidencia paleoecológica, a lo largo de su historia la PY ha presentado variadas condiciones atmosféricas. Durante el último glacial tuvo un clima seco, con vegetación de sabanas y matorrales de enebro. Al inicio del Holoceno se registró un cambio continuo de la vegetación seca a selvática, con elementos templados (pinos, encinos y olmos) y tropicales. Para los años 1000 y 500 antes del presente se redujo la cobertura forestal y se incrementó el área de sabana; fue un período característicamente seco, en el cual se desarrolló la Cultura Maya. Las condiciones ambientales históricas son las que favorecieron el escenario de la composición vegetal actual: las condiciones durante el Terciario, marcadamente tropicales, influyeron en la vegetación presente (Orellana *et al.* 2003). En cuanto al origen geológico, la PY presenta dos subregiones, teniendo hacia el norte que predominan superficies del Mioceno-Plioceno, en donde el relieve cárstico es reciente y joven; hacia el sur hay levantamientos tectónicos del Mioceno, con un relieve del Eoceno formado por lomeríos en cúpulas y planicies residuales (Bautista-Zúñiga *et al.* 2003).

Asimismo, esta región ha sufrido diversos eventos de hundimiento y emersión, con un hundimiento total durante el Cretácico; durante el Paleoceno-Eoceno experimentó una regresión del mar, quedando una parte de la PY emergida. Durante el Eoceno medio se volvió a hundir totalmente, para tener una regresión parcial al final de este período, quedando hundidas sólo la parte izquierda del norte de la península, así como una porción occidental, zonas

cubiertas por aguas marinas hasta principios del Mioceno. La cobertura marina avanzó durante el Mioceno medio y tardío, así como en el Plioceno temprano, quedando cubierta la costa del este, mientras que la laguna de Chichancanab formaba un brazo de mar. La regresión principal comenzó durante la transición Plioceno-Pleistoceno (Beutelspacher 1984, Espejel 1987, Suárez-Morales 2003).

Grupo taxonómico de interés

Los Charaxinae son mariposas diurnas (Lepidoptera, Papilionoidea, Nymphalidae; figura 2), de las que se tienen seis tribus, 19 géneros y alrededor de 400 especies; la mayoría de distribución tropical, pocas son de regiones templadas y altitudes elevadas, y algunas de ellas extienden su distribución a zonas frías de América del Norte, China, Europa y Australia; las regiones donde hay menos especies de Charaxinae son la Oriental, Oceánica, Paleártica y Etiópica. En el continente americano el mayor número de ellas se encuentra en el sureste de México y en el Amazonas (Ackery 1984, DeVries 1987, Joly 2003, Lamas 2003, Mielk *et al.* 2004). La mayoría de los Charaxinae son bien conocidos taxonómicamente, aunque no tanto su filogenia. A partir de un estudio molecular se demostró que los Charaxinae presentan una mayor relación filogenética con otras tres subfamilias de Nymphalidae (Satyrinae, Calinaginae y Morphinae), aunque basado en características morfológicas generalmente se les ha emparentado con los Apartuninae y Nymphalinae (Wahlberg *et al.* 2003).



Figura 2. Dos Charaxinae típicas. A la izquierda *Consul electra* (Anaeini; © 1996 Greg y Marybeth Dimijian), a la derecha *Prepona demophon* (Preponini; © 2003 Wes Kalinowski)

Son organismos robustos, con palpos grandes, proboscis corta y ancha, tórax pronunciado, abdomen relativamente pequeño; son de vuelo rápido, coloridos (Figura 2); a los adultos se les observa en carroña o en fruta fermentada; presentan una distribución estratificada entre el dosel y el suelo, aunque la mayoría prefieren volar sobre la copa de los árboles, lo que dificulta su visualización, si bien pueden ser atraídos por frutos y animales en descomposición, heces, orina o sudor; estos organismos acostumbran regresar al mismo lugar de alimentación, así como a su territorio. Varias especies de Charaxinae, principalmente de los géneros *Agrias* y *Prepona*, son consideradas dentro de las mariposas más bellas, raras y codiciadas por coleccionistas (Ackery 1984, DeVries 1987, Joly 2003, Lamas 2003, Mielk *et al.* 2004, Queiroz 2002).

En cuanto a su morfología, hay tres estructuras que distinguen a los Charaxinae de otros grupos de Nymphalidae: una de ellas son los parapatagios parcial o totalmente esclerotizados, carácter sólo encontrado en este grupo (sinapomorfia; Ehrlich 1958); otra es que la célula discal posterior no está cerrada por una vena tubular; asimismo, las venas R₄ y R₅ son mucho más grandes que el resto de la venación común y de ellas, la R₄ presenta una curvatura en la base, pudiendo estar en el borde costal, en el ápice o en el borde externo del ala (Comstock 1961); además se aprecia la presencia de los escleritos anepistemo II y el pre-episterno mesotóraco, los cuales están bien desarrollados, así como una sutura pre-episternal variable (Mielk *et al.* 2004, Vargas-Fernández *et al.* 2006). El desarrollo de este taxón, al igual que el de todas las mariposas diurnas, es una metamorfosis completa, con cuatro etapas principales, huevo, larva, pupa y adulto y cada una requiere de condiciones ambientales y recursos particulares, mismos que pueden encontrarse sólo en cierta época del año y que están relacionados con la temperatura y la humedad.

Materiales y métodos

Esta sección se divide en apartados, según las diferentes fases de la investigación: obtención de datos, análisis ecológico, análisis panbiogeográfico y bioindicadores.

Obtención de datos

Los registros de Charaxinae se obtuvieron de literatura (manuscritos y bases electrónicas), colecciones científicas (Figura 1; Cuadro 1) y reconocimientos en campo. Con ellos se generaron (en Excel) las bases de datos ecológica y panbiogeográfica. Cada registro fue asociado a las variables independientes requeridas para el análisis estadístico (ambientales, ecológicos, geográficos, físicos, antrópicos; ver sección de métodos para biogeografía ecológica). En el caso de las coordenadas geográficas, de no contar con ellas en la fuente original, se estimaron con bases geográficas digitales (Catálogo de Integración Territorial 2000, Digital Map Archive, Enciclopedia de Quintana Roo, La Enciclopedia de los Municipios de México, Tageo.com, entre otros).

| Fuente | Región |
|---|--|
| Berdugo-Lara 2005 | Nuevo Mundo (México-Yucatán) |
| Bizuet-Flores <i>et al.</i> 2001 | Nuevo Mundo (Venezuela) |
| Caldas 1992 | Nuevo Mundo (Panamá) |
| Caldas 1994 | Nuevo Mundo (Brasil) |
| Comstock 1961 | Nuevo Mundo (Amazonas, Argentina, Belice, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Cuba, Ecuador, El Salvador, Estados Unidos, Las Antillas, Guatemala, Haití, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, Paraguay, Perú, Puerto Rico, Uruguay, Venezuela) |
| CONABIO (CNIN)* | Nuevo Mundo (México) |
| D'Abrebra 1988a, D'Abrebra 1988b | Nuevo Mundo (Antigua, Argentina, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Cuba, Ecuador, Estados Unidos, Las Antillas, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, Paraguay, Perú, Puerto Rico, Uruguay, Venezuela) |
| de la Maza 1987 | Nuevo Mundo (México) |
| de la Maza y Gutiérrez-Carbonell 1992 | Nuevo Mundo (México-Quintana Roo) |
| ECOCH-L | Nuevo Mundo (México-Campeche, Quintana Roo y Yucatán) |
| Emmel y Warren 1993 | Viejo Mundo |
| Godman & Salvin 1879-1901, Godman <i>et al.</i> 1887-1901* | Nuevo Mundo (Belice, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Cuba, Ecuador, Las Antillas, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, Perú, Venezuela) |
| Gomes-Filho 2003 | Nuevo Mundo (Brasil, Costa Rica) |
| http://data.gbif.org * | Viejo y Nuevo Mundo |
| http://home.att.net/~agrias * | Nuevo Mundo (Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Las Antillas, México, Panamá, Perú, Venezuela) |
| http://mitglied.lycos.de/prepona/ * | Nuevo Mundo (Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Estados Unidos, |

| Fuente | Región |
|---|---|
| | Las Antillas, México, Nicaragua, Perú, Venezuela) |
| http://www.funet.fi/pub/sci/bio/life/warp/lepidoptera* | Viejo y Nuevo Mundo |
| http://www.thaibugs.com/checklist.htm | Viejo Mundo |
| http://www.ucl.ac.uk * | Nuevo Mundo (Colombia) |
| Lamas 2003 | Nuevo Mundo (Perú) |
| Lamas <i>et al.</i> 2004 | Nuevo Mundo (Belice, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Cuba, Ecuador, El Salvador, Estados Unidos, Las Antillas, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, Paraguay, Perú, Puerto Rico, Venezuela) |
| Llorente-Busquets <i>et al.</i> 1986 | Nuevo Mundo (México-Veracruz) |
| Llorente-Busquets <i>et al.</i> 1992 | Nuevo Mundo (México-Michoacán y Nayarit) |
| Llorente-Busquets y Luis-Martínez 1992 | México |
| Llorente-Busquets <i>et al.</i> 1995 | Nuevo Mundo (México-Jalisco) |
| Llorente-Busquets <i>et al.</i> 2004 | Nuevo Mundo (México-Nayarit) |
| Llorente-Busquets <i>et al.</i> 1992 | Nuevo Mundo (Costa Rica, El Salvador, México, Nicaragua) |
| Llorente <i>et al.</i> 1993 | Nuevo Mundo (México) |
| Maya-Martínez <i>et al.</i> 2005 | Nuevo Mundo (México-Campeche) |
| MZFC | Nuevo Mundo (México) |
| Núñez-Águila 2004 | Nuevo Mundo (Cuba) |
| Opler <i>et al.</i> 2006* | Nuevo Mundo (Estados Unidos, México) |
| Pozo <i>et al.</i> 2003 | Nuevo Mundo (México-Campeche) |
| Robbins <i>et al.</i> 1996 | Nuevo Mundo (Perú) |
| Sánchez 2002 | Nuevo Mundo (México-Tabasco) |
| Smith <i>et al.</i> 1994 | Nuevo Mundo (Antigua, Brasil, Estados Unidos, Las Antillas) |

Distribución de Charaxinae en la Península de Yucatán

| Fuente | Región |
|--|------------------------------|
| Tropical Andean Butterfly Diversity Project* | Nuevo Mundo (Venezuela) |
| Vargas <i>et al.</i> 1996 | Nuevo Mundo (México-Jalisco) |
| Vázquez-Maldonado 2005 | Nuevo Mundo (México-Yucatán) |
| Willmott y Hall 2006* | Nuevo Mundo (Ecuador) |

*Bases de datos electrónicas.

Para establecer los sitios de colecta en la PY, los datos obtenidos de colecciones y literatura se proyectaron sobre un mapa de isoyetas para hacer un primer análisis espacial, lo que permitió ubicar los huecos de información; además, para cada isoyeta se obtuvo el valor esperado de especies, utilizando el estimador Chao, para así determinar el porcentaje de este valor en cada una de las bandas de humedad; este valor se obtuvo utilizando el programa Estimates (Clench 1979, Colwell 1994-2006).

Con la proyección de puntos se observó que por encima de los 1000 mm de precipitación se tiene la representatividad del al menos las especies comunes (80% del valor esperado obtenido con el estimador Chao), por lo que se decidió no recolectar ejemplares en este gradiente de precipitación. Por debajo de los 1000 mm (500-1000 mm; parte norte y más seca de la PY; Figura 1) no se obtuvieron registros ni de colecciones ni de literatura, por lo que el esfuerzo de muestreo se dirigió hacia esta zona. Este trabajo es pionero en la recolección de ejemplares de esta isoyeta de la PY.

Para el muestreo de ejemplares se colgaron trampas tipo Van Someren Rydon (10 a 30 por sitio), cebadas con fruta fermentada; estas trampas se dejaron de 8:00 a 16:00 h, período en el que se recolectaron ejemplares con redes entomológicas, según lo recomendado por Brown (1972) y Pozo *et al.* (2005). Los ejemplares que pudieron ser identificados en campo se liberaron, una vez registrados en los formatos del Museo de Zoología de El Colegio de la Frontera Sur, sitio en el que se depositó el material recolectado; sólo se sacrificó cierto número de individuos por especie para la colección de referencia, así como los de difícil identificación. Los ejemplares se etiquetaron según el protocolo propuesto por Howe (1975) y Llorente *et al.* (1990). La determinación de los ejemplares se hizo por comparación, con literatura especializada (Austin *et al.* 1996, Comstock 1961, de la Maza 1987, DeVries 1987, Howe 1975). También se hicieron comparaciones directas con ejemplares de la colecciones lepidopterológicas del Museo de Zoología-ECOSUR (ECOCH), Museo de Zoología de la UNAM (MZFC) y Maguire Center of Lepidoptera (MGL). El arreglo taxonómico que se siguió fue el propuesto por Kristensen (1976), con la nomenclatura presentada por Lamas *et al.* (2004).

Biogeografía ecológica

Las variables independientes utilizadas para el análisis de tipo ecológico se eligieron según su posible relación estrecha con la distribución y biología de este grupo (cuadro 2; ver los apartados de grupo de interés y área de estudio). Estos datos se obtuvieron de las fuentes de los registros de Charaxinae así como de mapas temáticos generados por INEGI y CONABIO (contenidos en el programa Biótica, versión 4.1). El programa que se utilizó para hacer las proyecciones fue ArcView.

Cuadro 2. Variables independientes para el análisis de correlación canónica (biogeografía ecológica) de los Charaxinae de la PY.

| Condición | Variable | Tipo | Comentarios |
|---------------|--|--------------------|---|
| Ambiental | Temperatura | Semicuantitativa | Proyección en mapas temáticos. |
| | Precipitación | Semicuantitativa | |
| Ecológico | Plantas hospederas | Presencia/ausencia | Presencia/ausencia sobre cuadrantes de 0.5 °N × 0.5 °W de latitud |
| Geográfico | Edad geológica | Semicuantitativa | Proyección en mapas temáticos |
| | Distancia a la costa del Caribe | Cuantitativa | Distancia del registro a la costa, incluida la costa este de las islas de mayor tamaño (p. ej. Cozumel, ver Fig. 1), a lo largo de la trayectoria que usualmente siguen los huracanes (este-oeste). |
| | Altitud | Cuantitativa | Datos de la fuente original o estimados con bases de datos geográficas. |
| | Latitud | Semicuantitativa | |
| Uso del suelo | Asociación vegetal (vegetación) | Semicuantitativa | Proyección en mapas temáticos |
| | Tipo de suelo | Semicuantitativa | |
| Antrópico | Distancia a los asentamientos urbanos actuales | Semicuantitativa | Proyección de tres anillos alrededor de los centros urbanos: 0-3 km, 3-6 km, o más de 6 km** |
| | Distancia a los asentamientos urbanos del periodo clásico maya | Semicuantitativa | |

*Mapas de INEGI y CONABIO, proyectados con ArcView. **Sólo los asentamientos con más de 1000 habitantes fueron considerados. Los asentamientos mayas se obtuvieron de Conservation International *et al.* (1995); ver figura 3). **Se utilizó como una medida para evaluar el posible efecto península sobre estas mariposas (Brown 1987, Brown y Opler 1990, Martín y Gurrea 1990, Simpson 1964).

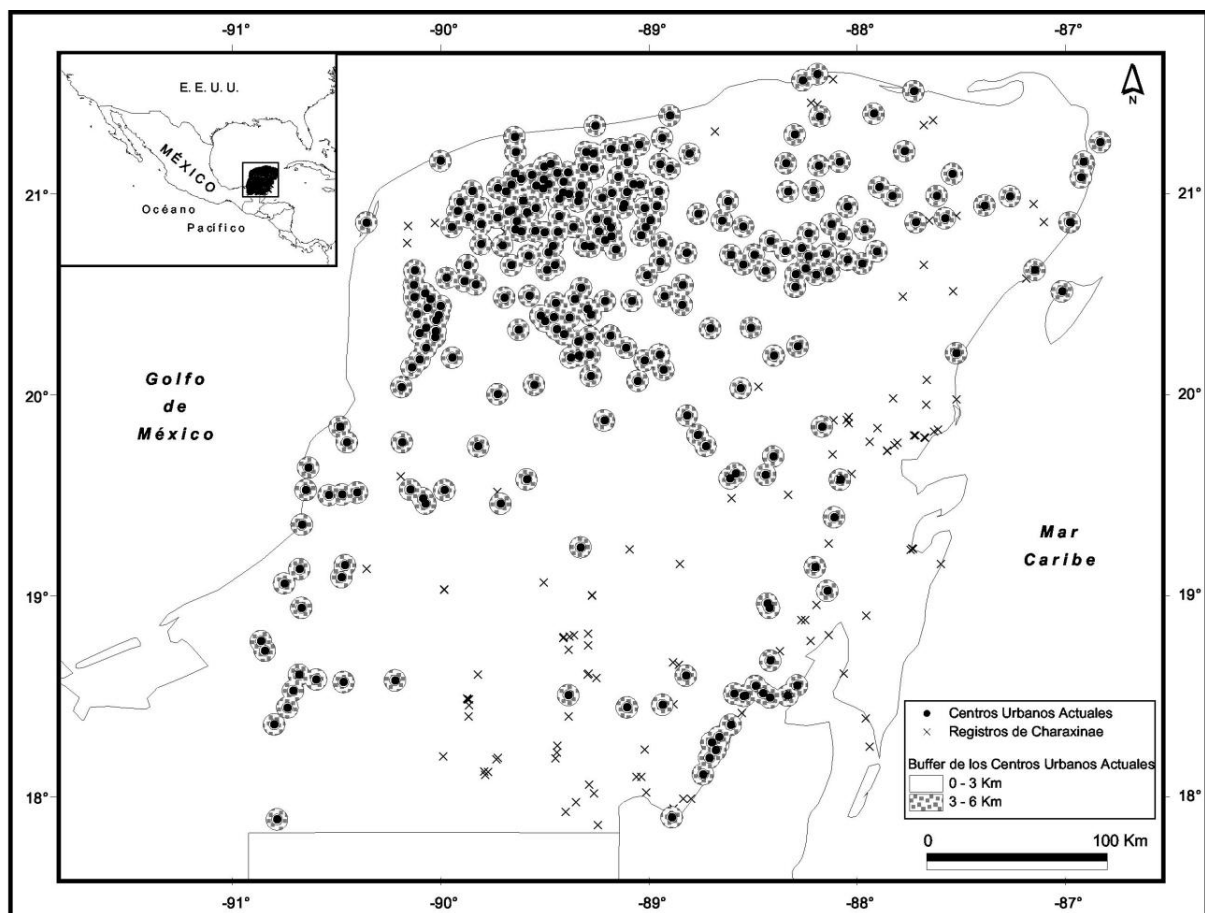
Las variables ambientales (independientes) se obtuvieron proyectando los puntos de registro sobre un mapa de temperatura (isotermas) y uno de precipitación (isoyetas) para tomar el rango en el que cayera cada punto (ejemplo: ver Figura 1). Las plantas hospederas (estadios juveniles) son determinantes para el desarrollo de las mariposas (Janzen y Hallwachs 2005), razón por la que fueron consideradas en este análisis las especies de plantas utilizadas por este grupo de mariposas y que se distribuyeran en la PY. El registro fue cualitativo, es decir, si en un cuadrante de medio grado por medio grado se encontraban la mariposa y el hospedero se marcaba como presente (uno) y el caso contrario como ausente (cero; Cuadro 2). Las especies vegetales hospederas se tomaron de la base de datos electrónica de Janzen y Hallwachs (2005); después se consultó literatura para ver cuáles de ellas se distribuían en la PY (Durán *et al.* 2002) y éstas se consideraron para el análisis (ver en el Anexo 1 las especies de hospederos).

La edad geológica y la altitud se tomaron de diversas fuentes (literatura y cartografía); cuando se consideró la cartografía, se siguió el mismo procedimiento que para la temperatura y precipitación; este protocolo se aplicó también para los factores correspondientes al uso de suelo. La distancia entre el punto de registro y el centro urbano más cercano (actual y del periodo clásico maya) se estableció relacionándola con la posible influencia que pudiera tener la cacería de subsistencia en la vegetación original, con base en trabajos realizados en diversos sitios de la PY y otras áreas, considerando esta influencia como una medida antrópica de disturbio (Brøseth y Pedersen 2000, Escamilla *et al.* 2000, Hill *et al.* 1997, Jorgenson 1993, Martínez-Morales 1999; Cuadro 3). Con esta información se decidió establecer distancias de 0-3 km (cerca), 3-6 km (distancia media), más de 6 km (lejos), para lo que se crearon “buffers” sobre los centros urbanos actuales (CUA) y los mayas (CUM) mediante el programa *ArcView*; sólo se tomaron en cuenta poblados actuales de más de 1000 habitantes. Los CUM se obtuvieron consultando el mapa Evaluación de la Conservación en la Selva Maya (Conservation International *et al.* 1995), en el que están proyectadas las principales zonas arqueológicas de la PY; cada una de ellas se tomó como un CUM (Figura 3).

Distribución de Charaxinae en la Península de Yucatán

Cuadro 3. Impacto de la cacería en diversas regiones.

| Lugar | Distancia de influencia (km) | Grado de impacto |
|--------------|------------------------------|---|
| Suecia | 0-2.5 | Mayor |
| Calakmul | 6-12 | Sin datos |
| Cozumel | 0-1.5 | Mayor |
| Cozumel | 1.5-3 | Intermedio |
| Cozumel | Más de 3 | Bajo o nulo |
| Cozumel | 1.9 | Límite |
| Paraguay | 2.5 | Distancia hasta la que entran los cazadores |
| Paraguay | 0-10 | Impacto de la cacería |
| Paraguay | 0-3 | Mayor |
| Quintana Roo | 0-3 | Sin datos |



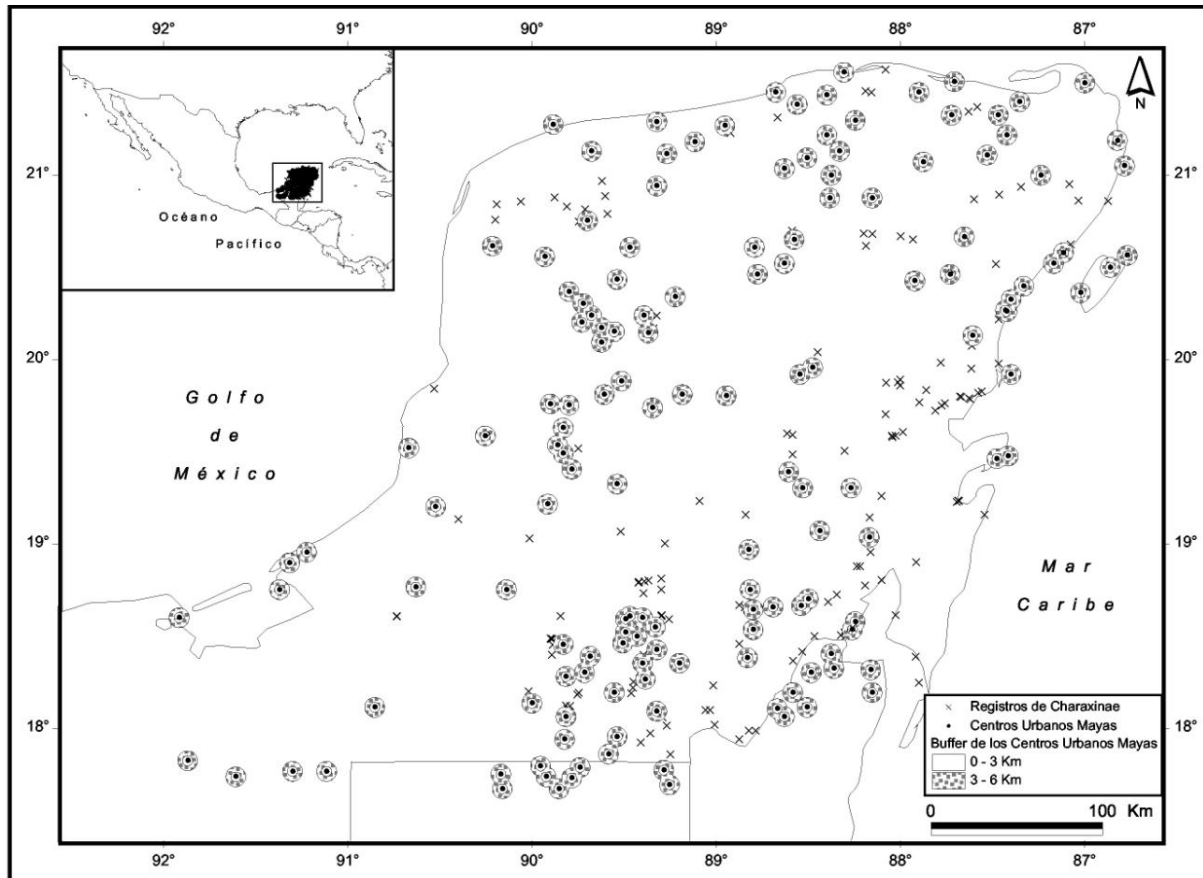


Figura 3. Distancia de los sitios de muestreo a los centros urbanos actuales (más de mil habitantes) y del periodo clásico maya (considerando las zonas arqueológicas de la PY como tales) más cercanos

Análisis de datos

De la base de datos generada para esta investigación se obtuvo una matriz de especies (23) por sitios (152) asociadas a las variables independientes, matriz a la que se hizo una reducción, eliminando las localidades con bajo esfuerzo de muestreo y las especies con una frecuencia de aparición de menos del 10%, según lo recomendado por Herrando-Pérez (2002). De la matriz reducida se obtuvieron dos más, una de 17 especies (columnas) por 151 sitios (filas) y otra de variables independientes (11 variables ambientales; columnas) por sitios (filas). Asimismo, la abundancia de la matriz de especies fue transformada (doble raíz cuadrada), mientras que los datos ambientales fueron estandarizados a valores mínimos-máximos de 0 a 1 (Herrando-Pérez 2002, Legendre y Legendre 1998).

Las dos matrices obtenidas (datos ambientales y de especies) fueron analizadas con un modelo multivariado de tipo canónico (programa *CANOCO ver. 4.5*; Gilliam y Saunder 2003). Sin embargo, Leps y Smilauer (2003) mencionan que los datos pueden comportarse de forma

lineal o unimodal y para determinar esto se aplicó un análisis distendido de correspondencia (DCA) a la matriz de especies para visualizar la longitud del gradiente la cual quedó en el umbral de tres y cuatro, por lo que se puede decir que los datos se están comportando de forma unimodal (Cuadro 4). Lo anterior indicó la necesidad de aplicar un análisis directo del gradiente, en este caso, un análisis canónico de correspondencia (CCA; Leps y Smilauer 2003).

Cuadro 4. Resumen del DCA para obtener la longitud del gradiente

| Ejes | 1 | 2 | 3 | 4 | Total de inercia |
|--|-------|-------|-------|-------|------------------|
| Eigenvalores | 0.303 | 0.236 | 0.097 | 0.059 | 1.331 |
| Longitud del gradiente | 3.472 | 3.561 | 3.671 | 4.343 | |
| % acumulado de la varianza de las especies | 22.7 | 40.5 | 47.8 | 52.2 | |

Para estimar cuáles son las variables independientes que explican mejor la distribución de las especies en la PY ($P = <0.05$) fue necesario correr el análisis una primera vez con todas las variables independientes. Con las variables seleccionadas se volvió a correr el análisis, lo que permitió establecer los patrones de distribución de los Charaxinae en la PY con los valores obtenidos y con la proyección de un diagrama de ordenación, procedimiento que ayudó a determinar las condiciones óptimas para la distribución de cada especie (Jongman *et al.* 1995, Leps y Smilauer 2003, Roberts y Wuest 1999, ter Braak 1986).

Bioindicadores

Para probar la utilidad de algunas especies selectas como indicadoras de la calidad de sus ambientes, se aplicó un análisis de varianza de una vía (relación entre la abundancia de las especies y la distancia a los centros urbanos).

Biogeografía histórica

A partir de registros puntuales de la distribución del grupo se llevó a cabo un análisis panbiogeográfico en el que para cada taxón se generó un trazo individual, mediante el programa ArcView y la extensión Trazos2004 (Rojas 2007), sin incluir las especies para las que sólo se contaba con un registro geográfico. Al obtener los trazos individuales a nivel mundial, no se observó conexión entre especies del Viejo y Nuevo Mundo (Brown *et al.* 2007, Wahlberg y Brower 2008); en consecuencia, se elaboraron trazos generalizados sólo para las especies americanas.

Con la información generada en los dos capítulos anteriores (biogeografía ecológica e histórica) se construyeron fichas diagnósticas, de tipo ecológico, sobre cada una de las especies de Charaxinae distribuidas en la PY (anexo 1); en ellas se presentan características

morfológicas distintivas del taxón, así como aspectos ecológicos, ambientales y fisiográficos, considerando las condiciones óptimas para cada especie, las cuales fueron obtenidas a partir del CCA. De igual forma, se representa su distribución en la península mediante mapas generados en *ArcView*.

Resultados

Obtención de registros de Charaxinae

Se obtuvo una base de datos de 22,124 registros binarios (presencia/ausencia), mismos que representan a 18 géneros y 519 especies de Charaxinae distribuidas en el mundo. Catorce de los géneros se distribuyen en el continente americano (304 especies neotropicales) y cuatro géneros en el Viejo Mundo (215 especies paleotropicales; Cuadro 5, Anexo 2).

Cuadro 5. Riqueza de Charaxinae en el mundo.

| Género | Región | Número de especies* |
|-----------------------|---------------|---------------------|
| <i>Agatasa</i> | Paleotropical | 1 |
| <i>Charaxes</i> | Paleotropical | 187 |
| <i>Polyura</i> | Paleotropical | 24 |
| <i>Prothoe</i> | Paleotropical | 3 |
| <i>Aenomorpha</i> | Neotropical | 1 |
| <i>Agrias</i> | Neotropical | 36 |
| <i>Anaea</i> | Neotropical | 9 |
| <i>Archaeoprepona</i> | Neotropical | 28 |
| <i>Coenophebia</i> | Neotropical | 1 |
| <i>Consul</i> | Neotropical | 23 |
| <i>Fountainea</i> | Neotropical | 30 |
| <i>Hypna</i> | Neotropical | 8 |
| <i>Memphis</i> | Neotropical | 111 |
| <i>Noreppa</i> | Neotropical | 2 |
| <i>Polygrapha</i> | Neotropical | 7 |
| <i>Prepona</i> | Neotropical | 35 |
| <i>Siderone</i> | Neotropical | 7 |
| <i>Zaretis</i> | Neotropical | 6 |
| Total | Paleotropical | 215 |
| | Neotropical | 304 |
| | Mundo | 519 |

*Para la región paleotropical, nivel especie; región neotropical, nivel subespecie.

Para la península de Yucatán se obtuvieron 14,210 registros cuantitativos (con valores de abundancia) para cada localidad documentada, correspondientes a ocho géneros y 23 especies (Cuadro 6; Anexo 1), de las cuales el 22% están registradas por Lamas *et al.* (2004) como Charaxinae neotropicales y el 56% de los Charaxinae para México por Vargas *et al.* (2008). Asimismo, se obtuvo un nuevo registro para la PY, *Memphis perenna perenna* (Godman & Salvin 1884).

Cuadro 6. Registros obtenidos (abundancia y riqueza) de Charaxinae de la PY.

| Fuente | Tipo | Especies | Individuos |
|--------------|--------------------|-----------|---------------|
| Campo | Abundancia | 14 | 3764 |
| Colección | Abundancia | 23 | 10,001 |
| Literatura | Presencia/ausencia | 19 | 445 |
| Total | | 25 | 14,210 |

Biogeografía ecológica

La reducción de la matriz original de especies (ver sección de métodos, análisis de datos) dio como resultado 17 especies con más del 10% de frecuencia de aparición (Cuadro 7; Anexo 3). Con dichas especies se corrió el CCA una primera vez (Cuadro 8a) y al aplicar la prueba de Monte Carlo, seis de las once variables independientes se seleccionaron, ya que cada una de ellas explicó más del 10% de la varianza ($F = 8.542$, $P = 0.001$; Cuadro 8 b y c). Estas seis variables se refieren a condiciones ambientales (temperatura y precipitación), geográficas (latitud, distancia a la costa del Caribe y altitud) y antrópicas (distancia a los asentamientos urbanos actuales; Cuadro 8b). Es importante mencionar que, al seleccionar las variables con mayor peso estadístico en la explicación de los patrones de distribución, se decidió incluir como parte del conjunto de variables independientes a la precipitación, aún cuando estrictamente no alcanzó a ser significativa ($F=1.742$, $P=0.0560$), ya que se ha demostrado que juega un papel prioritario en la distribución de la biota de la PY (Espadas-Manrique 2004, Pozo 2006, entre otros), además de regir de forma importante el ciclo de vida de las mariposas (de la Maza 1987, DeVries 1987).

Cuadro 7. Especies de Charaxinae utilizadas en el análisis canónico y su agrupación por patrones de distribución. Nomenclatura: los niveles de tribu y género siguen a Lamas *et al.* (2004); nivel de especie, orden alfabético; sistemática según Kristensen (1976)

| Tribu/especie | Abreviatura | Patrón* |
|--|-------------|---------|
| Anaeini | | |
| <i>Consul electra electra</i> | Cee | I |
| <i>Siderone syntyche syntyche</i> | Sss | III |
| <i>Siderone sp.</i> | Sg | V |
| <i>Z. callidryas</i> | Zc | II |
| <i>Z. ellos</i> | Ze | II |
| <i>Anaea troglodyta aidea</i> | Ata | IV |
| <i>Fountainea eurypyle confuse</i> | Fec | V |
| <i>F. glycerium yucatanum</i> | Fgy | III |
| <i>Memphis forreri</i> | Mf | V |
| <i>M. hedemanni</i> | Mh | I |
| <i>M. moruus boiduvai</i> | Mmb | I |
| <i>M. oenomais</i> | Mo | II |
| <i>M. pithyusa pithyusa</i> | Mpipi | IV |
| Preponini | | |
| <i>Archaeoprepona demophoon gulina</i> | Adg | I |
| <i>A. demophon centralis</i> | Adc | I |
| <i>Prepona laertes octavia</i> | Plo | I |
| <i>P. pylene piletas</i> | Ppp | I |

*Siguiendo el diagrama de ordenación.

Cuadro 8. Resumen del CCA: (a) % de variación (once variables independientes originales); (b) Prueba de Monte Carlo y reporte de la prueba de permutación; (c) % de variación (seis variables con $P < 0.05$).

| (a) | AX1 | AX2 | AX3 | AX4 | Total de inercia |
|--|--|--------------------|--------|--------|------------------|
| Eigenvalores | 0.207 | 0.101 | 0.031 | 0.027 | 1.331 |
| Correlación especies-variables ambientales | 0.833 | 0.671 | 0.564 | 0.492 | |
| % acumulativo de la varianza: | | | | | |
| Datos de especies | 15.5 | 23.1 | 25.5 | 27.5 | |
| Relación especies-variables ambientales | 51.6 | 76.8 | 84.5 | 91.3 | |
| Suma de los eigenvalores | | | | | 1.331 |
| Suma de los eigenvalores canónicos | | | | | 0.401 |
| Resumen de la prueba de Monte Carlo* | Prueba de significancia de los ejes canónicos: <i>Traza</i> = 0.388, <i>F</i> = 5.196, <i>P</i> = 0.001 | | | | |
| (b) | $\delta^2_m^{**}$ | $\delta^2_c^{***}$ | F | P | |
| Latitud | 0.152 | 0.152 | 19.253 | 0.0010 | |
| Distancia a la costa del Caribe | 0.115 | 0.267 | 16.023 | 0.0010 | |
| Temperatura | 0.030 | 0.298 | 4.309 | 0.0010 | |
| Distancia a los asentamientos urbanos actuales | 0.024 | 0.322 | 3.456 | 0.0010 | |
| Altitud | 0.016 | 0.337 | 0.337 | 0.0090 | |
| Precipitación | 0.012 | 0.349 | 1.742 | 0.0560 | |
| (c) | AX1 | AX2 | AX3 | AX4 | Total de inercia |
| Eigenvalores | 0.200 | 0.095 | 0.029 | 0.018 | 1.331 |
| Correlación especies-ambientales | 0.819 | 0.658 | 0.544 | 0.392 | |
| % de acumulación de la varianza: | | | | | |
| Datos de especies | 15.1 | 22.2 | 24.4 | 25.7 | |
| Relación especies-ambientales | 57.4 | 84.6 | 92.9 | 98.0 | |
| Suma de los eigenvalores | | | | | 1.331 |
| Suma de los eigenvalores canónicos | | | | | 0.349 |
| Resumen de la prueba de Monte Carlo* | Prueba de significancia de los ejes canónicos: <i>Traza</i> = 0.349, <i>F</i> = 8.542, <i>P</i> = 0.001 | | | | |

*999 permutaciones bajo el modelo completo; ** δ^2_m : varianza de especies; *** δ^2_c : varianza acumulada de especies.

Las seis variables independientes presentaron baja correlación entre sí mismas ($r < 0.41$), es decir, cada una tiene una fuerza explicativa propia en la distribución de cada especie o en la formación de patrones de distribución. Sin embargo, se observaron dos casos en los que hay alta correlación entre pares de variables: altitud y latitud ($r = -0.78$), puesto que la topografía más pronunciada se encuentra al sur de la PY, así como se observó una alta correlación negativa entre la distancia a la costa y la humedad, dado que los sitios más cercanos a la costa son más húmedos (Cuadro 9).

Cuadro 9. Matriz de correlación: (a) entre variables seleccionadas; (b) entre variables independientes y ejes de las especies del CCA.

| (a) | Humedad | Temperatura | DCC | Altitud | Latitud | DUS |
|-------------|----------------|----------------|---------|----------------|---------|--------|
| Humedad | 1.0000 | | | | | |
| Temperatura | -0.1085 | 1.0000 | | | | |
| DCC | -0.5190 | 0.2223 | 1.0000 | | | |
| Altitud | -0.1374 | -0.3178 | 0.4051 | 1.0000 | | |
| Latitud | -0.2410 | 0.2821 | -0.0933 | -0.7754 | 1.0000 | |
| DUS | -0.1923 | -0.1623 | 0.1629 | 0.3546 | -0.2412 | 1.0000 |
| (b) | EnviAx1 | EnviAx2 | | | | |
| Humedad | -0.5327 | 0.5064 | | | | |
| Temperatura | 0.5248 | -0.0905 | | | | |
| DCC | 0.4605 | -0.8126 | | | | |
| Altitud | -0.5388 | -0.7561 | | | | |
| Latitud | 0.7991 | 0.4889 | | | | |
| DUS | -0.2285 | -0.5292 | | | | |

DCC: Distancia a la costa del Caribe; DUS: Distancia a los asentamientos humanos; las negritas representan los valores más altos (mayores de 0.5).

La gráfica de ordenación muestra un gradiente de distribución de riqueza y abundancia definido por la latitud, topografía (altitud) y precipitación. La mayor diversidad resultó asociada a sitios ubicados al sur de la península (17 °N-18 °N) y con topografía pronunciada (200-300 m; Figura 4). El norte de la PY (zona más seca y de topografía plana) resultó poco diverso, con abundancia de dos especies (*Memphis pithyusa pithyusa* y *Anaea troglodita aidea*; Figura 4 a, b; Cuadro 9b). Finalmente, con el diagrama de ordenación se pudieron establecer cinco patrones de distribución, cada uno de ellos formado por especies de Charaxinae agrupadas por las condiciones ambientales que favorecen su distribución (Figura 4c; Anexos 1 y 3).

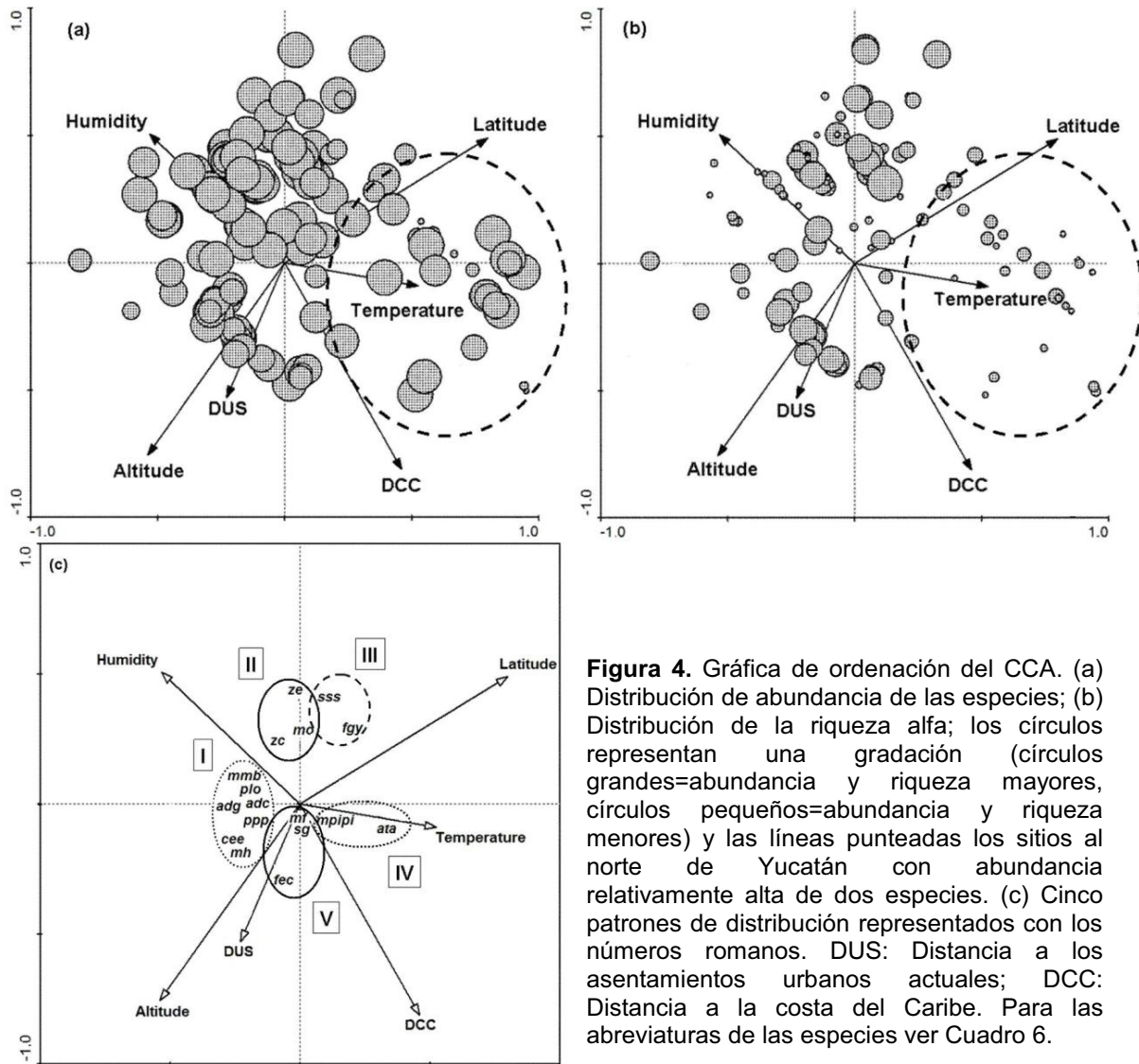


Figura 4. Gráfica de ordenación del CCA. (a) Distribución de abundancia de las especies; (b) Distribución de la riqueza alfa; los círculos representan una gradación (círculos grandes=abundancia y riqueza mayores, círculos pequeños=abundancia y riqueza menores) y las líneas punteadas los sitios al norte de Yucatán con abundancia relativamente alta de dos especies. (c) Cinco patrones de distribución representados con los números romanos. DUS: Distancia a los asentamientos urbanos actuales; DCC: Distancia a la costa del Caribe. Para las abreviaturas de las especies ver Cuadro 6.

El patrón I está formado por especies de los géneros *Archaeoprepona*, *Prepona*, *Consul* y *Memphis*, cuya distribución puede estar determinada por la topografía (altitud) y la precipitación (Cuadro 7; Figura 4c), con la observación de que las especies de este patrón de distribución se desarrollan mejor en sitios con humedad alta (1000-1500 mm de precipitación) y topografía marcada (204-261 m); asimismo, sus mayores abundancias se observaron el sur de la PY (17°N-18 °N), en áreas con temperaturas bajas (22-24 °C), con poca influencia de asentamientos urbanos y en el rango de los 0-237 m de distancia a la costa del Caribe (Figuras 5, 6; Anexos 1, 3).

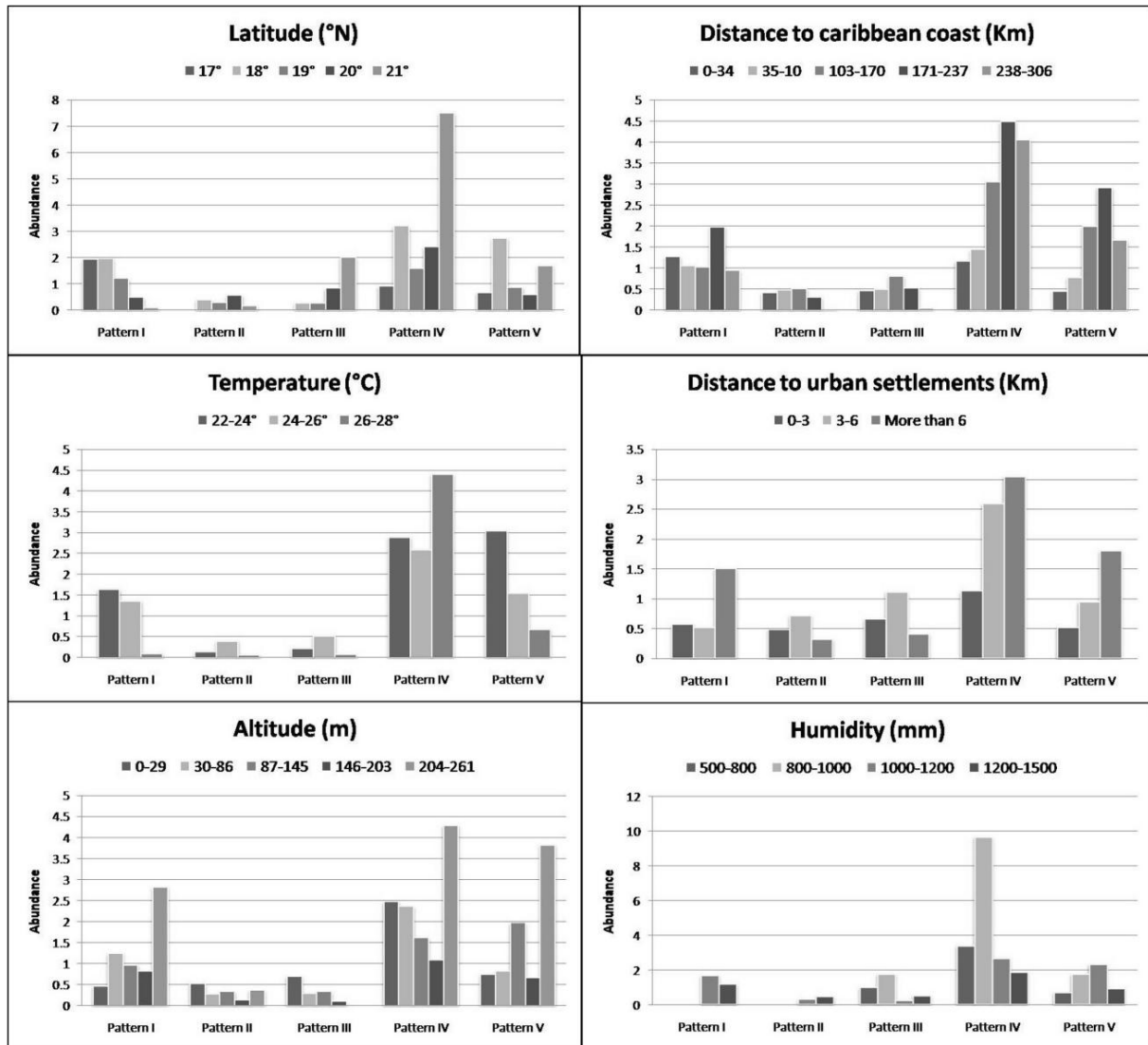


Figura 5. Patrones de distribución de Charaxinae de acuerdo a las seis variables independientes obtenidas del CCA. Se muestra el promedio de las abundancias transformadas a raíz cuadrada.

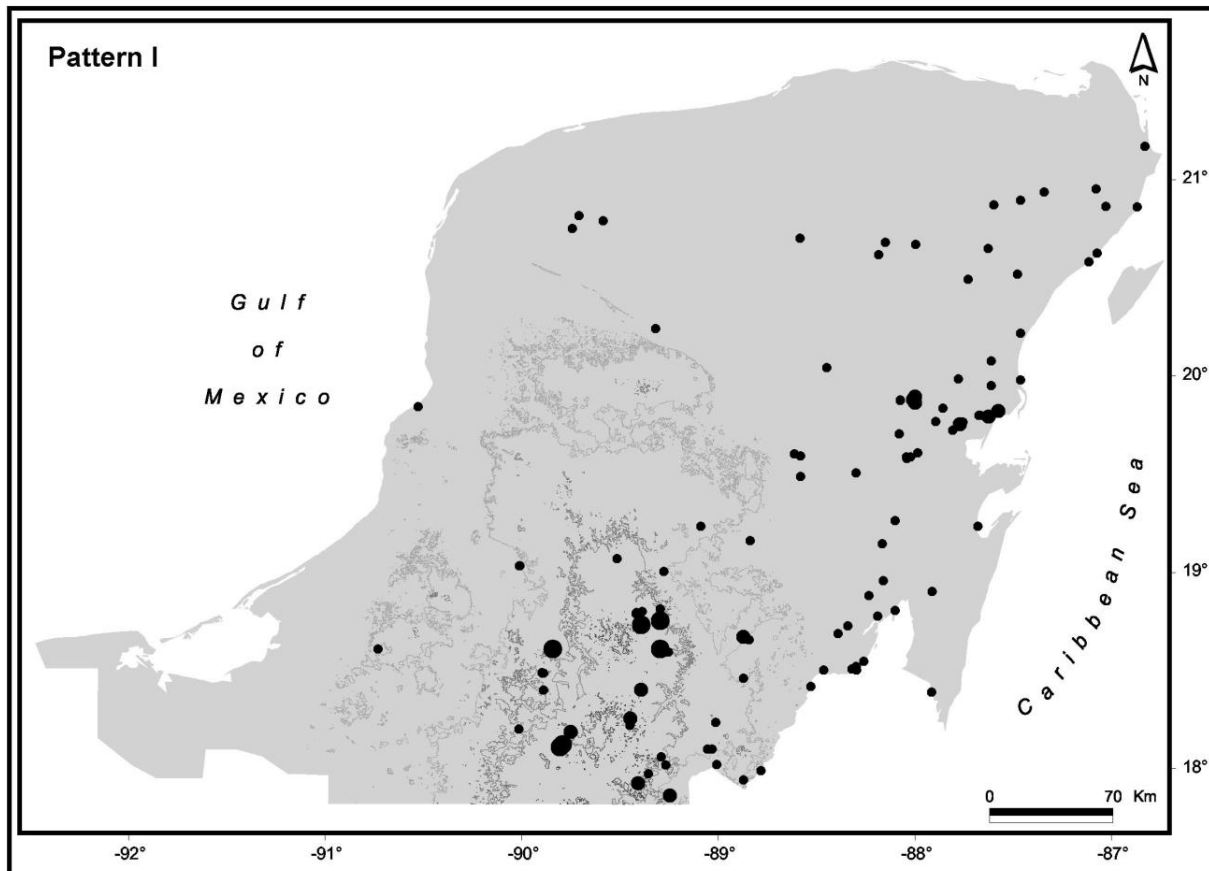


Figura 6. Patrón de distribución I, regido principalmente por la altitud (los círculos negros representan una gradación de abundancia [abundancia proporcional al diámetro de los círculos]; las líneas grises representan la topografía de la PY).

Cinco especies siguen los patrones de distribución II y III (Cuadro 7); su distribución está marcada principalmente por humedad relativamente alta (a partir de los 1000 mm), aunque se distribuyen hacia la parte norte de la PY (20°-21°N). Ambos patrones cubren sitios cercanos a la costa del Caribe, así como distancias intermedias a los centros urbanos (Figuras 4(c) y 5); sin embargo, lo que los diferencia es que las especies del patrón II prefieren sitios de temperaturas bajas (22°-26 °C), mientras que las especies del patrón III tienen sus óptimos en el rango de 24-28°C (Figuras 7 y 8).

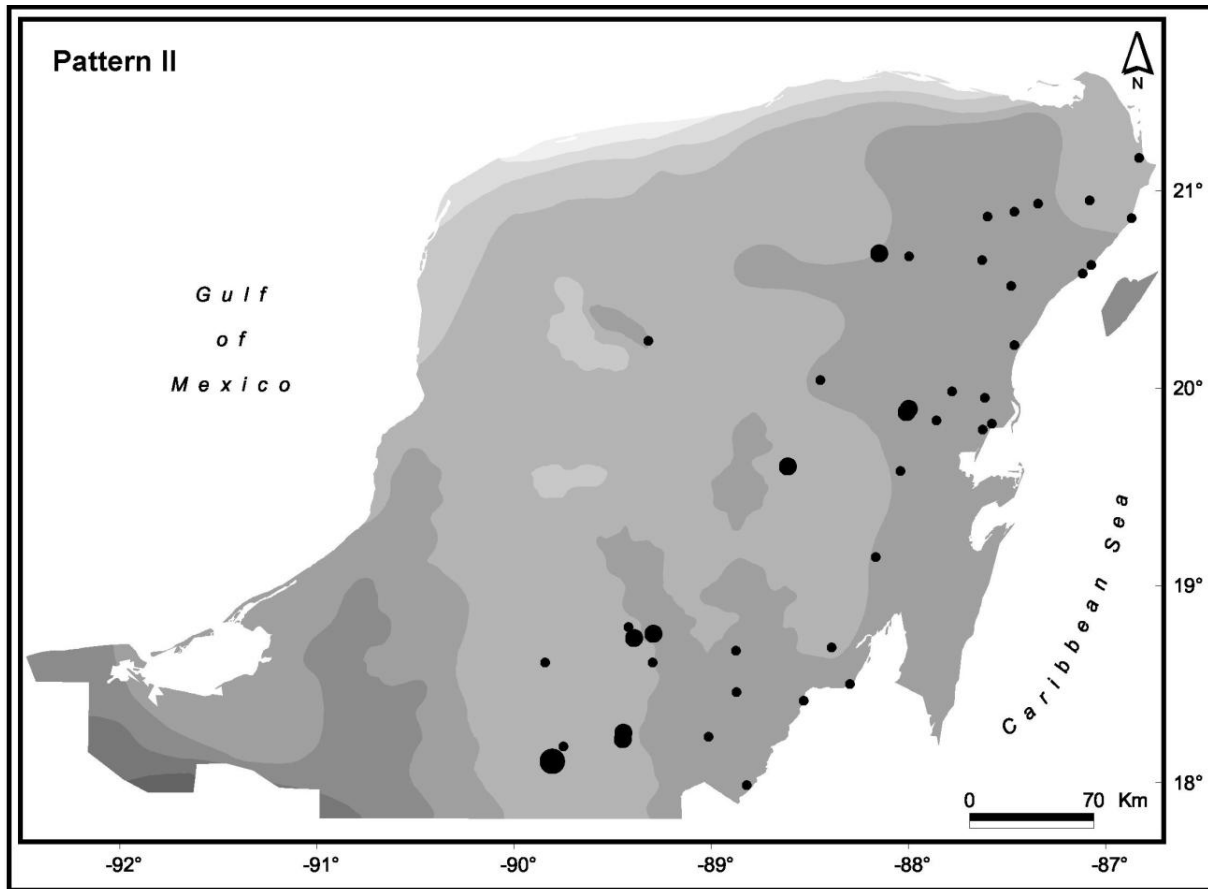


Figura 7. Patrón de distribución II referido a la humedad (las bandas en grises representan las isoyetas de la PY; 600-800 mm o gris claro a 1200-1500 mm o gris oscuro; los círculos negros representan una gradación de abundancia [círculos pequeños menor abundancia, círculos grandes mayor]).

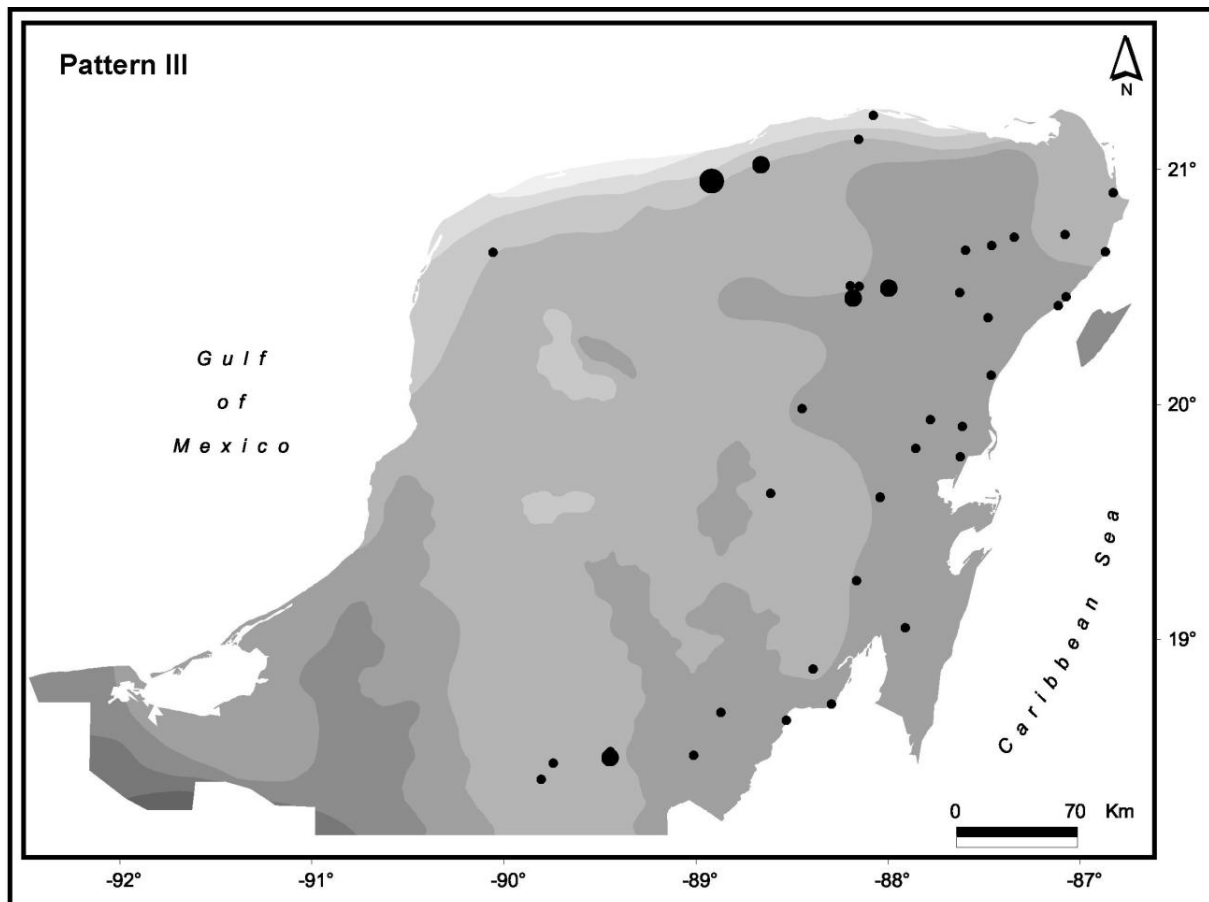


Figura 8. Patrón de distribución III referido a la humedad (las bandas en grises representan las isoyetas de la PY; 600-800 mm o gris claro a 1200-1500 mm o gris oscuro; los círculos negros representan una gradación de abundancia [círculos pequeños menor abundancia, círculos grandes mayor]).

Anaea troglodyta aidea y *Memphis pithyusa pithyusa* siguieron el patrón de distribución IV, para el que la variable ambiental de mayor influencia fue la temperatura (26-28°C; figura 4c); otras condiciones favorables para estas especies fueron el incremento en los valores de latitud (19°-21°N), sitios lejanos a la costa del Caribe (171-306 km) y cercanos a los asentamientos humanos (0-3 km), así como humedad baja (isoyeta 800-1000 mm; Figuras 5 y 9); en general, estas dos especies se distribuyen en sitios con topografía tenue o nula, aunque se observó que una población de *M. p. pithyusa* exhibió abundancia alta en sitios con topografía marcada, es decir, 39% de los individuos registrados de esta especie se encuentran a 204-261 m de altitud (Figuras 4a y 5).

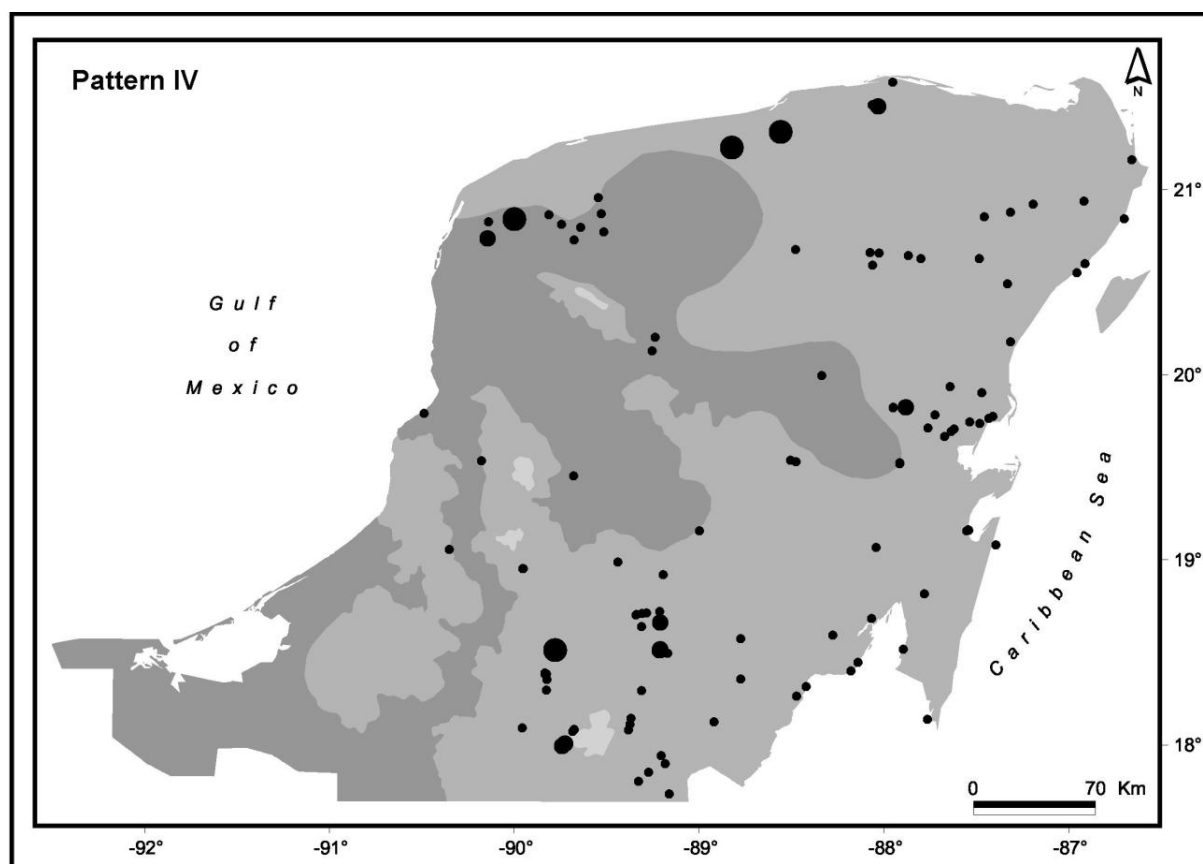


Figura 9. Patrón de distribución IV referido a la temperatura (bandas más oscuras, mayor temperatura [26°-28°C]; los círculos negros representan una gradación de abundancia [círculos pequeños menor abundancia, círculos grandes mayor]).

Cuatro especies quedaron incluidas en el patrón V (Cuadro 7), mismo que quedó definido principalmente por la distancia a los asentamientos humanos (a más de 6 km; Figura 4c); asimismo, los óptimos de estas especies se dan en sitios alejados de la costa, en altitudes de 204-261 m, precipitación de 800-1200 mm y temperaturas bajas (22-24 °C; Figuras 5 y 10). Este grupo de especies tiende a distribuirse hacia el norte de la PY, siendo *Siderone* y *F. confusa* las que siguen este patrón, pero *M. forreri* muestra abundancias altas hacia las puntas de la península, con un decremento hacia las latitudes medias (Figura 4a).

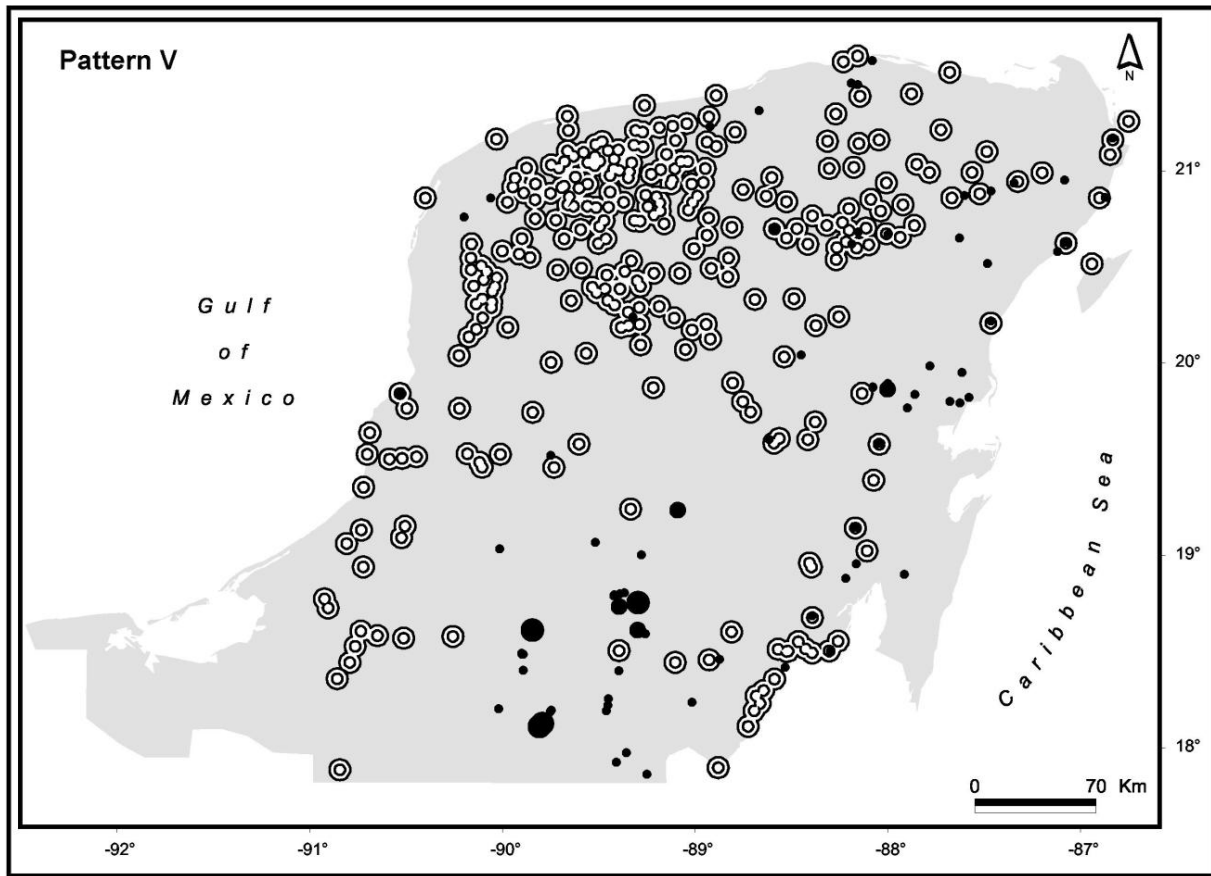


Figura 10. Patrón de distribución V: Influencia de asentamientos urbanos (centro de los búferes). Anillos blancos pequeños=0-3km de distancia; anillos blancos grandes=3-6 km; los círculos negros representan una gradación de abundancia [abundancia proporcional al diámetro de los círculos].

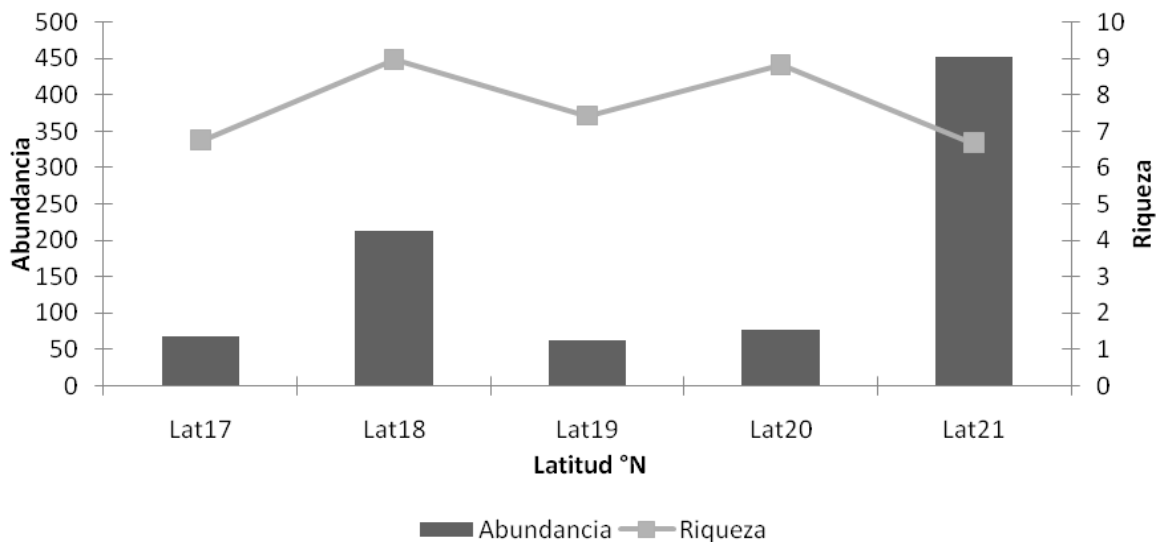


Figura 11. Distribución latitudinal de la riqueza y abundancia de Charaxinae de la PY.

Ahora bien, aunque, como acaba de detallarse, el análisis canónico de ordenación encontró un efecto significativo de la latitud como variable geográfica sobre la diversidad (ver Cuadro 8), una gráfica simple por grados de latitud muestra que respecto a la riqueza no hay una tendencia clara, mientras que para la abundancia si lo hay, con un decremento de la misma hacia las latitudes medias (Figura 11).

Bioindicadores

Como una aplicación práctica de los resultados anteriores, especialmente los de índole ecológica, en este trabajo también se detectaron y confirmaron algunas especies como bioindicadores del estado de conservación de la vegetación, las cuales pueden ser incluidas en planes de manejo; por ejemplo, las especies que siguen los patrones de distribución I, IV y V pueden indicar que la vegetación está en buen estado de conservación, ya que presentaron una preferencia por sitios alejados de los asentamientos urbanos. Se encontró que cinco de las especies pudieran realmente estarse comportando como indicadoras (*A. d. gulina*, *M. forreri*, *M. m. boisduvali*, *M. p. pithyusa* y *P. l. octavia*), todas ellas con un valor de $p < 0.05$; asimismo, *A. d. centralis* y *M. oenomais* obtuvieron un valor estadísticamente confiable para incluirlas dentro de este grupo de indicadoras (Cuadro 11; Figura 14).

Cuadro 11. Análisis de varianza para las especies de Charaxinae indicadoras del estado de conservación de la vegetación.

| F.V. | SC | gl | M | F | P |
|---|--------------|-----------|------|-------|--------|
| <i>Archaeopreona demophon centralis</i> | | | | | |
| Modelo | 4.06 | 1 | 4.06 | 7.74 | .0071 |
| Distancia | 4.06 | 1 | 4.06 | 7.74 | .0071 |
| Error | 32.52 | 62 | 0.52 | | |
| Total | 36.58 | 63 | | | |
| <i>A. demophon gulina</i> | | | | | |
| Modelo | 6.34 | 1 | 6.34 | 16.38 | .0002 |
| Distancia | 6.34 | 1 | 6.34 | 16.38 | .0002 |
| Error | 22.44 | 58 | 0.39 | | |
| Total | 28.78 | 59 | | | |
| <i>Memphis forreri</i> | | | | | |
| Modelo | 2.24 | 1 | 2.24 | 4.63 | .0355 |
| Distancia | 2.24 | 1 | 2.24 | 4.63 | .0355 |
| Error | 29.51 | 61 | 0.48 | | |
| Total | 31.75 | 62 | | | |
| <i>Memphis moruus boisduvali</i> | | | | | |
| Modelo | 2.60 | 1 | 2.60 | 6.52 | .0136 |
| Distancia | 2.60 | 1 | 2.60 | 6.52 | .0136 |
| <i>M. oenomais</i> | | | | | |
| Modelo | 0.40 | 1 | 0.40 | 9.08 | 0.0054 |
| Distancia | 0.40 | 1 | 0.40 | 9.08 | .0054 |
| Error | 1.22 | 28 | 0.04 | | |
| Total | 1.62 | 29 | | | |
| <i>M. p. pithyusa</i> | | | | | |
| Modelo | 4.38 | 1 | 4.38 | 3.96 | .0510 |
| Distancia | 4.38 | 1 | 4.38 | 3.96 | .0510 |
| Error | 68.54 | 62 | 1.11 | | |
| Total | 72.92 | 63 | | | |
| <i>Prepona laertes ocatavia</i> | | | | | |
| Modelo | 2.04 | 1 | 2.04 | 9.15 | 0.0040 |
| Distancia | 2.04 | 1 | 2.04 | 9.15 | 0.0040 |
| Error | 10.48 | 47 | 0.22 | | |
| Total | 12.52 | 48 | | | |

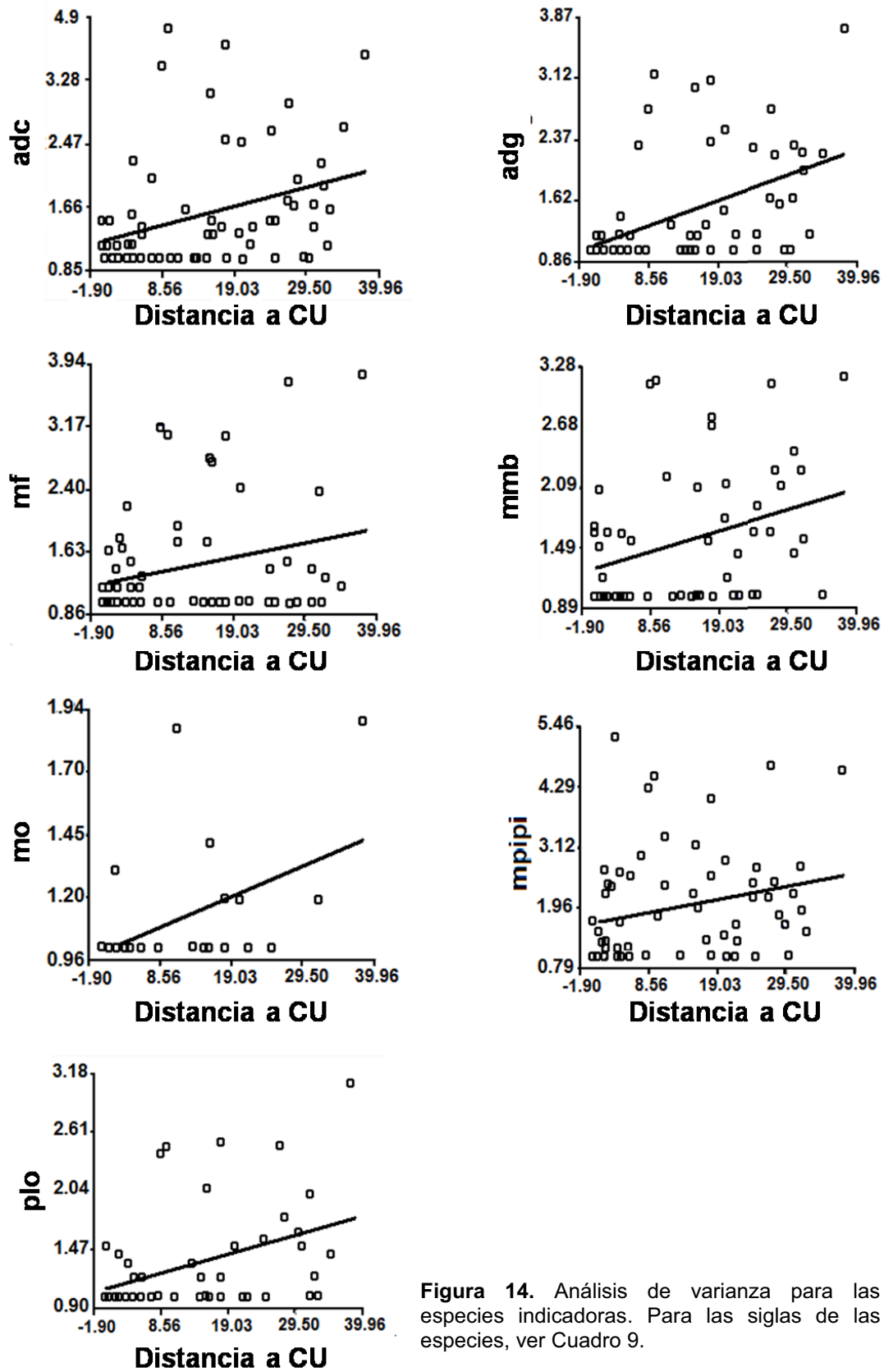


Figura 14. Análisis de varianza para las especies indicadoras. Para las siglas de las especies, ver Cuadro 9.

Biogeografía histórica

La base de datos obtenida para esta fase del análisis quedó conformada por 22,124 registros, los cuales representan a 519 especies de Charaxinae distribuidas en 18 géneros, catorce de los cuales son americanos (304 especies neotropicales) y cuatro paleotropicales (215 especies; Cuadro 5; Anexo 2). Con estos datos se generaron 396 trazos individuales, en los que no se observó una conexión entre taxones del Viejo y Nuevo Mundo, por lo que a continuación se presentan resultados obtenidos para el continente americano, con énfasis en la PY. De esta forma, con las 304 especies neotropicales se generaron 226 trazos individuales (los otros 78 no fueron considerados para la construcción de los trazos generalizados por no coincidir con algún otro trazo individual o por presentar distribución restringida). Con estos trazos individuales se obtuvieron 17 generalizados, siete de los cuales se distribuyen sólo en Sudamérica, cuatro se introducen hacia Centroamérica-México (uno de ellos sólo se encuentra en el Pacífico mexicano, a lo largo de la Sierra Madre del Sur), dos a las Antillas, uno hacia Norteamérica y dos a la PY (Cuadro 10).

Cuadro 10. Trazos generalizados de Charaxinae.

| Trazo | Ubicación | # de especies |
|-------|---|---------------|
| I | Centro-Sur América | 85 |
| II | Centro-Sur América | 27 |
| III | Sudamérica | 15 |
| IV | Sudamérica-Las Antillas | 10 |
| V | Centro-Sur América | 6 |
| VI | Sudamérica (Norte del Amazonas) | 5 |
| VII | Sudamérica | 3 |
| VIII | Cuba-Las Antillas | 4 |
| IX | Sudamérica (Centro del Amazonas) | 11 |
| X | Sudamérica | 4 |
| XI | Sudamérica (Sur del Amazonas) | 2 |
| XII | Norteamérica (Centro de USA) | 3 |
| XIII | Sudamérica (Este del Amazonas) | 3 |
| XIV | Centro-Sur América | 2 |
| XV | Golfo de México (Sierra Madre del Sur) | 9 |
| XVI | Centro-Sur América-México (Océano Pacífico y Golfo de México) | 33 |
| XVII | Centro-Sur América-México (Golfo de México) | 4 |

Trazo generalizado XVI.- Se formó con 33 especies de seis géneros (*Prepona*, *Memphis*, *Fountainea*, *Hypna*, *Zaretis* y *Siderone*; Cuadro 10); este trazo proviene de Sudamérica (Bolivia, Perú, Ecuador y Colombia), con una rama que se proyecta hacia Venezuela y otra hacia Centroamérica, cruzando por Nicaragua, El Salvador y Guatemala. En Guatemala, el trazo se bifurca con una línea que va hacia el centro de México (base de la “Y” biogeográfica mexicana explicada en la sección de marco teórico), en donde el trazo corre por ambas vertientes (Pacífico y Golfo) y sube hasta la zona de transición entre las regiones Neotropical y Neártica, llegando por el lado del Pacífico hasta Sonora y por el del Golfo penetra a EU por Texas. En cuanto a su invasión a la PY, presenta una rama que rodea el centro de la Península por la costa del Caribe, llegando hasta el norte de Yucatán (Figura 12); el fragmento de este trazo generalizado que penetra a la PY descansa sobre terrenos que datan del Plioceno.

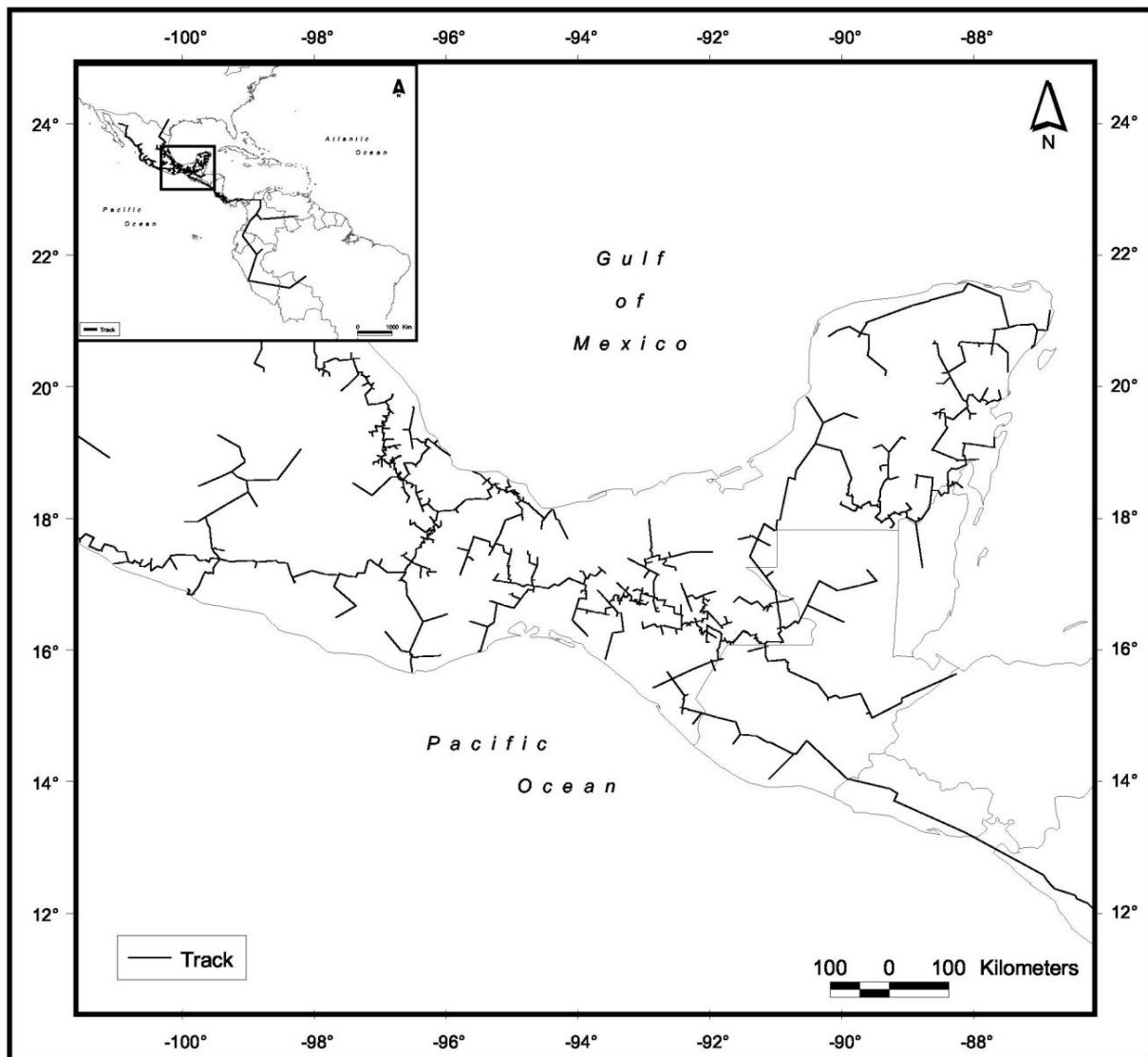


Figura 12. Trazo generalizado XVI de los Charaxinae.

Trazo generalizado XVII.- Se formó con cuatro especies de dos géneros (*Memphis* y *Fountainea*; Cuadro 10). Este trazo se origina en Ecuador-Colombia-Venezuela (norte del Amazonas); en la base de la “Y” biogeográfica mexicana se divide, con la rama que penetra a la PY, por la sierrita de Ticul, sobre terrenos del Eoceno; la otra rama sube por el Golfo de México y cruza hacia el lado del Océano Pacífico por la depresión del Balsas (Figura 13). La especie *F. halice maya*, incluida en este trazo generalizado, es endémica de la PY (Vargas *et al.* 2006).

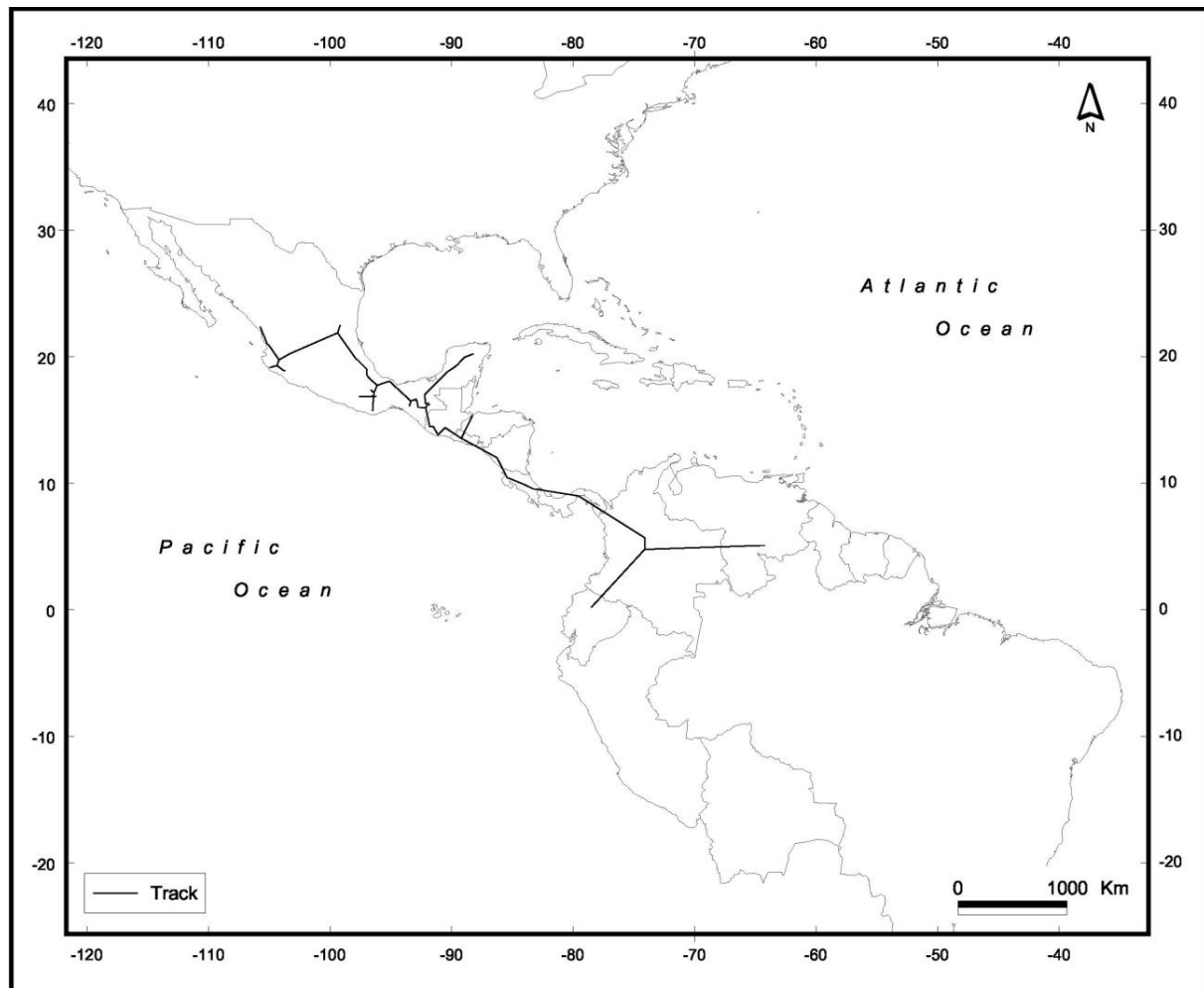


Figura 13. Trazo generalizado XVII de los Charaxinae.

Discusión

Los Charaxinae son de origen tropical y en el Nuevo Mundo pudieron haberse originado en América del Sur, donde, por vicarianza, cuatro géneros se quedaron como endémicos; los demás géneros invadieron Mesoamérica durante el Plioceno, periodo en el que surgió el istmo de Panamá, que facilitó el intercambio de biota entre Norte y Sudamérica. De esta forma, los cuatro trazos generalizados obtenidos para Sudamérica corresponden a los reinos bióticos propuestos por Morrone (2001), principalmente al Antillano y al Amazónico, y entre las especies que los conforman están los cuatro géneros endémicos para esta región (*Aenomorpha splendida*, *Coenopheblia archidona*, *Noreppa chromus chromus*, *N. chromus priente* y seis especies de *Polygrapha*).

La formación de estos trazos netamente sudamericanos, con la presencia de géneros endémicos, pudo deberse a procesos vicariantes. Uno de ellos fue el surgimiento de los Andes:

si bien esta cadena montañosa se formó a lo largo de diferentes períodos geológicos, fue durante el Cretácico y principios del Paleoceno que se establecieron las porciones de tierra de mayor tamaño (Viloria 2003), impidiendo así el posible avance de estas especies hacia Centroamérica y México. Asimismo, al sobreponer los trazos aquí obtenidos en mapas de refugios forestales, se observa que los trazos generalizados sudamericanos tienen una relación con los 25 refugios forestales del Cuaternario propuestos para esta región, los cuales pudieron haberse formado durante la fragmentación de la selva tropical, propiciada por los cambios climáticos ocurridos en ese período geológico (Heppner 1991), de tal forma que estos refugios pudieron haber favorecido la distribución de estos taxones endémicos. La fauna de Charaxinae en Centroamérica-México sigue un patrón propiamente neotropical (Morrone 2005).

En cuanto a la fauna mexicana de Charaxinae se encontró que es de origen propiamente mesoamericano, carente de elementos antillanos, como se ha propuesto para otras biotas (Miller y Miller 2001); esta distribución se ajusta a los cinco subpatrones que han sido planteados para la “Y” biogeográfica neotropical (Neotropical, Pacífico, Pacífico Norte, Pacífico Sur, Golfo de México y Chiapas; Luis-Martínez *et al.* 2006, Morrone 2001), pero ninguno de estos patrones ya propuestos incluye a la PY, por lo que una contribución importante de este trabajo es que se proponen dos subpatrones adicionales para la “Y” biogeográfica, los cuales equivalen a los dos trazos generalizados aquí obtenidos. Aunque se habían observado anteriormente modelos de distribución similares (Contreras-Medina y Elosa-León 2003, Luis-Martínez *et al.* 2006, Trujano-Ortega 2004), no se había propuesto como tal la inclusión de estas invasiones a la PY como parte de algún patrón de la fauna neotropical mexicana, por lo que con este trabajo y los ya mencionados se puede establecer que dentro del patrón neotropical de distribución, además de los cinco subpatrones ya propuestos, hay dos más que penetran a la PY, ambos neotropicales: el de la costa del Caribe y el de la Sierrita de Ticul.

Asimismo, se observó que especies del trazo generalizado XVI (*Memphis forreri*, *M. p. pithyusa* y *Anaea troglodyta aidea*) se extienden hasta la Zona de Transición Mexicana, situación ya mencionada por otros autores para diferentes grupos biológicos (Halffter *et al.* 1995, Morrone y Márquez 2001). Aun cuando la porción del trazo que penetra a la zona Neártica es relativamente corta (base de Sonora por el Pacífico y hasta Texas por el golfo), es notable que la fauna de Charaxinae esté formada únicamente por elementos neotropicales, siendo estos los que invaden otras zonas biogeográficas. Por otro lado, el hecho de haber realizado un trabajo a nivel continental permitió conocer la continuidad de esta “Y” hacia Centro y Sudamérica, es decir, que la fauna de esta “Y” mexicana proviene del componente biótico

establecido en Centro-Sudamérica. Por su parte, los dos trazos generalizados (XVI y XVII) forman un nodo en la Sierra Madre Oriental, a la altura de Tamaulipas, nodo documentado para otros grupos taxonómicos (Contreras-Medina y Eliosa-León 2003, Escalante *et al.* 1993, Trujano-Ortega 2004, Yáñez-Ordóñez *et al.* 2008).

De las especies que entraron a Centroamérica, 23 invadieron la península de Yucatán en diferentes tiempos y por diferentes lugares geográficos; la primera invasión (Trazo XVII) penetró por la Sierrita de Ticul, posiblemente en la transición Mioceno-Plioceno; la segunda entró por la costa del Caribe, al parecer durante el Plioceno, por lo cual queda refutada la hipótesis del origen de la composición faunística de los Charaxinae de la PY que en este trabajo se planteó, en la que se menciona que los Charaxinae de esta región, provenientes de Mesoamérica, eran origen de una sola invasión. Ambas invasiones pudieron depender de los eventos de emersión-inmersión ocurridos en la PY desde su surgimiento como península (Plioceno), es decir, cuando emerge como tal la masa continental se favorece el establecimiento de esta primer fauna de Charaxinae, algo ya documentado para otros grupos taxonómicos (Álvarez y Morrone 2004 [aves], Schmitter-Soto 2002, Strecker *et al.* 2004 [linajes de peces del género *Astyanax*], Yáñez-Ordóñez *et al.* 2008 [abejas]).

El trazo XVII pudo invadir la PY desde el Plioceno temprano o desde la transición Mioceno-Plioceno, ya que la emersión total de esta región por donde penetra (Sierrita de Ticul) data de ese entonces; en este sentido, autores como Morrone (2005) han mencionado que la evolución de la fauna neotropical está marcada por eventos vicariantes asociados con la emersión de los istmos de Tehuantepec y de Panamá, ocurridos durante el Mioceno (López 2003, Toledo 1995), por lo que la fauna de este trazo podría incluso datar de esa fecha; además, en este trazo se observaron especies que cruzan del Atlántico al Pacífico, a la altura del Eje Neovolcánico y de la depresión del Balsas, intercambio entre ambos lados ya registrado con anterioridad (Hoffmann 1936 [fauna], Pérez *et al.* 2001 [vegetación]) y que ha marcado la diversidad de estas zonas, principalmente la de la depresión del Balsas.

Por su parte, la línea costera del Caribe fue estableciéndose de forma tardía, hasta que en el Pleistoceno alcanzó su condición actual. En ese periodo ocurre la segunda invasión de Charaxinae a la PY. Antes de dicha época resulta difícil pensar en el establecimiento de los Charaxinae en la península, ya que entre el Paleoceno y el Oligoceno estos eventos de emersión-inmersión de las tierras de la PY fueron mucho más persistentes, con periodos de total o casi total inmersión (ej. durante el Eoceno medio). Considerando además el estrecho vínculo entre la presencia de las plantas hospederas y la distribución de estas mariposas, se infiere que para su desarrollo era necesario el establecimiento de las especies vegetales. Este

proceso puede extrapolarse a lo ocurrido para la segunda invasión (línea de costa caribeña), región que siguió sufriendo eventos de regresión y transgresión hasta la transición Plioceno-Pleistoceno (dos millones de años aproximadamente), donde ya se estableció bajo las condiciones en las que se le observa en la actualidad (Suárez-Morales 2003).

En los párrafos anteriores se empató la edad (máxima) de los trazos generalizados con la edad de la emersión de la PY, pero es importante tener en cuenta que, aún cuando hubo períodos secos o húmedos y vegetación seca o tropical a lo largo de la historia evolutiva de la PY, no es sino hasta hace aproximadamente 10 mil años que la selva tropical de la región es cuando se establece como tal y considerando que elementos de esta composición vegetal son hospederos de estas mariposas, podría esperarse que esta fauna de mariposas sea de origen mucho más reciente, lo que permite inferir que esta fauna está fuertemente influenciada por lo ocurrido en el Holoceno, como se ha demostrado para otros grupos biológicos (p. ej. especies endémicas de la PY; Espadas-Manrique 2004), sin dejar de lado la idea que posiblemente en “refugios” de la península pudieron haberse ido estableciendo los Charaxinae que en la actualidad vuelan en la zona.

Asimismo, se esperaba que esta biota tuviera influencia de las Antillas, es decir, algún o elemento proveniente de estas islas. Durante algún tiempo se propuso que la entomofauna del Caribe (en la que se incluía a la de la PY) tenía elementos tanto mesoamericanos como antillanos, dándole un peso importante a este último (ej. Estrada-Loera 1991), pero con estudios recientes, en los que se incluye esta investigación, se ha comprobado que el elemento de mayor importancia en la composición de la fauna peninsular es el mesoamericano (Espejel 1987). De igual forma, ya otros autores habían mencionado que la fauna de esta región provenía de diferentes invasiones espaciales y temporales, todas ellas desde Mesoamérica (Schmitter-Soto 2002, Strecker *et al.* 2004, Yáñez-Ordóñez *et al.* 2008).

La fauna de Charaxinae de la PY se conforma por diversos elementos bióticos, espaciales y temporales, los cuales son también reflejo de la biogeografía de la vegetación de la península. Esto se puede corroborar al observar la distribución de seis géneros que proveen de alimento a las larvas de estas especies (*Caesaria* [Flacourtiaceae], *Croton* [Euphorbiaceae], *Inga* [Fabaceae], *Piper* [Piperaceae], *Swartzia* y *Pithecellobium* [Leguminosae]; Espejel 1987); asimismo, en el trabajo de Estrada-Loera (1991) se señala que plantas hospederas de estas mariposas (*Caesaria nitida*, *Piper yucatanense* y *Swartzia cubensis*) presentan patrones de distribución similares a los Charaxinae. Lo anterior se puede ver reflejado en los mapas de distribución presentados en el Anexo 1.

Una vez establecidos los Charaxinae en la PY, se fueron distribuyendo en la zona de acuerdo con las condiciones bióticas y abióticas de la región, mismas que modelaron el arreglo actual del grupo. Su distribución se dio principalmente por el gradiente ambiental de la región y se vio influida en mayor medida por condiciones relacionadas con la geografía y características ambientales actuales. En el diagrama de ordenación se puede observar el claro gradiente, marcado por la humedad y la temperatura, que siguen estas mariposas, con mayor diversidad hacia el sur.

Sin embargo, los Charaxinae de la PY presentaron cinco patrones de distribución biogeográfica según las preferencias de hábitat de cada especie. Por ejemplo, dos grupos (patrones II y III) se ajustan a la división de la región en dos provincias bióticas (Petén y Yucateca). Otras tuvieron tendencia hacia sitios de mayor humedad (patrón I). Se establece en este trabajo que su ámbito de distribución es por encima de los 1000 mm de precipitación. Por su parte, se determinó que aunque *A. troglodyta aidea* y *M. p. pithyusa* son de amplia distribución, tienden a comportarse de forma oportunista en ambientes adversos para otras especies de Charaxinae. Este comportamiento de requerimientos particulares para su desarrollo facilita que ciertas especies se puedan utilizar como bioindicadores del estado de conservación de la vegetación: se encontró en este trabajo que siete de las 23 especies de Charaxinae para la PY pueden ser incluidas en planes de manejo como indicadores de ambientes conservados.

Estudios en la península de Yucatán han demostrado que la distribución actual de la vegetación responde principalmente a los eventos ocurridos durante el Terciario, período en el que las condiciones climáticas fueron sobre todo tropicales (Orellana *et al.* 2003); sin embargo, para otros taxones (ej. Espadas-Manrique *et al.* 2003 [especies vegetales endémicas de la PY], Lee 1980 [lagartijas de la PY]), la distribución está determinada por la heterogeneidad ambiental actual, escenario obtenido en este trabajo para los Charaxinae, en el cual las variables independientes de mayor peso estadístico respecto de la distribución del grupo son factores ambientales (humedad y temperatura), geográficos recientes (latitud, topografía, distancia a la costa del Caribe y distancia) y antrópicos (distancia a los centros urbanos actuales).

Algunos autores han documentado que los gradientes geográficos y ambientales, en las penínsulas, tienen la influencia del llamado, precisamente, “efecto península” (Kocher y Williams 2000, Murray *et al.* 1999). En este estudio se observó que la latitud, como medida de dicho efecto (Bussing 1976), presentó relación con la riqueza, de acuerdo con los resultados del análisis canónico. Sin embargo, la riqueza por grados de latitud se presentó de forma relativamente homogénea a lo largo de la PY, lo que refuta o al menos cuestiona el efecto peninsular como tal, confirmando con ello que los patrones de distribución de los Charaxinae en

la PY se deben principalmente a condiciones ecológicas y ambientales; lo anterior ya se había observado para otras faunas de mariposas neotropicales (Brown 1987 [Baja California], Brown y Opler 1990 [Florida], Martin y Gurrea 1990 [península Ibérica], Simpson 1964 [Norteamérica]). Por el contrario, en la lepidopterofauna neártica de estas tres penínsulas sí operó este efecto peninsular, con un gradiente de riqueza a lo largo de las penínsulas.

En lo que respecta a la abundancia, tendió a ser elevada hacia ambas puntas de la PY, con una disminución hacia las latitudes medias. Una de las razones de este efecto podría ser que en esta zona intermedia se tiene un ecotono o zona de transición entre las dos subregiones de la PY (seca y húmeda; Lee 1980); se ha documentado que en estas zonas de transición se pueden dar condiciones especiales para la fauna de un lugar, pudiendo favorecer su desarrollo (Seib 1980) o inhibirlo (Lee 1980), ya que son zonas altamente sensibles a cambios ambientales (Camero y Fortín 2006). En este caso particular, se puede decir que aún cuando en las latitudes 19°-20°N se tiene una distribución homogénea de la riqueza (con la representación de las 17 especies de mayor peso estadístico; Figura 13), la abundancia de la mayoría de estas especies disminuye en esta zona (15 especies con una abundancia por debajo de 300 individuos), mientras que las otras dos son particularmente abundantes (*Memphis pithyusa pithyusa* [705] y *Anaea troglodyta aidea* [1239]), por lo que se puede deducir que las condiciones que ofrece esta zona permiten la permanencia de los Charaxinae, pero limitan su abundancia, salvo de las dos especies mencionadas, mismas que, como se mencionará más adelante, se ven favorecidas o se comportan como especies oportunistas en ambientes secos. Lo anterior fue documentado por Blair (1999), quien estudió aves y mariposas a lo largo de un gradiente y encontró comportamientos similares de la riqueza de ambos grupos, con una distribución homogénea; sin embargo, la abundancia de estos grupos presentó patrones particulares para cada uno, y que la de las mariposas disminuyó, en el gradiente, hacia los sitios urbanizados. Así, se puede confirmar que las mariposas son sensibles a cambios ambientales, tales como los ocurridos en zonas de transición, situación que se observa en la disminución de la abundancia de individuos, situación que las hace candidatas como indicadoras para medir, de forma indirecta, las variaciones ambientales.

Por su parte, Seib (1980) sugirió que son dos los patrones que tienen efecto en la distribución peninsular: un patrón geométrico (efecto península propiamente dicho) y un patrón gradual (efecto del gradiente). Así, la distribución de Charaxinae en la PY está marcada más por el patrón del gradiente (*sensu* Seib), con estos dos picos de abundancia en los extremos sur y norte de la península. Además, al proyectar registros de plantas hospederas de Charaxinae sobre mapas de la PY, se observó que las especies vegetales siguen el mismo

patrón de distribución que las mariposas (ver mapas de distribución en el Anexo 1), de modo que, además de que la distribución de los Charaxinae está influenciada por sus hospederos, estos últimos se distribuyen en la PY bajo los patrones de distribución ya mencionado, principalmente por el del gradiente de la península.

De esta forma, los Charaxinae de la PY siguen un gradiente de distribución determinado, principalmente, por la humedad y la temperatura, gradiente ambiental ya señalado por otros autores (Arita y Vázquez-Domínguez 2003, Carnevali *et al.* 2003, Orellana *et al.* 2003). Este gradiente tiene una influencia importante en los patrones de distribución de los organismos y, en el caso de los Charaxinae, esta influencia resulta en una fauna diversa al sur de la península. Por su parte, el efecto de la topografía de la PY ha sido poco considerado para explicar estos patrones de distribución, debido a que es poco pronunciada (0-300 m; Carnevali *et al.* 2003, Lee 1980), pero con esta investigación se demuestra que la influencia de esta variable sí es importante para la distribución de los organismos en la península, en este caso de los Charaxinae: si bien el relieve en la región es tenue, éste marca condiciones para el desarrollo de una microtopografía particular, misma que tiene influencia importante en los patrones de distribución de la biota yucatanense. Esta situación ya había sido observada por Cortés-Castelán *et al.* (2005), pero a nivel local (Sian Ka'an, Quintana Roo) y no regional como en este trabajo.

Por otro lado, se observó un grupo de localidades (24) al norte de la península que tuvieron una riqueza menor (nueve de las 17 especies, con un promedio de tres por sitio), con una dominancia elevada de *M. p. pithyusa* y *A. t. aidea* (94% de la abundancia total de estos sitios), siendo las dos únicas especies que mostraron este patrón en ambientes secos; este patrón de baja equidad ya había sido reportado para ambientes tropicales, especialmente cuando la productividad es marcadamente baja (Bazzaz y Pickett 1980, Magurran 2004, Murray *et al.* 1999), tal y como ocurre al norte de la PY. Asimismo, se demuestra la tendencia o el comportamiento oportunista de estas dos especies hacia ambientes secos, poco favorables para el resto de los Charaxinae.

Sobre los patrones de distribución obtenidos, se puede mencionar que en el Patrón I el óptimo ambiental para sus especies (sur de la PY, cerca de la costa del Caribe, bajas temperaturas, lejos de los asentamientos urbanos, topografía pronunciada y humedad elevada) coincide, en general, con lo observado por otros autores para estas especies (Comstock 1961, DeVries 1987, DeVries y Walla 2001, Godman y Salvin 1879-1901, Godman *et al.* 1887-1901); sin embargo, en este trabajo se encontró que por debajo de los 1000 mm de precipitación no se distribuyen *C. e. electra*, *M. hedemanni*, *M. moruus boisduvali*, *A. demopoon gulina*, *A.*

demophon centralis, *P. laertes octavia* y *P. pylene philetas*, lo cual establece el límite de distribución para ellas marcado por la humedad. Estas especies prefieren sitios relativamente conservados (lejos de asentamientos urbanos), con vegetación prístina, principalmente selvas medianas, distribuidas hacia el sur de la PY y a lo largo de la costa del Caribe, así como los alrededores de la Sierrita de Ticul, área en la que se presenta la topografía más pronunciada. Como se explica más adelante, algunas de ellas pueden ser consideradas como especies indicadoras del grado de conservación de sus ambientes.

En los patrones de distribución II y III se incluyeron especies ausentes por debajo de la latitud 17 °N, especies con mayor prevalencia entre los paralelos 20° y 21°N y que comparten las mismas características ambientales; sin embargo, las que siguieron el Patrón II prefieren sitios húmedos, mientras que las del Patrón III se distribuyen en áreas más secas. Lo anterior coincide con la división entre las dos provincias bióticas propuestas para la PY, la Yucateca y la del Petén, clasificación basada en reptiles, aves, peces y otros organismos (Escalante *et al.* 1993, Espinosa-Organista *et al.* 2002, Lee 1980, Lee 1996, Schmitter-Soto, Salazar-Vallejo 1993, Smith 1941). De esta forma, *Memphis oenomais*, *Zaretis ellops* y *Z. callidryas* (patrón de distribución II) se distribuyeron mejor hacia el sur de la PY (provincia biótica del Peten) y *S. syntyche syntyche* y *Fountainea glycerium yucatanum* (patrón II) hacia la provincia yucateca; de estas especies, *F. g. yucatanum* ya había sido considerada (Vargas-Fernández *et al.* 2006) como una de las cuatro especies endémicas de mariposas (*Anthirrea philoctetes casta*, *F. g. yucatanum* y *Fountainea halice maya*) utilizadas para clasificar esta parte de la PY como una provincia biogeográfica.

Aunque las especies de los patrones de distribución IV y V tuvieron preferencias ambientales particulares, ellas se distribuyen a lo largo de toda la península. Una de ellas, *A. t. aidea* (del patrón IV), es de amplia distribución, desde Costa Rica hasta el sur de los Estados Unidos (Anexo 1); no obstante en esta investigación se observó su preferencia por regiones secas. Numerosos autores (de Godman y Salvin 1879-1901 a Vargas-Fernández *et al.* 2008) han mencionado los sitios de colecta de las especies de estos grupos, sin hacer hincapié en sus preferencias de hábitat, con excepción de DeVries (1987), quien señaló que *A. t. aidea* está asociada con selva decidua (es equivalente, según la clasificación de Martínez y Galindo-Leal [2002], a la selva baja de la PY); por su parte, Scott (1986) encontró a esta *Anaea* usualmente en los bordes de las selvas, en caminos y en cuerpos de agua. Así, con este trabajo se puede determinar que las especies de estos dos patrones (*M. p. pithyusa*, *A. t. aidea*, *M. forreri*, *Siderone* sp y *F. e. confusa*), particularmente *M. p. pithyusa* y *A. t. aidea*, se ven favorecidas por ambientes secos, los cuales son limitantes para otros Charaxinae; es decir, aunque son de

distribución amplia, estas especies toman ventaja de estas condiciones para incrementar sus poblaciones de forma oportunista.

Los resultados sobre posibles especies indicadoras de la calidad ambiental de sus hábitats confirmaron en lo general hallazgos previos (Pozo 2006, Uehara-Pardo *et al.* 2007), pero con algunas precisiones y correcciones. Pozo (2006) detectó siete especies (*A. t. aidea*, *F. e. confusa*, *Memphis forreri*, *M. moruus boisduvali*, *M. p. pithyusa*, *Archaeoprepona demophoon gulina* y *Prepona laertes octavia*) como bioindicadoras de ambientes conservados de selvas bajas y medianas; sin embargo, *Consul electra electra*, *M. hedemanni* y *Siderone* sp., consideradas como indicadoras de vegetación bajo disturbio por Pozo (2006), se observaron en este trabajo en grupos de especies que prefieren sitios conservados. Estos organismos pueden ser utilizados como indicadores de cambios ambientales, ya que sus poblaciones se ven mermadas conforme se encuentran más cerca de los asentamientos urbanos; lo anterior también fue documentado por Blair (1999).

Literatura citada

- Ackery PR. 1984. Systematic and faunistic studies on butterflies. Pp. 9-21. En: Vane-Wright RI, Ackery PR. (Eds.). *The Biology of Butterflies*. Academic Press, Londres.
- Álvarez Mondragón E, Morrone JJ. 2004. Propuesta de áreas para la conservación de aves de México, empleando herramientas panbiogeográficas e índices de complementariedad. *Interciencia*, 29: 112-120.
- Arita HT, Rodríguez P. 2001. Ecología geográfica y macroecología. Pp. 63-81. En: Llorente-Bousquets J, Morrone JJ. (Eds.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Arita HT, Vázquez-Domínguez E. 2003. Fauna y la conformación de la provincia biótica yucateca: biogeografía y macroecología. Pp. 69-81. En: Colunga-GarcíaMarín P, Larqué-Saavedra A. (Eds.). *Naturaleza y sociedad en el área maya. Pasado, presente y futuro*. CICY, Mérida.
- Austin GT, Haddad NM, Méndez C, Sisk TD, Murphy DD, Launer AE, Ehrlich PR. 1996. Annotated checklist of the butterflies of the Tikal National Park area of Guatemala. *Tropical Lepidoptera*, 7: 21-37.
- Ayala R, Griswold TL, Bullock SH. 1993. The native bees of Mexico. Pp. 179-227. En: Ramamoorthy PT, Bye R, Lot A, Fa J. (Eds.). *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press, Nueva York, Oxford.

- Bautista-Zúñiga F, Batllori-Sampedro E, Ortiz-Pérez MA, Palacio-Aponte G, Castillo-González M. 2003. Geoformas, agua y suelo en la Península de Yucatán. Pp. 21-36. En: Colunga-GarcíaMarín P, Larqué-Saavedra A. (Eds.). *Naturaleza y sociedad en el área maya. Pasado, presente y futuro*. CICY, Mérida.
- Bazzaz FA, Pickett STA. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 287-310.
- Berdugo-Lara PD. 2005. *Lepidoptera: Rhopalocera, lista de especies de la selva baja caducifolia de Umán, Yucatán*. Memoria de Residencia Profesional, Instituto Tecnológico Agropecuario No. 2, Mérida. 58 p.
- Beutelspacher CR. 1984. *Mariposas de México*. La Prensa Médica Mexicana, México.
- Bizuet-Flores Y, Luis-Martínez A, Llorente-Bousquets J. 2001. Mariposas del Parque Nacional El Chico, Hidalgo y sus relaciones biogeográficas con cinco zonas aledañas al Valle de México, México (Lepidoptera: Papilionoidea). *SHILAP Revista de Lepidopterología*, 29: 145-159.
- Blair RB. 1999. Birds and butterflies along an urban gradient: surrogate taxa for assessing biodiversity? *Ecological Applications*, 9(1): 164–170.
- Bróseth H, Pedersen HC. 2000. Hunting effort and game vulnerability studies on a small scale: a new technique combining radio-telemetry, GPS and GIS. *The Journal of Animal Ecology*, 37(1): 182-190.
- Brown JH, Lomolino MV. 1998. *Biogeography*. 2ª ed. Sinauer, Sunderland. Pp. 692.
- Brown JH, Maurer BA. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science*, 243: 1145-1150.
- Brown JW. 1987. The peninsular effect in Baja California: an entomological assessment. *Journal of Biogeography*, 14(4): 359-365.
- Brown JW, Opler PA. 1990. Patterns of butterfly species density in Peninsular Florida. *Journal of Biogeography*, 7(6): 615-622.
- Brown KS Jr. 1972. Maximizing daily butterfly counts. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 26(3): 183–196.
- Brown KS Jr. 1982. Paleoeecology and regional patterns of evolution in Neotropical forest butterflies. Pp. 255-308. En: Prance GT. (Ed.). *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York.
- Brown KS Jr, Freitas AVL, Von Schoultz B, Saura AO, Saura A. 2007. Chromosomal evolution of South American frugivorous butterflies in the Satyroid clade (Nymphalidae: Charaxinae, Morphinae and Satyrinae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 92: 467-481.

- Bussing WA. 1976. Geographic distribution of the San Juan Ichthyofauna of Central America with remarks on its origin and ecology. Pp. 157-175. En: Thorson TB. (Ed.). Investigations of the ichthyofauna of Nicaraguan lakes. University of Nebraska, Lincoln.
- Caldas A. 1992. Mortality of *Anaea ryphea* (Lepidoptera: Nymphalidae) immatures in Panama. Journal of Research on the Lepidoptera, 31: 195-204.
- Caldas A. 1994. Biology of *Anaea ryphea* (Nymphalidae) in Campinas, Brazil. Journal of the Lepidopterists' Society, 48 (3): 248-257.
- Camero JJ, Fortín MJ. 2006. Detección cuantitativa de fronteras ecológicas y ecotonos. Ecosistemas, 15(3): 76-87.
- Carnevali G, Ramírez IM, González-Iturbe JA. 2003. Flora y vegetación de la Península de Yucatán. Pp. 53-68. En: Colunga-GarcíaMarín P, Larqué-Saavedra A. (Eds.). Naturaleza y sociedad en el área maya. Pasado, presente y futuro. CICY, Yucatán.
- Clench HK. 1979. How to make regional lists of Butterflies: Some thoughts. Journal of the Lepidopterists' Society, 33: 216-231.
- Colwell C.M., Parker A.J. 2004. Biogeography in the Annals. Annals of the Association of American Geographers, 94(2): 256-268.
- Colwell RK. 1994-2006. Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Version 7.5.0. University of Connecticut. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Comstock WP. 1961. Butterflies of the American Tropics. The genus *Anaea* Lepidoptera Nymphalidae. A study of the species heretofore included in the genera *Anaea*, *Coenophlebia*, *Hypna*, *Polygrapha*, *Protogonius*, *Siderone* and *Zaretis*. The American Museum of Natural History, Nueva York. Pp. 214.
- Conservation International, United States Man and the Biosphere Program, ECOSUR, USAID, Paseo Pantera Consortium, University of Florida, Amigos de Sian ka'an (ed.). 1995. Evaluación de la conservación en la Selva Maya. San Cristóbal de las Casas, México. 1:800,000.
- Contreras-Medina R, Eliosa-León H. 2003. Una visión panbiogeográfica preliminar de México. Pp. 197-214. En: Llorente-Bousquets J, Morrone JJ. (Eds.). Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. UNAM, México.
- Cortés-Castelán JC, Islebe GA. 2005. Influencia de factores ambientales en la distribución de especies arbóreas en las selvas del sureste de México. Revista de Biología Tropical, 53(1-2): 115-133.

- Craw RC. 1988. Panbiogeography. Pp. 405-435. En: Myers A, Giller P. (Eds.). Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions. Chapman and Hall, Londres.
- Craw RC, Weston P. 1984. Panbiogeography: a progressive research program? *Systematic Zoology*, 33(1): 1-13.
- Crisci JV. 2001. The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 28(2): 157-168.
- Crisci JV, Morrone JJ. 1992. Panbiogeografía y biogeografía cladística: paradigmas actuales de la biogeografía histórica. *Ciencias*, 6: 87-97.
- Croizat-Chaley L. 1982. Vicariance/Vicariism, Panbiogeography, "Vicariance Biogeography," etc.: a clarification. *Systematic Zoology*, 31(3): 291-304.
- Darlington PJ Jr. 1957. Zoogeography, the distribution of animals. John Wiley and Sons, New York. Pp 675.
- Darwin C. 1859. El origen de las especies. (Colección Filosofía y Teoría Social, Libros en Red. 2004).
- Darwin C. 1882. On the dispersal of freshwater bivalves. *Nature*, 25: 529-530.
- D'Abrera B. 1988a. Butterflies of the Neotropical region. Part V. Nymphalidae y Satyridae (Conc.). Hill House, Victoria, Australia. Pp. 877.
- D'Abrera B. 1988b. Butterflies of the Neotropical region. Part IV. Nymphalidae (Partim). Hill House, Victoria, Australia. Pp. 877.
- de la Maza RF. 1987. Mariposas Mexicanas. Fondo de Cultura Económica, México. Pp. 302.
- de la Maza RG, Gutiérrez-Carbonell D. 1992. Rhopaloceros de Quintana Roo, su distribución, origen y evolución. *Revista de la Sociedad de Lepidopterología*, 15(1): 3-14.
- DeVries PJ. 1987. The butterflies of Costa Rica and their natural history. Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. Princeton University Press, Princeton. Pp. 327.
- DeVries PJ, Walla TR. 2001. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74: 1-15.
- DiMichele WA. 1994. Ecological patterns in time and space. *Paleobiology*, 20(2): 89-92.
- Donoghue MJ, Moore BR. 2003. Toward an integrative historical biogeography. *Integrative & Comparative Biology*, 43: 261-270.
- Durán R, Campos G, Trejo JC, Simá P, May-Pat F, Juan-Qui M. 2002. Listado florístico de la península de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida. Pp. 259.
- Ehrlich PR. 1958. The comparative morphology, phylogeny and higher classification of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea). *The University of Kansas Science Bulletin*, 39: 305-375.

- Ehrlich PR. 1984. The structure and dynamics of butterfly populations. Pp. 25-40. En: Vane-Wright RI, Ackery PR. (Eds.). *The Biology of Butterflies*. Academic Press, Londres.
- Emmel TE, Warren AD. 1993. The butterfly faunas of the Kakamega Rain Forest and the Masai Mara Savanna in Kenya, East Africa. *Tropical Lepidoptera*, 4(2): 67-76.
- Escalante P, Navarro A, Peterson AT. 1993. A geographic, ecological, and historical analysis of land bird diversity in Mexico. Pp. 281-307. En: Ramamoorthy PT, Bye R, Lot A, Fa J. (Eds.). *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press, Nueva York y Oxford.
- Escamilla A, Sanvicente M, Sosa M, Galindo-Leal C. 2000. Habitat mosaic, wildlife availability, and hunting in the tropical forest of Calakmul, Mexico. *Conservation Biology*, 14(6): 1592-1601.
- Espadas-Manrique CM. 2004. Estudio fitogeográfico de las especies endémicas de la Península de Yucatán. Tesis de Doctorado, Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida. 58 p.
- Espadas-Manrique C, Durán R, Argáez J. 2003. Phylogeographic analysis of taxa endemic to the Yucatan Peninsula using geographic information systems, the domain heuristic method and parsimony analysis of endemism. *Diversity and Distributions*, 9: 313-330.
- Espejel I. 1987. A phylogeographical analysis of coastal vegetation in the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography*, 14: 499-519.
- Espinosa-Organista D, Llorente-Bousquets J. 1993. *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. UNAM, CONABIO, México. Pp .133.
- Espinosa-Organista D, Morrone JJ, Llorente-Bousquets J, Flores-Villela O. 2002. *Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica*. Las Prensas de ciencias, México. Pp 133.
- Estrada-Loera E. 1991. Phylogeographic relationships of the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography*, 18: 687-697.
- Fa JE, Morales LM. 1993. Patterns of mammalian diversity in Mexico. Pp. 319-361. En: Ramamoorthy PT, Bye R, Lot A, Fa J. (Eds.). *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford University Press, Nueva York, Oxford.
- Flores-Villela O. 1998. Herpetofauna de México: distribución y endemismo. Pp. 251-278. En: Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A. (Eds.). *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. UNAM, México.
- Folan WJ, Fletcher LA, Kintz ER. 1979. Fruit, fiber, bark, and resin: social organization of a Maya urban center. *Science*, 204(4394): 697-701.
- Galindo-Leal C. 2001. Calakmul. Seeing the forest through the trees. *Wildflower*, 17(1): 28-31.

- García-Trejo EA, Navarro AG. 2004. Patrones biogeográficos de la riqueza de especies y el endemismo de la avifauna en el oeste de México. *Acta Zoologica Mexicana* (n.s.), 20(2): 167-185.
- Gilliam FS, Saunders NE. 2003. Making more sense of the order: a review of *CANOCO* for *Windows* 4.5, *PC-ORD* version 4 and *SYN-TAX* 2000. *Journal of Vegetation Science*, 14: 297-304.
- Godman FD, Salvin O. 1879-1901. *Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera. Volumen I.* R.H. Porter, Londres.
- Godman FD, Salvin O, Hubbard Scudder S. 1887-1901. *Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera. Volumen II.* R.H. Porter editor, Londres.
- Goldman EA, Moore RT. 1945. The biotic provinces of Mexico. *Journal of Mammalogy*, 6(4): 347-360.
- Gomes-Filho A. 2003. Seasonal fluctuation and mortality schedule for immatures of *Hypna clytemnestra* (Butler), an uncommon neotropical butterfly (Nymphalidae: Charaxinae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 37: 37-45.
- Gorham E, Brush GS, Graumlich LJ, Rosenzweig ML, Johnson AH. 2001 The value of paleoecology as an aid to monitoring ecosystems and landscapes, chiefly with reference to North America. *Environmental Research*, 9: 99–126.
- Grehan J. 2003. Panbiogeografía y la biogeografía de la vida. Pp. 181-196. En: Llorente-Bousquets J, Morrone JJ. (Eds.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones.* Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Halffter G. 1976. Distribución de los insectos en la zona de transición mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomológica Mexicana*, 35: 5-64.
- Halffter G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology*, 32: 95-114.
- Halffter G, Favila ME, Arellano L. 1995. Spatial distribution on three groups of coleoptera along an altitudinal transect in the Mexican Transition Zone and its biogeographical implications. *Elytron*, 9: 151–185.
- Heppner JB. 1991. Faunal regions and the Diversity of Lepidoptera. *Tropical Lepidoptera*, 2(suppl.1): 1-85.
- Herrando-Pérez S. 2002. *Manual de ecología matemática: un enfoque práctico al análisis multivariado (PCA, CLUSTER y MDS) para detectar patrones en ecología.* Torbellino, Tenerife. Pp. 59.

- Hill K, Padwe J, Bejyvagi C, Bepurang A, Jakugi F, Tykuarangi R, Tykuarangi T. 1997. Impact of hunting on large vertebrates in the Mbaracayu Reserve, Paraguay. *Conservation Biology*, 11(6): 1339-1353.
- Hoffmann CC. 1936. Relaciones zoogeográficas de los lepidópteros mexicanos. *Anales del Instituto de Biología de la UNAM Tomo, VII*: 47-58.
- Hoffmann CC. 1940. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los lepidópteros mexicanos. Primera parte. Papilionoidea. *Anales del Instituto de Biología/UNAM*, 12(1): 237-294.
- Howe WH (ed.). 1975. *The butterflies of North America*. Doubleday, Nueva York. Pp. 633.
- Janzen DH, Hallwachs W. 2005. Dynamic database for an inventory of the macrocaterpillar fauna, and its food plants and parasitoids of Area de Conservacion Guanacaste (ACG), northwestern Costa Rica (nn-SRNP-nnnnn voucher codes) <http://janzen.sas.upenn.edu>
- Joly C. 2003. Contribution à l'étude des Charaxinae du Ghana (Lepidoptera : Nymphalidae). *Notes fauniques de Gembloux*, 50: 27-47.
- Jongman RHG, Ter Braak CJF, Van Tongeren OFR. 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 326.
- Jorgenson JP. 1993. Gardens, wildlife densities, and subsistence hunting by maya Indians in Quintana Roo, México. Tesis de Doctorado, Universidad de Florida, Gainesville. 336 p.
- Kerr JT, Sugar A, Packer L. 2000. Indicator taxa, rapid biodiversity assessment, and nestedness in an endangered ecosystem. *Conservation Biology*, 14(6): 1726-1734.
- Kocher SD, Williams EH. 2000. The diversity and abundance of North American butterflies vary with habitat disturbance and geography. *Journal of Biogeography*, 27: 785-794.
- Kristensen N. 1976. Remarks on the family-level phylogeny of butterflies (Insecta, Lepidoptera, Rhopalocera). *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 14: 25-33.
- Lamas G. 2003. *Las Mariposas de Machu Picchu*. Guía ilustrada de las mariposas del Santuario Histórico Machu Picchu, Cuzco, Perú. Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima. Pp. 221.
- Lamas G, Casagrande MM, Vilorio AL, Pyrcz TW. 2004. 101. Nymphalidae. Pp. 171-274. En: Lamas G. (Ed.). *Atlas of neotropical Lepidoptera. Checklist: Part 4A. Hesperioidea-Papilionoidea*. McGuire Center for Lepidoptera and Biodiversity, Association for Tropical Lepidoptera, Scientific Publishers, Florida.
- Lambert JDH, Arnason JT. 1982. Ramón and Maya Ruins: an ecological, not an economic, relation. *Science*, 216(4543): 298-299.
- Larsen TB. 1996. Butterflies as indicator species in Africa. *Tropical Lepidoptera News*: 3.

- Lawrence DR. 1971. The nature and structure of paleoecology. *Journal of Paleontology*, 45(4): 593-607.
- Lawton JH, Bignell DE, Bolton B, Bloemers GF, Eggleton P, Hammond PM, Hodda M, Holt RD, Larsen TB, Mawdsley NA, Stork NE, Srivastava DS, Watt AD. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature*, 391(1): 72-76.
- Lee JC. 1980. An ecogeographic analysis of the herpetofauna of the Yucatan Peninsula. Miscellaneous publication, University of Kansas. Museum of Natural History, 67: 8-15, 17-24.
- Lee JC. 1996. The amphibians and reptiles of the Yucatan Peninsula. Comstock Assoc., Ithaca y Londres. Pp. 500.
- Legendre P, Legendre L. 1998. Numerical ecology. Developments in environmental modeling. 2a ed. Elsevier, Oxford. Pp. 870.
- Lepidoptera and some other life forms. All (in this database) Lepidoptera list (Scientific names): Part 12. <http://www.funet.fi/pub/sci/bio/life/warp/lepidoptera>.
- Leps J, Smilauer P. 2003. Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. Cambridge University Press, Oxford. Pp. 292.
- Llorente-Bousquets J, Garcés A, Luis-Martínez A. 1986. Las mariposas de Jalapa-Teocelo, Veracruz. *Revista Teocelo*, 14: 14-37.
- Llorente-Bousquets J, Garcés A, Pulido T, Luna I. 1990. Manual de recolección y preparación de animales. Universidad Nacional Autónoma de México, México. Pp. 270.
- Llorente-Bousquets J, Luis-Martínez A. 1992. Distribución de *Consul electra* con una subespecie nueva de México (Nymphalidae: Charaxinae: Anaenini). *Anales del Instituto de Biología UNAM*, 63(2): 237-247.
- Llorente-Bousquets J, Luis-Martínez A, Vargas I, Warren A. 1995. Lista de las mariposas del Estado de Jalisco, México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 46: 35-48.
- Llorente-Bousquets J, Luis-Martínez A, Vargas I, Warren A. 2004. Butterflies of the state of Nayarit, Mexico. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 58(4): 203-222.
- Llorente Bousquets J, Luis-Martínez A, González-Cota L. 1992. Diferenciación de *Prepona deiphile* en Mesoamérica y descripción de dos subespecies nuevas (Lepidoptera: Nymphalidae). *Tropical Lepidoptera*, 3(2): 109-114.

- Llorente Bousquets J, Descimon H, Johnson K. 1993. Taxonomy and biogeography of *Archaeoprepona demophoon* in Mexico, with description of a new subspecies (Lepidoptera: Nymphalidae: Charaxinae). *Tropical Lepidoptera*, 4(1): 31-36.
- Llorente Bousquets J, Morrone JJ, Bueno A, Pérez-Hernández R, Vitoria A, Espinosa D. 2003. Un ensayo sobre las ideas biogeográficas de León Croizat. Pp. 39-68. En: Morrone JJ, Llorente-Bousquets J. (Eds.). Una perspectiva latinoamérica de la biogeografía. CONABIO, UNAM, Las Prensas de Ciencias, México.
- López Ramos E. 2003. Evolución tectónica de América Central, del Sur y el Caribe, desde el jurásico hasta el reciente. Pp. 15-22. En: Llorente-Bousquets J, Morrone JJ. (Eds.). Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. UNAM, México.
- Luis-Martínez A, Trujano M, Llorente-Bousquets J, Vargas-Fernández I. 2006. Patrones de distribución de las subfamilias Danainae, Apaturinae, Biblidinae y Heliconiinae (Lepidoptera: Nymphalidae). Pp. 771-866. En: Morrone JJ, Llorente-Bousquets J. (Eds.). Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana. Volumen II. UNAM, México.
- Magurran AE. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing, Oxford. Pp. 268.
- Martin J, Gurrea P. 1990. The peninsular effect in Iberian butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea). *Journal of Biogeography*, 17: 85-96.
- Martínez E, Galindo-Leal C. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: clasificación, descripción y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 71: 7-2.
- Martínez-Morales MA. 1999. Conservation status and habitat preferences of the Cozumel Curassow. *The Condor*, 101(1): 14-20.
- Matthew WD. 1915. Climate and evolution. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 25: 171-318.
- Maya-Martínez 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 Entomológica Mexicana*, 44(2): 123-143.
- Mielk CGC, Mielk OHH, Casagrande MM. 2004. Estudio comparado da morfología externa de *Zaretis itys itys* (Weswood) e *Agrias claudina claudina* (Gray) (Lepidoptera, Nymphalidae, Charaxinae) I. Cabeça, apêndices e região cervical. *Revista Brasileira de Zoologia*, 21(2): 357-369.

- Miller JY, Miller LD. 2001. The biogeography of the West Indian butterflies (Lepidoptera): an application of a vicariance/dispersalist model. Pp. 127-156. En: Woods CA, Sergile FE. (Eds.). *Biogeography of the West Indies: patterns and perspectives*. 2 ed. CRC Press, Boca Raton, Londres, Nueva York y Washington.
- Miranda F. 1947. Estudios sobre la vegetación de México. V. Rasgos de la vegetación en la Cuenca del Río de las Balsas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 8: 95-114.
- Miranda F. 1958. Estudios acerca de la vegetación. Pp. 159-174. En: Beltrán E. (Ed.). *Los recursos naturales del Sureste y su aprovechamiento*. Instituto Nacional de Investigación sobre Recursos Bióticos A.C., México.
- Miranda y Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana*, 28: 29-179.
- Morrone JJ. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. M&T–Manuales & Tesis SEA, vol. 3, Zaragoza. Pp. 148.
- Morrone JJ. 2002. El espectro del dispersalismo: de los centros de origen a las áreas ancestrales. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 61(3-4): 1-14.
- Morrone JJ. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomología*, 48(2): 149-162.
- Morrone JJ. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76: 207-252.
- Morrone JJ. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Reviews of Entomology*, 51: 467-494.
- Morrone JJ, Espinosa D, Llorente-Bousquets J. 1996. *Manual de biogeografía histórica*. Universidad Autónoma de México, México. Pp. 155.
- Morrone JJ, González-Organista D, Llorente-Bousquets J. 2002. Mexican biogeographic provinces: preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zoológica Mexicana*, 85: 83-108.
- Morrone JJ, Márquez J. 2001. Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography*, 28: 635-650.
- Morrone JJ, Crisci JV. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26: 373-401.
- Morrone JJ, Cigliano MM, Crisci JV. 1992. Cladismo y diversidad biológica. *Ciencia Mexicana*, 4(21): 26-35.

- Murguía M, Rojas F. 2003. Biogeografía Cuantitativa. Pp. 39-49. En: Llorente-Bousquets J, Morrone JJ. (Eds.). Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Murray BR, Rice BL, Keith DA, Myerscough PJ, Howell J, Floyd AG, Mills K, Estoby M. 1999. Species in the tail of rank-abundance curves. *Ecology*, 80(6): 1806-1816.
- Myers AA, Giller PS. 1988. Process, pattern and scale in biogeography. Pp. 3-12. En: Myers AA, Giller PS. (Eds.). Analytical biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions. Chapman and Hall, Londres, Nueva York, Tokyo.
- Nelson G. 1975. Biogeography, the vicariant paradigm, and continental drift. *Systematic Zoology*, 24(4): 490-494.
- Nelson G, Platnick N. 1980. A vicariance approach to historical biogeography. *BioScience*, 30(5): 339-343.
- Núñez-Águila R. 2004. Lepidoptera (Insecta) de Topes de Collantes, Sancti Spíritus, Cuba. *Boletín de la Sociedad Entomológica Argentina*, 34: 151-159.
- Opler PA, Pavulaan H, Stanford RE, Pogue M, Coordinadores. 2006. Butterflies and Moths of North America. Bozeman, MT: NBII Mountain Prairie Information Node. <http://www.butterfliesandmoths.org/>
- Orellana R, Islebe G, Espadas C. 2003. Presente, pasado y futuro de los climas de la Península de Yucatán. Pp. 37-52. En: Colunga-GarcíaMarín P, Larqué-Saavedra A (Eds.). Naturaleza y sociedad en el área maya. Pasado, presente y futuro. CICY, Yucatán.
- Parenti LR. 1989. Guest editorial: fundamental biogeography. *Journal of Biogeography*, 16(5): 401-402.
- Pérez García EA, Meave J, Gallardo C. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botánica Mexicana*, 56: 19-88.
- Peters CM. 1983. Observations on Maya subsistence and the ecology of a tropical tree. *American Antiquity*, 48(3): 610-615.
- Pozo de la Tijera M del C. 2006. Los Rhopalocera de la región de Calakmul, Campeche: métodos de estudio, fenología y su uso como indicadores de disturbio. Tesis de doctorado, UNAM, México. 166 p.
- Pozo C, Llorente-Bousquets J, Luis-Martínez A, Vargas I, Salas N. 2005. Reflexiones acerca de los métodos de muestreo para mariposas en las comparaciones biogeográficas. Pp. 203-215. En: Llorente-Bousquets JB, Morrone JJ. (Eds.). Regionalización biogeográfica de Iberoamérica y tópicos afines: primeras jornadas biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES XII.I-CYTED). UNAM, México.

- Pozo C, Luis-Martínez AM, Uc-Tescum S, Salas-Suárez N, Maya-Martínez A. 2003. Butterflies (Papilionoidea and Hesperioidea) of Calakmul, Campeche, México. *The Southwestern Naturalist*, 48(4): 505-525.
- Queiroz JM. 2002. Host plant use among closely related *Anaea* butterfly species (Lepidoptera, Nymphalidae, Charaxinae). *Brazilian Journal of Biology*, 62(4A): 657-663.
- Robbins RK, Lamas G, Mielk OHH, Harvey DJ, Casagrande MM. 1996. Taxonomic composition and ecological structure of the species-rich butterfly community at Pakitza, Parque Nacional del Manu, Perú. Pp. 217-252. En: Wilson DE, Sandoval A. (Eds.). *La biodiversidad del sureste de Perú*. Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, Horizonte, Perú.
- Roberts MR, Wuest LJ. 1999. Plant communities of new brunswick in relation to environmental variation. *Journal of Vegetation Science*, 10(3): 321-334.
- Rojas PCA. 2007. Una herramienta automatizada para realizar análisis panbiogeográficos. *Biogeografía: Bulletin of the Systematic and Evolutionary Biogeographical Association*, 1: 31-33.
- Rosen DE. 1975. A vicariant model of Caribbean biogeography. *Systematic Zoology*, 24(4): 431-464.
- Ruggiero A. 2003. Interacciones entre la biogeografía ecológica y la macroecología: aportes para comprender los patrones espaciales en la diversidad biológica. Pp. 81-94. En: Llorente-Bousquets J, Morrone JJ. (Eds.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Ruggiero A, Ezcurra C. 2003. Regiones y transiciones biogeográficas: complementariedad de los análisis en biogeografía histórica y ecológica. Pp. 141-154. En: Morrone JJ, Llorente Bousquets J. (Eds.). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, CONABIO, UNAM, Las Prensas de Ciencias, México.
- Sánchez S. 2002. Lista preliminar de mariposas diurnas (Lepidoptera: Rhopalocera) del Parque Ecológico de La Chontalpa, Tabasco, México. *Entomotropica*, 1: 111-113.
- Schmitter-Soto JJ. 2002. Ictiogeografía de Yucatán. Pp. 103-116. En: Lozano-Vilano ML. (Ed.). *Libro jubilar en honor al Doctor Salvador Contreras Balderas*. UANL, Monterrey.
- Schmitter-Soto JJ, Salazar-Vallejo SI. 1993. Ecosistemas acuáticos y biogeografía de la Península de Yucatán. Pp. 81-93. En: Colunga-GarcíaMarín P, Larqué-Saavedra A. (Eds.). *Naturaleza y sociedad en el área maya. Pasado, presente y futuro*. CICY, Mérida.

- Scott J. 1986. The butterflies of North America. A natural history and field guide. Stanford University Press, California. Pp. 581.
- Seib RL. 1980. Baja California: a peninsula for rodents but not for reptiles. *American Naturalist*, 115: 613–620.
- Simpson GG. 1964. Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology*, 13(2): 57-73.
- Simpson GG. 1965. The geography of evolution. Chilton, Philadelphia. Pp. 294.
- Smith DS, Miller LD, Miller JY. 1994. The Butterflies of the West Indies and South Florida. Oxford University Press, Oxford. Pp. 264.
- Smith HM. 1941. Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 2: 103-110.
- Storch D, Konvicka M, Benes J, Martinková J, Gastón KJ. 2003. Distribution patterns in butterflies and birds of the Czech Republic: separating effects of habitat and geographical position. *Journal of Biogeography*, 30: 1195-1205.
- Strecker U, Faúndez VH, Wilkens H. 2004. Phylogeography of surface and cave *Astyanax* (Teleostei) from Central and North America based on cytochrome b sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33: 469-481.
- Suárez-Morales E. 2003. Historical biogeography and distribution of the freshwater calanoid copepods (Crustacea: Copepoda) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Biogeography*, 30: 1851–1859.
- Tageo.com. tageo.com. <http://www.tageo.com>.
- Teneb EA, Cavieres LA, Parra MJ, Marticorena A. 2004. Patrones geográficos de distribución de árboles y arbustos en la zona de transición climática mediterráneo-templada de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77: 51-71.
- ter Braak CJF. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67(5): 1167-1179.
- Toledo A. 1995. Geopolítica y desarrollo en el istmo de Tehuantepec. Centro de Ecología y Desarrollo, México. Pp. 265.
- Tropical Andean Butterfly Diversity Project (TABDP). 2007. Darwin Database of Andean Butterflies. <http://www.andeanbutterflies.org/database.html>.
- Trujano-Ortega M. 2004. Análisis panbiogeográfico de Papilionidae y Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea) en México. Tesis de maestría, UNAM, México. 100 p.

- Turner MG. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20: 171-197.
- Uehara-Prado M, Brown KS, Freitas AVL. 2007. Species richness, composition and abundance of fruit-feeding butterflies in the Brazilian Atlantic Forest: comparison between a fragmented and a continuous landscape. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 43–54.
- Valencia-Díaz XG. 2001. Fluctuaciones estacionales de la densidad de peces en aguadas de la región de Calakmul, Campeche. UNAM, México. Pp 36.
- Vargas I, Luis-Martínez A, Llorente-Bousquets J, Warren AD. 1996. Butterflies of the state of Jalisco. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 50(2): 97-138.
- Vargas-Fernández I, Llorente-Bousquets JE, Luis-Martínez A, Pozo C. 2008. Nymphalidae de México II (Libytheinae, Ithomiinae, Morphinae y Charaxinae): distribución geográfica e ilustración. UNAM, CONABIO, México. Pp. 225.
- Vargas-Fernández I, Trujano M, Llorente-Bousquets J, Luis-Martínez A. 2006. Patrones de distribución de las subfamilias Ithomiinae, Morphinae y Charaxinae (Lepidoptera: Nymphalidae). Pp. 867-944. En: Morrone JJ, Llorente-Bousquets J. (Eds.). Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana, Vol. II. Las prensas de Ciencias, UNAM, México.
- Vázquez-Maldonado YK. 2005. Lepidoptera: Rhopalocera, lista de especies de la Reserva Cuxtal, Yucatán. Memoria de residencia profesional, Instituto Tecnológico Agropecuario No. 2, Yucatán. 60 p.
- Viloria AL. 2003. Historical biogeography and the origins of the satyrine butterflies of the tropical Andes (Lepidoptera: Rhopalocera). Pp. 247-262. En: Morrone JJ y Llorente-Bousquets J. (Eds.). Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. CONABIO, UNAM, México.
- Wahlberg N, Brower AVZ. 2008. Charaxinae Doherty 1886. Vers. 03 April 2008 <http://tolweb.org/Charaxinae/12192/2008.04.03> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Wahlberg N, Weingartner E, Nylin S. 2003. Towards a better understanding of the higher systematics of Nymphalidae (Lepidoptera: Papilionoidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28: 473-484.
- Wallace AR. 1858. Note on the theory of permanent and geographical varieties. *Zoologist*, 1858: 587-588.
- White DA, Hood CS. 2004. Vegetation patterns and environmental gradients in tropical dry forests of the northern Yucatan Peninsula. *Journal of Vegetation Science*, 15: 151-160.

- Wiens JJ, Donoghue MJ. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(12): 639-644.
- Willig MR, Kaufman DM, Stevens RD. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34: 273–309.
- Willmott KR, Hall JPW. 2006. Butterflies of Ecuador. www.butterfliesofecuador.com
- Yáñez-Ordóñez O, Trujano-Ortega M, Llorente-Bousquets J. 2008. Patrones de distribución de las especies de la tribu Meliponini (Hymenoptera: Apoidea: Apidae) en México. *Interciencia*, 33: 41-45.

Anexos

Anexo 1.

Maya-Martínez A., Pozo Carmen, Luis-Martínez A, Weissenberger H. Mariposas (Lepidoptera: Charaxinae) de la de la Península de Yucatán, México

En esta sección se presenta la descripción de las 22 especies de Charaxinae registradas para la península de Yucatán (PY), con hincapié las condiciones ambientales y ecológicas en las que cada una de ellas se distribuye; también se presentan características generales de la morfología de cada especie. De tal forma que para cada especie PY se presenta la siguiente información:

Fuentes de referencia de donde se obtuvieron los registros para la Península (colecciones [c/n=con número de catálogo; rv=registro visual; menos de diez registros se presentan los números de catálogo y por arriba de diez solo la cantidad] y literatura en donde el número entre paréntesis representa los registros obtenidos); las siglas para las colecciones son: ECOCH=Colección Lepidopterológica del Museo de Zoología de El Colegio de la Frontera Sur; CNIN=Colección Nacional de Insectos; MGCL=McGuire Center of Lepidoptera. Parte de los registros consultados en ECOCH respaldan la información de Pozo *et al.* (2003) y Maya *et al.* (2005).

Descripción morfológica, marcando las principales características de cada especie y para la que se consultaron las obras de Beutelspacher (1984), Brown *et al.* (2007), Caldas (1992; 1994), Comstock (1961), de la Maza (1987), DeVries (1987), Godman & Salvin (1879-1901), Godman *et al.* (1887; 1901); Llorente & Martínez (1992), Llorente *et al.* (1992), Llorente-Bousquets *et al.* (1993); Mielk *et al.* (2004), Muysshondt (1976), Scott (1986). **Distribución geográfica** general y para la PY. Las condiciones ambientales y ecológicas de la PY preferidas por cada especie (**hábitat**). **Plantas hospederas**, para las larvas, distribuidas en la PY; así como la **época de vuelo**, en la Península, marcando el mes y la temporada (las abundancias fueron transformadas a doble raíz cuadrada).

Asimismo se marca con un asterisco a las especies indicadoras de conservación registradas por la autora durante su tesis doctoral; con dos a las reconocidas como indicadoras por la autora y por Pozo (2006) para la región de Calakmul; con tres a las reportadas por Pozo (2006) y en la parte de hábitat se menciona si lo son para ambientes conservados o bajo disturbio. La información utilizada para los apartados de fuentes de referencia, distribución geográfica, hábitat, plantas hospederas y época de vuelo corresponde a datos originales, obtenidos para la realización de la tesis de doctorado de Aixchel Maya Martínez.

En cuanto a la taxonomía y el arreglo filogenético se siguió lo propuesto por Lamas (2004), Llorente *et al.* (2006) y Kristensen (1976), considerando el acomodo desde el nivel tribu hasta el genérico; los niveles especie y subespecie se presentan en orden alfabético; asimismo, para cada una de las 22 especies se ofrecen algunas de sus sinónimas (siguiendo lo indagado por Lamas [2004] y Llorente-Bousquets [2006]).

En los mapas de distribución se observa, en el recuadro de la esquina superior izquierda, la distribución completa de la especie (trazo individual, según Rojas [2004]) y un acercamiento de la distribución de la especie en la PY (línea negra), así como la distribución de sus plantas hospederas (cuadros grises).

Los registros de mariposas se obtuvieron tanto de colecciones como de literatura, así como de campo, durante una colecta establecida al norte de la PY (500-1000 mm de precipitación), zona para la que no se había realizado, con anterioridad, trabajos con mariposas. La información de los ambientes preferidos de cada especie se obtuvo proyectado los registros sobre mapas temáticos (vegetación, temperatura, humedad, etc.) y se graficó la variable independiente contra las abundancias de cada especie.

Las fotos de cada especie fueron tomadas de:

CONABIO. Banco de imágenes. <http://www.biodiversidad.gob.mx>.

Warren AD, Llorente-Bousquets JE, Luis-Martínez A, Vargas-Fernández I. 2006. Interactive Listing of Mexican Butterflies. Listado Interactivo de las Mariposas Mexicanas. [11-VII-08]. <http://www.mariposasmexicanas.com/>

TRIBU: AENINI

*** *Consul electra electra* (Westwood, 1850)

Sinónimos: *Paphia electra electra* (Westwood, 1850)



© 2006 Kim Davis & Mike Stangeland * <http://www.kimandmikeontheroad.com/>

Fuentes de referencia:

Colecciones.- ECOCH (123 c/nc); MGCL/FLMNH (7451, 14691, 14737).

Literatura.- de la Maza, 1987 (8); de la Maza y Gutiérrez-Carbonell, 1992 (4); Comstock, 1961 (1).

Descripción:

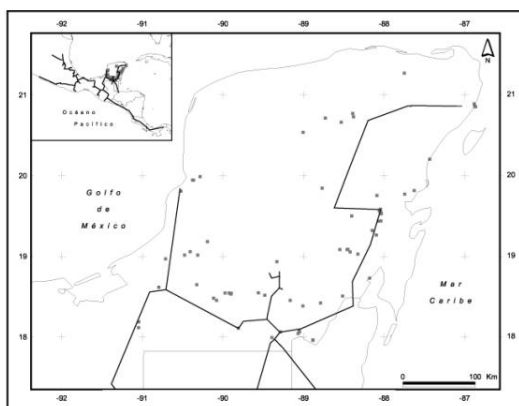
No presenta dimorfismo sexual, pero si estacional: las poblaciones de la estación seca tienen menos pronunciado el ápice de las alas anteriores (3-4 mm)

que las de la estación fría (6-9 mm); este ápice es alargado y acuminado. La vena M-3 de las alas posteriores tiene una forma prolongada y espatulada. El ángulo anal, en algunas ocasiones, termina en forma de una cola secundaria. Dorsal y ventralmente es de color oscuro, con algunas variaciones en el patrón de la coloración.

Distribución:

General.- *Consul electra* es de amplia distribución, encontrándose desde Brasil, Centroamérica (Belize, Guatemala, Honduras, Costa Rica, El Salvador, Nicaragua y Panamá) hasta México, a la altura de Tamaulipas.

Península de Yucatán.- Solo se tienen registros para los estados de Quintana Roo y Campeche y, para



este último, está ampliamente distribuida para la región de Calakmul. Así, el rango de distribución de esta *Consul*, en la PY, está entre 17 y 20 °N y por encima de los 1000 milímetros de precipitación (sur de la península).

Hábitat:

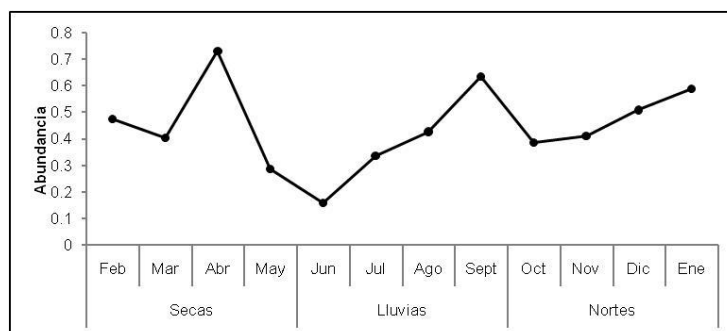
Consul electra prefiere volar en sitios de humedad alta (1000-1500 mm de precipitación) y no en lugares secos, ya que no se registró para el rango de precipitación que va de 600 a 1000 mm; sin embargo, estos sitios en los que fue registrada en su mayoría están alejados de la

costa del Caribe, con una disminución gradual en abundancia hacia esta litoral; asimismo, los sitios en los

que se observó volar a esta especie, por lo general, tiene un relieve mayor a los 200 m y con asociaciones vegetales de tipo forestal (selva alta, selva mediana y selva baja, en orden de importancia), también se les registró en sitios bajo disturbio, aunque en proporciones menores, pero no en vegetación con influencia acuática. *C. electra* e. vuela más en sitios alejados de los centros urbanos, aunque hay un pico importante cerca de ellos. Considerada como indicadora de ambientes perturbados.

Plantas hospederas:

La larva se alimenta de especies vegetales del género *Piper* (Piperaceae) y de las que se han reportado como hospederos de esta mariposa en la PY se tienen a *P. psilorhachis* y *P. marginatum*.



Época de vuelo:

Vuela más en la temporada de secas, con dos picos de abundancia, uno mayor en el mes de abril y otro menor en marzo. En nortes también tiene abundancias importantes (octubre y enero). En lluvias tiene abundancias menores, pero se observa un pico pronunciado en agosto, similar al de marzo.

Consul fabius cecrops (Doubleday, [1849])

Sinónimos: *Protogonius cecrops* Doubleday, [1849]; *P. hipona chiricanus* Röber, 1916.

**Fuentes de referencia:**

Literatura.- Maya *et al.*, 2005 (1).

Descripción:

La envergadura alar va de 36-40 mm. La característica distintiva es el patrón atigrado que exhibe, dorsalmente, en las alas anteriores, en las que el margen es irregular. Las alas posteriores presentan colas largas y falcadas.

Distribución:

General.- Se le ha observado para todo Centroamérica, desde Panamá has Guatemala-Belice; en México se ha reportado para los estados de Campeche, Veracruz, Tamaulipas, San Luis Potosí y, por el Pacífico, Nayarit, Jalisco y Michoacán.

Península de Yucatán.- Para Campeche y Yucatán.

Hábitat:

Esta especie solo esta registrada para la selva alta de la península de Yucatán (solo se cuenta con un ejemplar depositado en el Museo de Zoología de ECOSUR).

Plantas hospederas:

La larva de esta *Consul* utiliza especies del género *Piper*, de las que las que se encuentran en la PY son *P. aductum*, *P. auritum*, *P. jacquemontianum*, *P. marginatum*, *P. psilorhachis* y *P. yucatanense*.



*** *Siderone galanthis* ssp. n.



© 2006 Kim Davis & Mike Stangeland * <http://www.kimandmikeontheroad.com/>

Fuentes de referencia:

Colecciones.- ECOCH (247 c/nc; 1 r/v); MGCL/FLMNH (7449 y 7450).

Literatura.- Godman y Salvin, 1879-1901 (1).

Descripción:

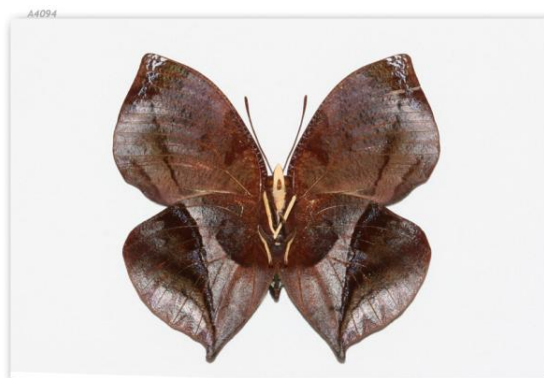
Ambos pares de alas, dorsalmente, con fondo negro; las posteriores presentan dos bandas triangulares rojas y el ápice es aguzado, con un punto blanco; a la mitad del margen interno de las anteriores hay una

mancha roja y presentan colas en el ángulo anal. Ventralmente son café oscuras con un patrón de líneas característico.

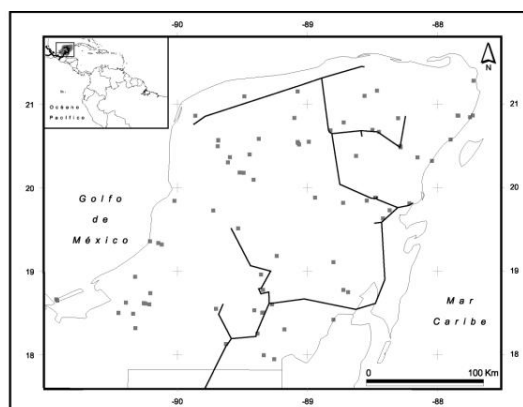
Distribución:

General.- Especie solo registrada para México, para ambas vertientes: Pacífico (Nayarit, Michoacán, Guerrero) y Golfo (Veracruz) hasta el sureste mexicano.

Península de Yucatán.- En los tres estados, con tendencia a distribirse hacia la costa del Caribe y del Golfo de Campeche, siendo en este último donde se observan sus mayores abundancias.



© 2006 Kim Davis & Mike Stangeland * <http://www.kimandmikeontheroad.com/>



Hábitat:

Sitios con topografía pronunciada (más de 200m), aunque con hay un pico menor de abundancia entre los 0-99 m; no se le observa en la latitud 17°N, pero si en las latitudes 18°N-21°N, con dos picos de abundancia en ambos extremos (18 y 21 grados norte) y una disminución gradual hacia las latitudes medias; aunque el trazo de esta especie descansa más sobre la costa oriental, sus mayores abundancias se observaron lejos de ella, a la altura de la Sierrita de Ticul. *Siderone galanthis* tiene

abundancias mayores en la isoterma 22-24°C (prefiere temperaturas bajas) y una disminución hacia los sitios secos (24-28°C). No se registró para sitios con selva alta o asociaciones vegetales de tipo acuático; prefiere volar en sitios con selva mediana alejados de los asentamientos humanos; también fue registrada para selva baja. Pozo (2006) la considera como indicador de ambientes perturbados.

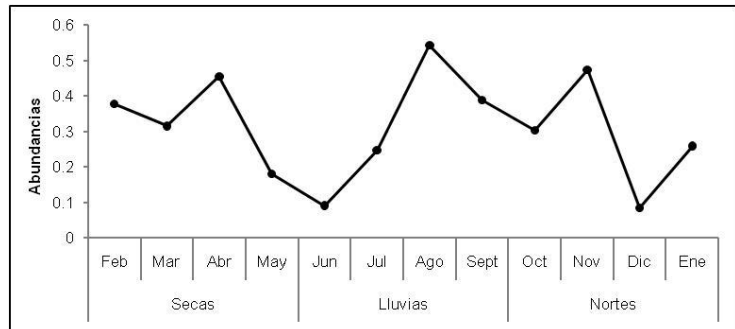
Plantas hospederas:

De los hospederos que utiliza la larva de esta especie, los que se distribuyen en la PY son *Zuelania guidonia*, *Casearia sylvestris* y *C. nitida* (Flacourtiaceae).

Época de vuelo:

Prefiere volar en la época de lluvias.

Presenta dos picos mayores de abundancia en las épocas de lluvias (agosto) y nortes (noviembre); al inicio de las lluvias (junio) hay un descenso importante, mientras que en abril (secas) se incrementa la abundancia de este charaxinido.



Zaretis callidryas (R. Felder, 1869)

Sinónimos: *Nymphalis callidryas* R. Felder, 1869; *Anaea opalina* Godman & Salvin, 1884; *Siederone clara* Staudinger, 1886



Fuentes de referencia:

Colecciones.- ECOCH (43 c/n).

Literatura.- de la Maza y Gutiérrez-Carbonell, 1992 (1).

Descripción:

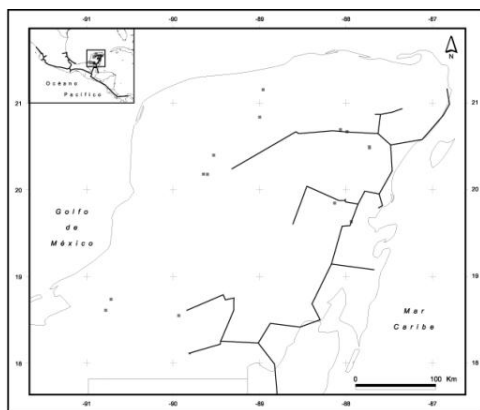
Longitud alar de 35-42 mm; con dimorfismo sexual: el macho tiene el margen alar oscuro y el de la hembra no lo es. En las alas anteriores presenta una cola que se prolonga sobre la M-3 y el ángulo anal esta ligeramente aguzado. Dorsalmente es blanca, con un

brillo nacarado; el ápice de las alas posteriores es grisáceo y el margen externo de las anteriores con una línea submarginal de pequeños puntos cafés. Ventralmente es amarilla blanquecina y presenta marcas tenues (una línea que atraviesa el ala anterior, desde el ángulo anal y se prolonga en la posterior hasta el ápice).



Distribución:

General.- En Centroamérica, desde Panamá hasta Belice y Honduras. En México se le encuentra por ambas vertientes, además de penetrar a la PY. Por el Pacífico desde Oaxaca hasta Sinaloa y por el Golfo de México hasta Veracruz.



Península de Yucatán.- Se le encuentra en los tres estados, sobre todo por la costa del Caribe.

Hábitat:

Zaretis callidryas prefiere los sitios con topografía pronunciada (más de 200m), aunque también se le observó en sitios con 0-99 m. Los lugares de registro se caracterizan por estar cerca a la costa caribeña o a distancias intermedias (zonas de mayor humedad; no se le registró para el rango de 600-1000mm de precipitación); prefiere sitios menos cálidos

de la PY (22-24°C), no se le encontró en la latitud 21°N (norte de la PY); sin embargo, se le observó más en sitios con algún tipo de manejo agrícola, aunque también estuvo asociada a la selva mediana; se les

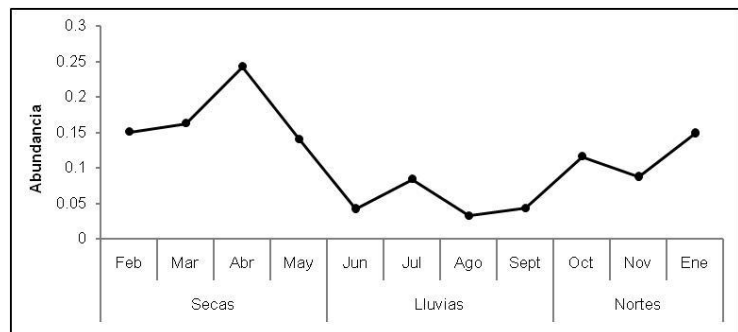
registró con mayor incidencia para distancias intermedias a los centros urbanos, aunque también con una representación importante cerca y lejos de ellos.

Plantas hospederas:

Casearia sylvestris y *C. nitida*

Época de vuelo:

La temporada en la que esta mariposa prefiere volar es en secas, en donde se observó un pico de abundancias para el mes de abril; en lluvias disminuye su abundancia y para octubre-noviembre se observa un pico menor; sin embargo, para el mes de diciembre no se registró.



Zaretis ellops (Ménétriés, 1855)

Sinónimos: *Siderone ellops* Ménétriés, 1855; *Zaretis isidora anzuletta* Fruhstorfer, 1909



© 2006 Kim Davis & Mike Stangeland * <http://www.kimandmikeontheroad.com/>

Fuentes de referencia:

Colecciones.- ECOCH (L-52843).

Literatura.- de la Maza y Gutiérrez-Carbonell, 1992 (23).

Descripción:

Envergadura alar de 29-35mm; con dimorfismo sexual: el macho es anaranjado dorsalmente con el color del ápice variable, mientras que la hembra es

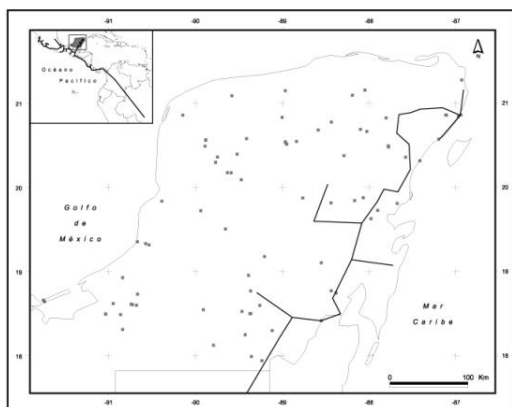
amarilla con el ápice oscuro. Ventralmente ambos sexos son café amarillento pálido, asemejando hojas de árboles. Con una cola pequeña en el ángulo de las alas anteriores, a diferencia de *Z. callydrias* que es más pronunciada y esta sobre la M-3.

Distribución:

General.- Se distribuye desde Brasil y Colombia hasta Centroamérica (Panamá, Costa Rica, Nicaragua, El Salvador y Guatemala) y México, en donde se le encuentra principalmente por la vertiente del Pacífico, desde Colima hasta Nayarit; por el lado del Golfo se registró para Veracruz. Península de Yucatán.- En Quintana Roo (por toda la costa del Caribe) y Campeche (reserva de la Biosfera de Calakmul).



© 2006 Kim Davis & Mike Stangeland * <http://www.kimandmikeontheroad.com/>



Hábitat:

Prefiere sitios cercanos a la costa del Caribe (no se le encontró después de los 216 Km); con una topografía nula o poco pronunciada (0-99m), distribuidos en la latitud 20°N y en el rango de humedad de 1000-1500mm de precipitación (no se registró para zonas secas, de los 600-1000mm), prefiriendo los de mayor humedad (1200-1500). En la PY, *Z. ellops* se distribuye más en temperaturas medias (24-26°C; no se le registró para las isothermas 22-24°C y 26-28°C). Fue observada con mayor incidencia

para ambientes de selva mediana, aunque también se le vio en vegetación bajo disturbio y asociaciones vegetales acuáticas. Con relación a los centros urbanos se observó con mayor frecuencia cerca de ellos, con una disminución gradual hacia sitios conservados (lejos de los centros urbanos).

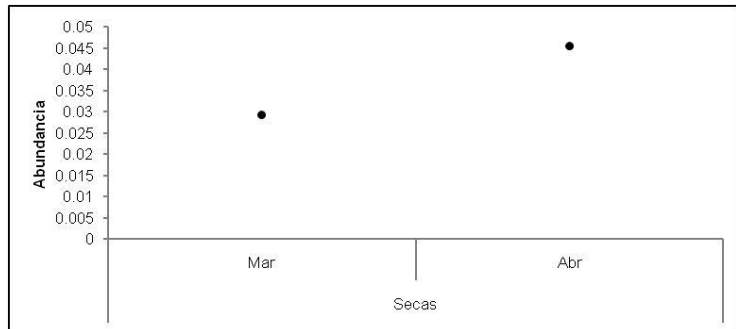
Plantas hospederas:

Zuelania guidonia, *Casearia sylvestris* y *C. nitida* son las especies vegetales hospederas de esta mariposa que se encuentran en la PY.

Época de vuelo:

Al igual que *Z. callydrias*, se registró con mayor frecuencia para la

temporada de secas. Aquí debe considerarse que la mayoría de los registros obtenidos fue por literatura.



*** *Anaea troglodyta aidea* (Guerin-Meneville, [1844])

Sinónimos: *Nymphalis aidea* (Guérin, [1844]); *Paphia morrisonii* (H.W. Edwards, 1883); *A. troglodyta apicata* Röber, 1916



Fuentes de referencia:

Colecciones.- ECOCH (1513 ejemplares c/nc y 2403 rv); CNIN (LEP 38290, LEP 38371, LEP 38332); MGCL/FLMNH (48 ejemplares c/nc).

Literatura.- BCA (2); Comstock, 1961 (1); de la Maza y Gutiérrez-Carbonell, 1992 (23).

Descripción:

Mariposas de color café-anaranjado. Dos formas estacionales: la otoñal e invernal con el ápice de las

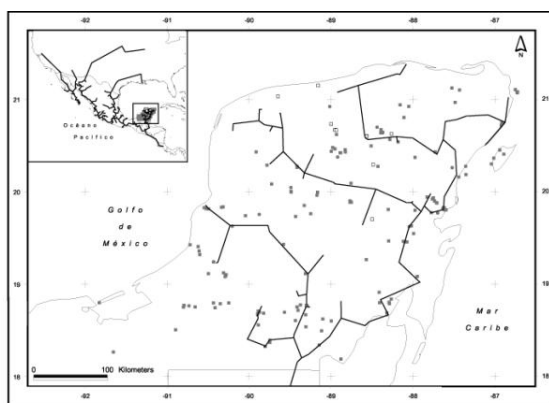
alas anteriores agudo y la forma de la estación seca con el ápice redondeado; las primeras son más brillantes en color que las de ápice redondeado. La longitud de las alas anteriores oscila entre 37–40 mm; en los machos varía entre 28–32 mm y en las hembras 33–36 mm. El margen distal de las alas anteriores es recto; una banda pálida, por la parte dorsal, corre de las alas posteriores a las anteriores.



Distribución:

General.- Desde Costa Rica, todo México hasta el centro de Estados Unidos (a la altura de Kansas).

Península de Yucatán.- A lo largo de toda la península, desde cero a 290 msnm.



Hábitat:

Aunque *A. t. aidea* se distribuye a lo largo de toda la PY, presenta dos picos mayores (abundancia), uno entre cero y 99 (21°N) y otro a 200 o más metros sobre el nivel del mar (18 y 20°N); dentro de estos rangos, prefieren sitios alejados de la costa del Caribe (mayores abundancias a más de 216 km de esta línea de costa). Los individuos de esta especie optan por temperaturas altas (abundancias mayores al norte de Yucatán, en la isoterma 26–28 °C, isoyeta 600-800 mm). Relacionada con sitios en los que predomina selva baja, aunque también tiene una representación importante en áreas en las que el terreno tiene algún tipo de manejo (agrícola, por ejemplo); proporciones menores se observan en la selva mediana, en

asociaciones vegetales de tipo acuático y en selva alta. La distribución de esta especie se da más en sitios alejados de centros urbanos actuales (más de 6 km). Indicadora de ambientes conservados.

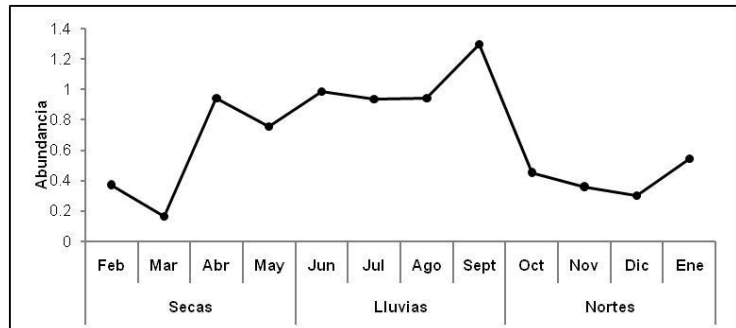
Plantas hospederas:

La larva se alimenta de especies de *Croton*, teniendo para la PY *C. yucatanensis*, *C. reflexifolius* y *C. niveus*.

Época de vuelo:

En la PY vuela durante todo el año, con mayor incidencia en la época de lluvias,

particularmente para el mes de septiembre donde se da el máximo de abundancia; en la época de secas presenta un pico menor de abundancia para los meses de abril y mayo.



*** *Fountainea eurypyle confusa* (A. Hall, 1929)

Sinónimos: *Anaea eurypyle confusa* Hall, 1929; *Anaea confusa* (Hall, 1929); *Fountainea ryphea* Godman & Salvin, 1884



Fuentes de referencia:

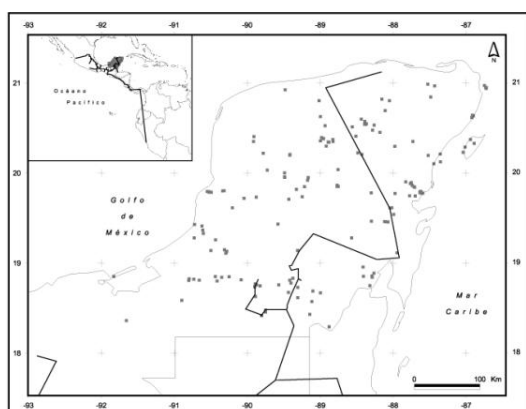
Colecciones.- ECOCH (520 ejemplares c/nc; 29 rv); CNIN (LEP 38682).

Literatura.- de la Maza y Gutiérrez-Carbonell, 1992 (1).

Descripción:

Sin dimorfismo sexual importante, solo las hembras poco más grandes que los machos (31-34 mm y 28-30 mm respectivamente). El ápice de las alas anteriores es puntiagudo; el margen externo, debajo del ápice, es cóncavo y después se vuelve convexo; el margen interno es recto. Las alas posteriores, redondeadas, con una cola corta (vena M3); el ángulo anal no pronunciado; con un doblez descolorido en el margen interno. El color naranja domina dorsalmente, con un área café oscuro hacia el ápice que se extiende hacia los márgenes costal y externo. Las alas posteriores son anaranjadas, a excepción del doblez del margen externo (decolorado y con dos ocelos en la parte media del margen costal); subapicalmente se observa una fila de puntos, junto al margen externo, que va de la cola al ángulo anal. Ventralmente, ambas alas son café-grisáceas.

es puntiagudo; el margen externo, debajo del ápice, es cóncavo y después se vuelve convexo; el margen interno es recto. Las alas posteriores, redondeadas, con una cola corta (vena M3); el ángulo anal no pronunciado; con un doblez descolorido en el margen interno. El color naranja domina dorsalmente, con un área café oscuro hacia el ápice que se extiende hacia los márgenes costal y externo. Las alas posteriores son anaranjadas, a excepción del doblez del margen externo (decolorado y con dos ocelos en la parte media del margen costal); subapicalmente se observa una fila de puntos, junto al margen externo, que va de la cola al ángulo anal. Ventralmente, ambas alas son café-grisáceas.



Distribución:

General.- Desde Bolivia hasta México.

Península de Yucatán.- Vuela en los tres estados de la PY, con mayor incidencia en sitios del estado de Campeche.

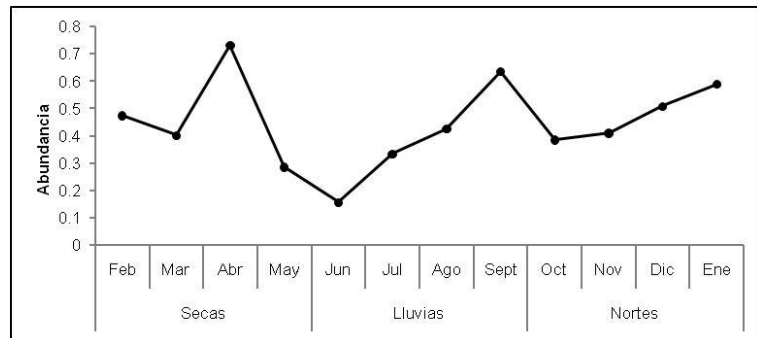
Hábitat:

Las mayores abundancias de esta especie están concentradas en sitios con topografía pronunciada (más de 200m), de las latitudes 18°N (pico mayor) y 21°N (pico menor), lejos de la costa del Caribe. Estos sitios de mayor distribución presentaron temperaturas bajas o intermedias (22-26°C), observando que no se registró para isotermas por encima de los 26°C; asimismo, son zonas conservadas (lejos de los centros urbanos) y presentan asociaciones vegetales características

de selvas baja y mediana, ubicados principalmente en la isoyeta 1000-1200mm de precipitación. Indicadora de ambientes conservados.

Plantas hospederas:

Las plantas hospederas de esta especie pertenecen al género *Croton* (Euphorbiaceae) y en la PY se distribuyen *C. reflexifolius*, *C. schideanus* y *C. niveus*.



Época de vuelo:

Al igual que las fountaineas anteriores, esta también presentó sus mayores abundancias para la época seca, con un pico para abril. En las lluvias se observó una disminución importante para el mes de julio, así como un pico menor (septiembre).



Fountainea glycerium yucatanum (Witt, 1980)

Sinónimos: *Anaea (Memphis) glycerium yucatanum* Witt, 1980

Fuentes de referencia:

Colecciones.- ECOCH (152 c/nc; 35 rv).

Literatura.- de la Maza y Gutiérrez-Carbonell, 1992 (23); Godman y Salvin, 1879-1901 (1).

Descripción:

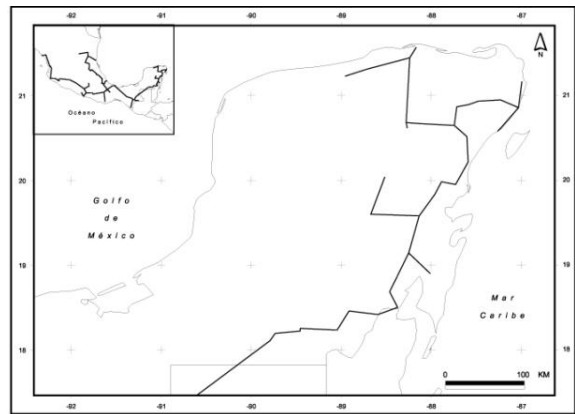
Se distingue por el margen excavado de las alas anteriores, así como por los márgenes oscuros de estas mismas y por presentar una banda amarillenta extracelular en ellas. Las alas posteriores presentan colas delgadas sobre la M-3. Dorsalmente predomina el color naranja y ventralmente son grisáceas con un patrón de líneas característico.

Distribución:

Es una especie endémica a la PY y se le ve volar en los tres estados

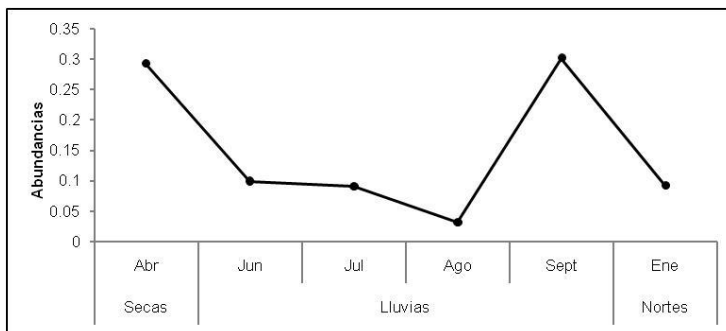
Hábitat:

Terrenos planos de las latitudes 19-21°N, pero con una clara dominancia al norte de la PY (21°N), lejos de la costa del Caribe, en donde las condiciones ambientales son más secas (600-1000mm y 22-26°C; no se le registró para la isoterma 26-28°C), predominando sitios en los que el suelo está sujeto a algún tipo de manejo agropecuario y que están a una distancia intermedia de los centros urbanos.



Plantas hospederas:

No se encontró la planta hospedera de la subespecie *yucatanum*, pero DeVries (1987) cita al género *Croton* para la especie *F. glycerium*.



Época de vuelo:

Más abundante en la temporada de lluvias (con un pico mayor para septiembre y uno menor para junio-julio), le sigue la de secas (con un pico para abril) y con menor incidencia en nortes (solo para diciembre).

Fountainea halice maya (Witt, 1980)

Sinónimos: *Anaea (Memphis) maya* Witt, 1980



Fuentes de referencia:

Colecciones.- ECOCH (33 c/nc); CNIN (LEP 38977); MGCL/FLMNH (18 c/nc).

Literatura.- Comstock, 1965 (1); D'Abbrera, 1988a (1); de la Maza, 1987 (1); de la Maza y Gutiérrez-Carbonell, 1992 (3).

Descripción:

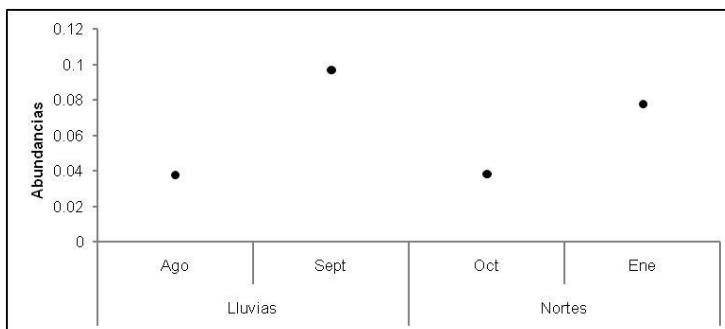
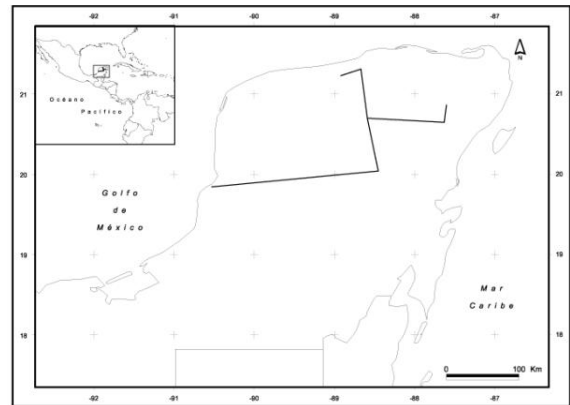
Dorsalmente predomina el color naranja; el ápice de las alas posteriores es más oscuro (café) y presenta una banda blanquecina que hace escuadra hacia la zona naranja; las alas anteriores con colas. Ventralmente son grisáceas con un patrón de líneas característico.

Distribución:

Endémica a la PY, distribuyéndose hacia el norte de la región (desde la latitud 19°N, pero con mayor incidencia en 20-21°N).

Hábitat:

Prefiere sitios relativamente secos (600-1000 mm de precipitación, aunque también se registraron unas pocas en la isoyeta 1000-1200mm), mismos que se encuentran lejos de la costa de Caribe, con temperaturas medias (24-26°C) y en los que la topografía es tenue (0-99m). Fue registrada solo para selva mediana o suelos bajo manejo, siendo más abundantes en estos últimos; sin embargo, resultado más abundante en sitios cercanos a centros urbanos, aunque también se observó lejos de ellos, sin registrarse a distancias intermedias.



Plantas hospederas:

No se tienen registrados los hospederos de *F. halice maya*, pero al igual que las otras fountaineas, la larva de esta mariposa podría alimentarse de alguna especie vegetal de *Croton*.

Época de vuelo:

Sólo para lluvias (agosto-octubre) y nortes (enero); sin embargo, esto podría deberse al esfuerzo de muestreo, ya que se distribuye norte de Yucatán, en el que se han hecho pocas recolectas.

Memphis artacaena (Hewitson, 1869)

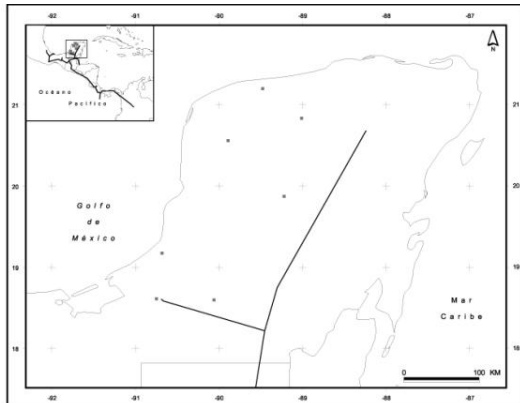
Sinónimos: *Paphia artacaena* Hewitson, 1969

Fuentes de referencia:

Colecciones.- ECOCH (L-13880, L-21489, L-21508); CNIN (LEP 39024).

Descripción:

Envergadura alar de 27-31 mm; se caracteriza por el azul de la parte dorsal y por la banda blanca prominente de las alas posteriores, mismas que tienen la orilla externa del margen interno cóncava. En las anteriores tienen colas.



Distribución:

General.- Se le encuentra en todo Centroamérica, desde Panamá hasta Belice. En México, además de la PY se le encuentra en Chiapas y Veracruz.

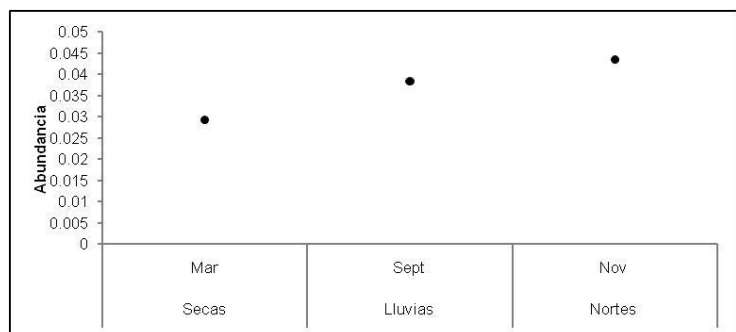
Península de Yucatán.- En la reserva de la biosfera de Calakmul (Campeche; 18°N).

Hábitat:

Prefiere sitios con topografía pronunciada (más de 200m), los que están a una distancia media de la costa del Caribe (74-215Km), con temperaturas de 22-24°C y rangos de precipitación de 1000-1500mm; se registró con mayor ocurrencia para áreas con suelo sujeto a algún tipo de manejo (cerca de los centros urbanos), aunque pocas se observaron en selva mediana (lejos de los centros urbanos; no se registró ni para selva alta ni para selva baja).

Plantas hospederas:

De los hospederos de esta Memphis, la que se encuentra en la PY es *Croton schideanus*.



Época de vuelo:

Registrada para las tres temporadas, pero con mayor incidencia en la de nortes, seguida de la de lluvias y en menor grado en secas.

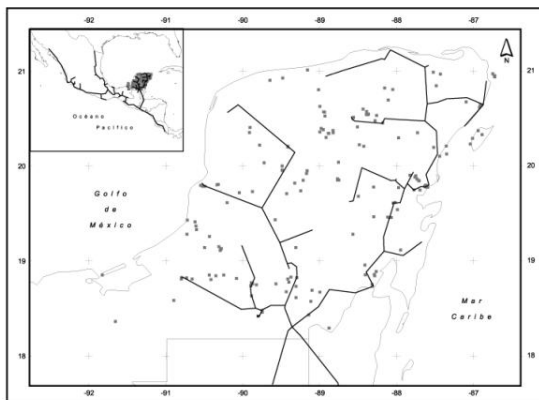
**** *Memphis forreri* (Godman & Salvin, 1884)**Sinónimo: *Anaea forreri* Godman & Salvin, 1884**Fuentes de referencia:**

Colecciones.- ECOCH (915 c/nc; 25 rv); CNIN (LEP 39057, LEP 39064, LEP 39079, LEP 39097, LEP 39098, LEP 39103, LEP 39107, LEP 39110, LEP 39112, LEP 39119, LEP 39120); MGCL/FLMNH (7497, 15139).

Literatura.- Comstock, 1965 (1); de la Maza y Gutiérrez-Carbonell, 1992 (23).

Descripción:

Con dimorfismo sexual; los machos (26-28 mm) además de presentar colas más pequeñas que la hembra en las alas anteriores, tienen una coloración azul oscuro por el dorso; las alas posteriores con manchas azuladas en el ápice y en la base de las mismas, ápice emanado, márgenes cóncavos; las alas anteriores se tornan elípticas; ventralmente son marrón pálido y blancas abigarradas, presentando una forma triangular blanquecina en el ala posterior, cerca de la excavación del margen interno. Por su parte, la hembra (30-32 mm) tiene colas de mayor tamaño; dorsalmente es azul y ventralmente es marrón arenoso con puntos negros en el área intermedia de ambas alas; las alas anteriores son totalmente elípticas y, dorsalmente, las posteriores tienen una amplia banda azul claro subapical (reducida, en ocasiones, a puntos).



tamaño; dorsalmente es azul y ventralmente es marrón arenoso con puntos negros en el área intermedia de ambas alas; las alas anteriores son totalmente elípticas y, dorsalmente, las posteriores tienen una amplia banda azul claro subapical (reducida, en ocasiones, a puntos).

Distribución:

General.- Todo Centroamérica, hasta México, en donde se le encuentra por ambas vertientes (Pacífico y Golfo), desde el Sureste hasta el norte de la República, llegando por el golfo hasta la frontera con Estados Unidos (Tamaulipas) y por el Pacífico hasta Sonora.

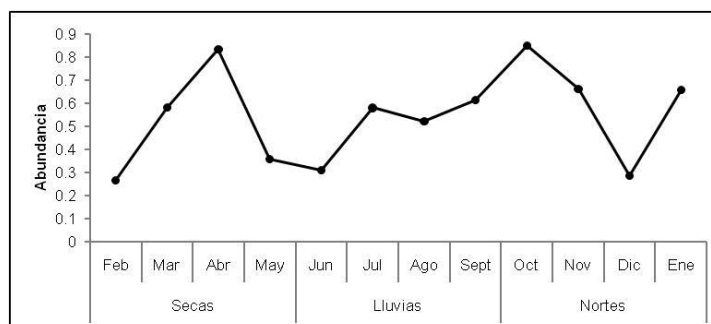
Península de Yucatán.- Ampliamente distribuida en toda la PY, principalmente hacia las latitudes 18°N y 21°N.

Hábitat:

Prefiera lugares menos cálidos (22-24°C) o de temperaturas medias (24°C), pocas se registraron para las zonas más calientes; se le registró para todas las asociaciones vegetales de la PY, aunque con mayor incidencia en las selvas mediana y baja. Asimismo, fueron sitios con topografía pronunciada y lejos de la costa caribeña. Asociadas a sitios conservados, alejados de los centros urbanos. Indicadora de buen estado de conservación.

Plantas hospederas:

La mayoría de las especies vegetales hospederas de esta *Memphis* pertenecen al género *Croton* (para la PY *C. schideanus*, *C. yucatanensis*, *C. reflexifolius* y *C. niveus*), además de *Ocotea veraguensis*.

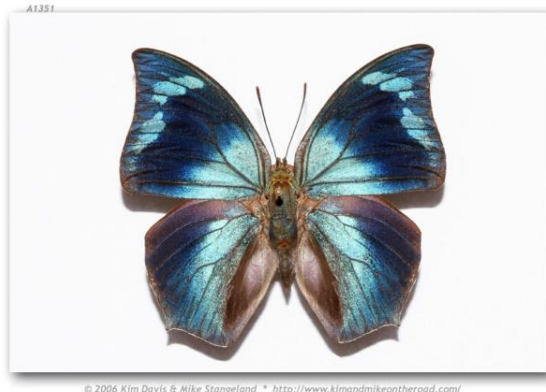


Época de vuelo:

Esta especie fue más abundante en las temporadas de lluvias y nortes, con un pico mayor de abundancia para el mes de octubre; también se les ve volar durante la época de secas, aunque en menor proporción, pero aún así se observó un pico similar al de octubre en el mes de abril.

*** *Memphis hedemanni* (R. Felder, 1869)

Sinónimos: *Nymphalis hedemanni* R. Felder, 1869



Fuentes de referencia:

Colecciones.- ECOCH (95 c/nc).

Descripción:

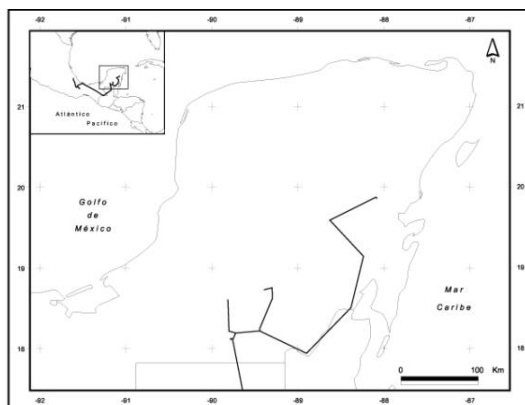
Dorsalmente la base de las alas anteriores es azul clara, coloración que se torna azul oscuro a la altura de la celda discal y por debajo del ápice se observan una serie de manchas blancas azuladas; el ápice es de un tono azul intermedio entre el de la base y la celda discal, tonalidades que se continúan hacia las

alas anteriores, mismas que presentan un área grisácea en el ángulo anal y colas pequeñas sobre la M-3. Ventralmente exhibe un patrón característico con tonos grises y cafés, además de manchas blancas en las alas anteriores.

Distribución:

General.- Esta especie se distribuye solo en México, en los estados de Veracruz y Oaxaca, además de la PY.

Península de Yucatán.- Registrada para el sur de la región (Campeche y Yucatán) sobre todo en la latitud 18°N. No se registró para el norte de la PY (latitudes 20 y 21°N), siendo su rango de distribución de los 1000-1500 mm de precipitación.



Hábitat:

Esta especie prefiere sitios con topografía elevada (más de 200 msnm), alejados de la costa del Caribe (sobre la Sierrita de Ticul), con condiciones ambientales menos cálidas de la PY (22-26°C; 1000-1500 mm), sin registrarse para la isoterma 26-28°C. Asimismo, los sitios en los que esta especie fue más abundante presentan ambientes bajo manejo o selvas medianas y bajas, en orden de importancia, siendo lugares alejados de los centros urbanos. No se registró para selva alta o asociaciones vegetales acuáticas. Indicadora de ambientes perturbados.

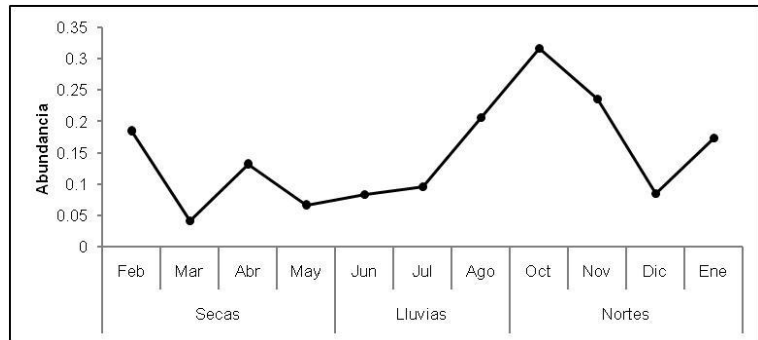
asociaciones vegetales acuáticas. Indicadora de ambientes perturbados.

Plantas hospederas:

Para esta especie de mariposa no se localizaron sus especies hospederas.

Época de vuelo:

Memphis hedemanni vuela principalmente en la temporada de nortes (presenta un pico mayor de abundancia para octubre), aunque también se ve en lluvias (sin registros para septiembre) y en menor cantidad en secas.



**** *Memphis moruus boisduvali* (W.P. Comstock, 1961)**

Sinónimos: *Anaea* (*Memphis*) *morvus boisduvali* W.P. Comstock, 1961; *Paphia onophis* Boisduval, 1870



Fuentes de referencia:

Colecciones.- ECOCH (743 c/nc); CNIN (38 c/nc); MGCL/FLMNH (7499, 7500, 7501, 7502, 15191).

Literatura.- de la Maza y Gutiérrez-Carbonell, 1992 (23).

Descripción:

Con dimorfismo sexual, aunque ambos sexos presentan colas; el macho es más pequeño (29-32 mm; la hembra 32-34 mm), además el ápice de ambas alas es aguzado; el margen de las posteriores esta cóncavo; ventralmente

son café oscuro, con el margen de las posteriores más claro. Las hembra dorsalmente son azul claro con los márgenes blancos; las colas de las alas anteriores están lobadas; ventralmente son café claro, con blanco hacia la base de las colas y en la parte media de las alas posteriores.

Distribución:

General.- En todo Centroamérica y en México en la PY y hasta Veracruz.

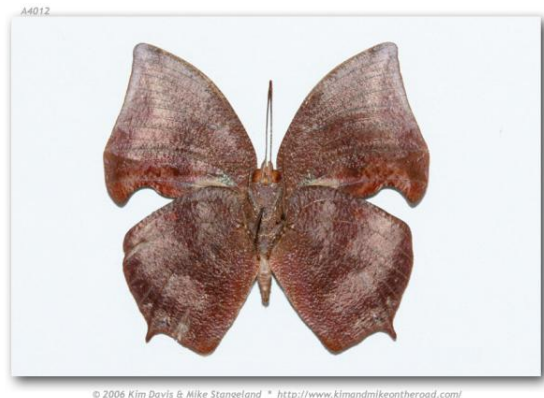
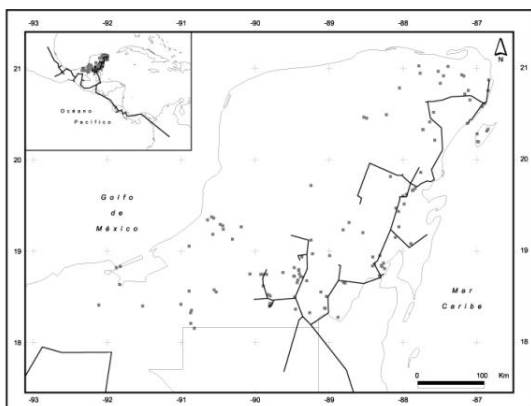
Península de Yucatán.- Se le vió volar más al sur de la PY y a lo largo del estado de Quintana Roo (latitudes 18° y 19°N); para Yucatán solo se registró en dos localidades. Tiene como límite de distribución

la temperatura y la humedad, ya que no vuela en sitios con más de 26°C, ni con precipitación menor a los 800 mm.

Hábitat:

Prefiere sitios conservados de la PY (lejos de los centros urbanos), en los que las asociaciones vegetales predominantes pertenecen a selvas mediana y baja; lugares con topografía pronunciada (200-300 msnm), alejados de la costa del Caribe, aunque también se les

observa entre 0-215 Km de esta línea de costa; asimismo, tiene mayor incidencia en la isoterma 22-24°C y en la isoyeta 1000-1200 mm de precipitación. Indicadora de sitios conservados.



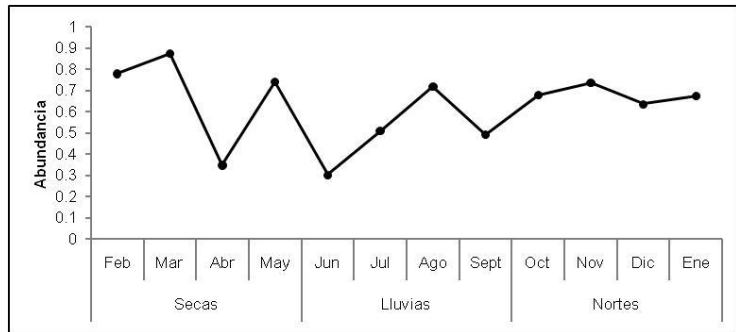
Plantas hospederas:

La larva de esta *Memphis* se alimenta de especies de *Nectandra* y *Licarea*, así como de *Ocotea veraguensis*, todas de la familia Lauraceae.

Época de vuelo:

Vuela a lo largo de las tres temporadas climáticas, aunque con mayor

incidencia para la de nortes; sin embargo, para secas y lluvias se observan picos importantes (marzo, mayo y agosto).



* *Memphis oenomais* (Boisduval, 1870)

Sinónimos: *Paphia oenomais* Boisduval, 1870; *Paphia morta* H. Druce, 1877; *Anaea oenomais lina* Röber, 1916



Fuentes de referencia:

Colecciones.- ECOCH (36 c/nc); MGCL/FLMNH (15203, 15210).

Literatura.- de la Maza y Gutiérrez-Carbonell, 1992 (23).

Descripción:

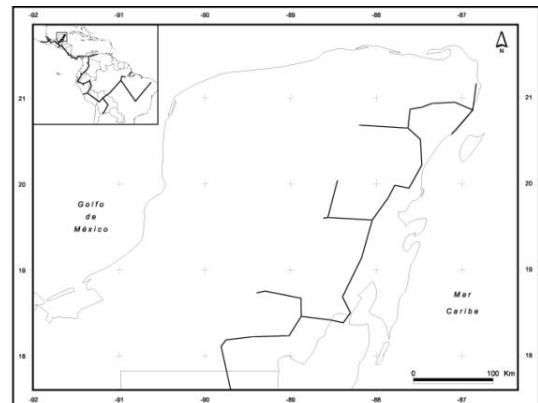
Con dimorfismo sexual, aunque el patrón tanto la hembra como el macho es muy variable. El macho tiene colas en las alas anteriores; dorsalmente es negro con azul en la base de las alas; el ápice de las alas posteriores es agudo y el margen cóncavo;

ventralmente es café rojizo y se observa una forma triangular o una línea transversa claras. La forma de las alas de la hembra es similar al macho, pero son más amplias; las colas son espatuladas; ventralmente es de color café claro, moteada y en ocasiones con un punto blanco en medio de las alas anteriores, cerca de la costa.

Distribución:

General.- Desde Sudamérica (Argentina, Bolivia, Brasil, Perú, Ecuador y Venezuela), pasando por Centroamérica (Colombia, Panamá, Costa Rica, Nicaragua, Guatemala y Belice) y hasta el sur de México en donde vuela en la PY y en ambas vertientes, por el Golfo en Veracruz y por el Pacífico en Oaxaca y Guerrero.

Península de Yucatán.- A lo largo de la costa del Caribe, desde Campeche hasta Yucatán (en la latitudes de 18°-21°N); en Campeche solo fue registrada en la reserva de la biosfera de Calakmul y en Yucatán en una reserva privada (El Zapotal). El límite ambiental para esta especie es la temperatura, ya que no se registró para la isoterma 22-24°C.



Hábitat:

La abundancia mayor se concentró en cuatro localidades de la reserva de la biosfera de Calakmul con topografía pronunciada (más de 200 msnm), aunque se observa un pico menor de abundancia entre los cero y 99 msnm; son sitios alejados de la costa caribeña cálidos, encontrándosele preferentemente en el rango de 24-28°C y 600-800 mm de precipitación; en cuanto a la vegetación se ve favorecida por asociaciones vegetales en las que los componentes son característicos de selvas mediana y baja. Se les

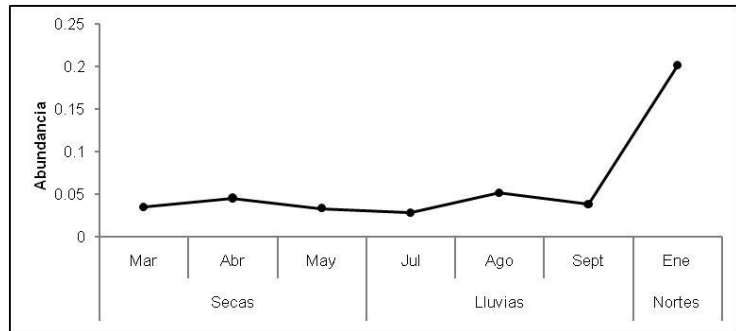
observa principalmente lejos de los asentamientos humanos, aunque también están bien representadas cerca de ellos. Considerada como indicadora de ambientes conservados.

Plantas hospederas:

La literatura reporta que la larva se alimenta de especies del género *Croton*.

Época de vuelo:

Con dos picos de abundancia en la temporada seca (abril) y en la húmeda (agosto); para la temporada de nortes (enero) se observó un repunte importante, aunque no se registró para el resto de la estación.



Memphis perenna perenna (Godman & Salvin, 1884)

Sinónimos: *Anae perenna* Godman & Salvin, 1884



Fuentes de referencia:

Colecciones.- ECOCH (L-85450, L-85451, L-85452, L-85453, L-85454, L-85455, L-85456, L-85457, L-85458, L-88591, L-88592). Nuevo registro para la península de Yucatán.

Descripción:

El ápice de las alas posteriores es agudo, el margen externo es cóncavo y las alas anteriores tienen colas delgadas; dorsalmente es azul oscuro con manchas

blancas a lo largo de los márgenes de ambos pares de alas.

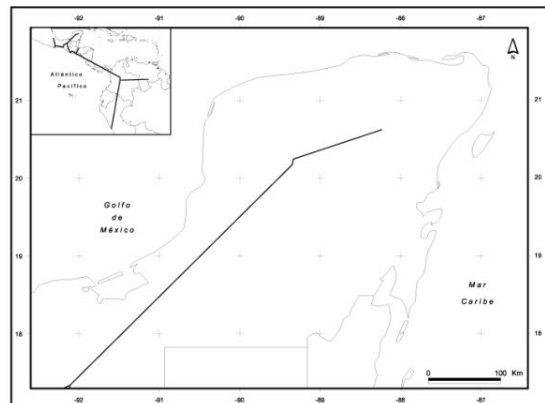
Distribución:

General.- Se distribuye en Sudamérica (Perú y Venezuela) y Centroamérica (El Salvador, Honduras y Guatemala); en México en la base de la “Y” biogeográfica mexicana (Chiapas) y hacia ambas vertientes (Oaxaca por el Pacífico y Veracruz por el Golfo), además de penetrar a la PY.

Península de Yucatán.- Se observó para el norte de la península, reportada como nuevo registro para la PY por Maya *et al.* (2008).

Hábitat:

Memphis perenna perenna fue colectada solo al norte de la Península (20°N y 21°N; en las otras latitudes de la PY); se le puede asociar con sitios localizados en la isoyeta 1200-1500, aunque también se registraron en las otras bandas de humedad de la PY; con topografía plana (0-99) y alejados de la costa del Caribe (no se observaron entre los 0-73 Km de esta línea de costa); temperaturas elevadas, ya que no fue colectada en sitios de la isoterma 22-24°C, la mayoría de los individuos fueron registrados para las temperaturas 26-28°C y pocas para 24-26°C. Prefieren selva mediana, aunque también estuvieron presentes en sitios bajo disturbio (entre 3-6 Km de asentamientos humanos) y con selva baja.

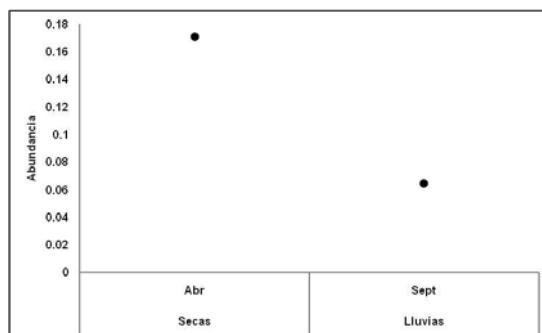


Plantas hospederas:

No se tienen documentadas las plantas hospederas para esta especie.

Época de vuelo:

Esta mariposa fue colectada solo en las temporadas de secas (abril) y en lluvias (septiembre); para definir su época de vuelo es necesario realizar más muestreos para determinarla.



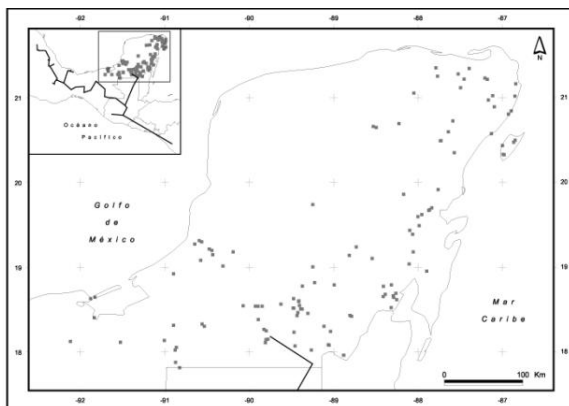
Memphis philumena xenica (H.W. Bates, 1864)Sinónimos: *Anaea promenaea* Godman & Salvin, 1884; *Paphia xenica* H.W. Bates, 1864**Fuentes de referencia:**

Colecciones.- ECOCH (L-42105, L-29862)

Literatura.- Maya *et al.* (2005).**Descripción:**

Los ápices de las alas posteriores están ligeramente acuminados y en el margen interno se observa una hendidura; las anteriores presentan colas.

Dorsalmente son de color oscuro, con una mancha azul en la base de las alas posteriores y una banda azul tenue en el borde externo; las anteriores presentan una tonalidad azul. Ventralmente son café rojizas, con una banda negra que atraviesa a las alas posteriores y en las anteriores se observan dos ocelos blancos en el margen interno.

**Distribución:**

General.- Se distribuye solo en los países de Guatemala y México; para este último ha sido reportada para Campeche, Chiapas, Oaxaca y Veracruz.

Península de Yucatán.- Para la reserva de la biosfera de Calakmul y para la localidad de Arroyo Negro, ambas en Campeche

Hábitat:

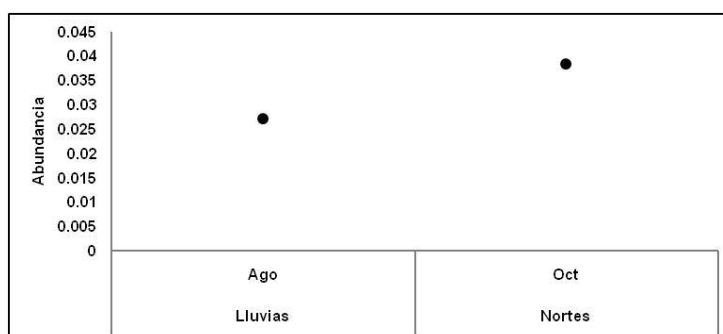
De esta especie solo se tienen dos registros para la PY, los cuales están documentados para un rango de humedad entre 1000-1500 mm, altitud de más de 200 m, cerca de la costa del Caribe, en ambientes bajo disturbio y selva mediana, así como lejos de asentamientos humanos. Sería recomendable hacer muestreos dirigidos para documentar mejor el ambiente en el que esta especie se distribuye, muestreo que permita conocer además su época de vuelo.

Plantas hospederas:

La larva de esta *Memphis* se alimenta de especies de *Nectandra* y *Licarea*, así como de *Ocotea veraguensis*, todas de la familia Lauraceae.

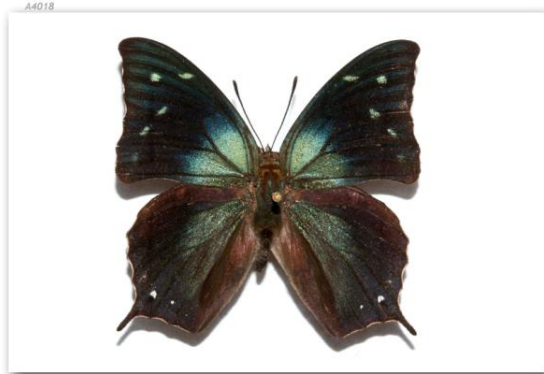
Época de vuelo:

Registrada para lluvias (agosto) y nortes (octubre); requiere de nuevos registros para obtener su fenología completa.



** *Memphis pithyusa pithyusa* (R. Felder, 1869)

Sinónimos: *Nymphalis pithyusa* R. Felder 1869; *Anaea pithyusa daguana* Bargmann, 1929



© 2006 Kim Davis & Mike Stangeland * <http://www.kimandmikeontheroad.com/>

Fuentes de referencia:

Colecciones.- ECOCH (2657 c/nc); CNIN (LEP 34403, LEP 39404, LEP 39418, LEP 39419, LEP 39439, LEP 39443, LEP 39459, LEP 39478, LEP 39480, LEP 39498); MGCL/FLMNH (7503, 7504, 7505, 7506, 7507, 7508, 7509, 14999); MZFC (52703).

Literatura.- Comstock, 1965 (1); Godman y Salvin, 1879-1901 (1); de la Maza y Gutiérrez-Carbonell, 1992 (1).

Descripción:

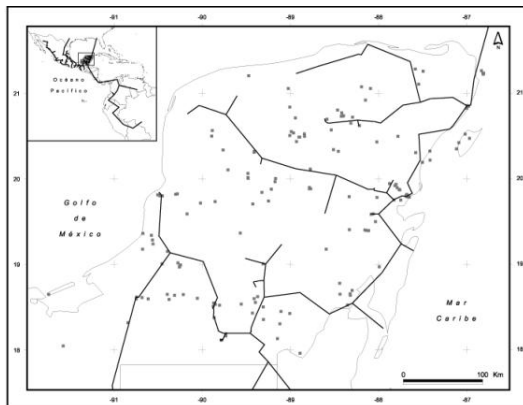
Memphis pithyusa pithyusa presenta dimorfismo sexual, así como variaciones estacionales, pero se caracteriza por la porción basal oscura de ambas alas por la parte ventral. Asimismo, dorsalmente se pueden observar cinco puntos blancos.

Distribución:

General.- En Sudamérica desde Bolivia y Brasil hasta



© 2006 Kim Davis & Mike Stangeland * <http://www.kimandmikeontheroad.com/>



Colombia, así como en todo Centroamérica, excepto El Salvador. En México se le encuentra en la península de Yucatán, así como por ambas vertientes, Golfo (Veracruz y Tamaulipas) y Pacífico (desde Chiapas hasta Sonora), además de algunos estados del centro del País (Hidalgo, Puebla y San Luis Potosí), extendiendo su distribución hasta el sur de Estados Unidos (Florida y Texas).

Península de Yucatán.- En toda la península.

Hábitat:

Aunque esta especie es de amplia distribución en toda la PY, se observó que tiene mayor incidencia al norte de la misma, en donde los ambientes son más secos y cálidos (600-1000 mm; 24-26°C), además de presentar terrenos planos; sin embargo, se registró una población importante al sur de la península, por la Sierrita de Ticul (200 o más msnm); lo anterior coincide con el patrón de distribución en la PY de esta mariposa, es decir, que presenta picos mayores en los extremos de la misma (21°N y 18°N), con un decremento en abundancia hacia el centro (19°N y 20°N); hacia el límite con Centroamérica disminuye su densidad (17°N). Asimismo, los sitios donde se registró con mayor incidencia están lejos de la costa del Caribe y la abundancia decrece hacia este litoral; se observó con mayor frecuencia en suelos con algún tipo de manejo y en asociaciones vegetales características de selva mediana y baja, mientras que en selva alta y vegetación asociada a ambientes acuáticos en menor proporción; en relación a los centros urbanos, se registró más lejos de ellos. Indicadora de ambientes conservados.

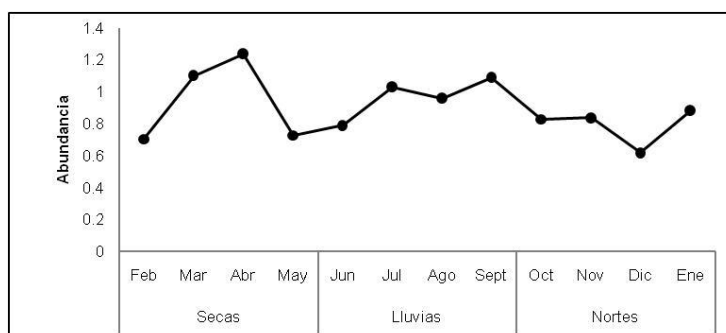
Plantas hospederas:

La larva de esta especie se alimenta de plantas del género *Croton*, de las que en la PY se tienen a *C. niveus*, *C. reflexifolius* y *C. shideanus*.

Época de vuelo:

Se le observó volar durante todo el año, con tres picos de abundancia, uno

mayor en la temporada de secas (abril) y dos menores para lluvias (julio y septiembre).



Tribu: Preponini

* *Archaeoprepona demophon centralis* (Fruhstorfer, 1905)

Sinónimos: *Prepona demophon centralis* Fruhstorfer,
1905

Fuentes de referencia:

Colecciones.- ECOCH (1051 c/n y 15 rv); CNIN (LEP 37723, LEP 37724, LEP 37725, LEP 37726, LEP 37727, LEP 37728, LEP 37729, LEP 37730, LEP 37731, LEP 37732, LEP 37733, LEP 37734); MGCL/FLMNH (7512, 7513, 7514, 7515, 7516, 7517).

Literatura.- de la Maza, 1987 (4); de la Maza y Gutiérrez-Carbonell, 1992 (16).



© 2006 Kim Davis & Mike Stangeland * <http://www.kimandmikeontheroad.com/>



© 2006 Kim Davis & Mike Stangeland * <http://www.kimandmikeontheroad.com/>

Descripción:

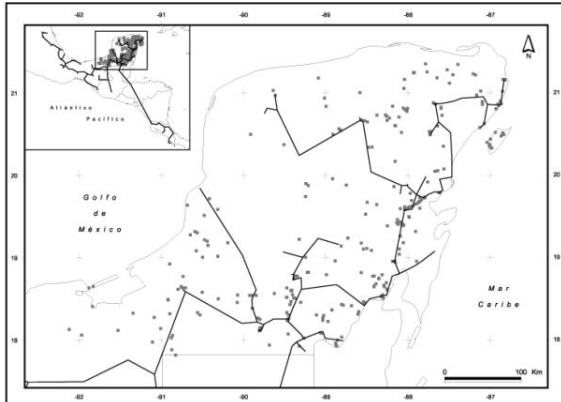
Hembras y machos muy similares. Extensión alar de 54–60 mm. Dorsalmente, las alas anteriores son negras (machos) a café oscuras (hembras), con bandas iridiscetes, azul-verdosas, en forma de triángulos isósceles, que van desde la parte media del margen interno hasta la mitad del ala; se observan dos puntos azules subapicales; en las alas posteriores se continúan las bandas iridiscetes. Ventralmente domina el color café pálido, con un patrón complicado

formado por áreas café oscuro y líneas negras delgadas, de las que, en las alas posteriores, resalta una media ondulada, no dentada, además de una fila de óselos con luz azul a lo largo del margen externo.

Distribución:

General.- Desde Honduras, Guatemala y Venezuela hasta el sureste de México (Veracruz, Tabasco, PY) hasta San Luis Potosí.

Península de Yucatán.- A lo largo de toda la Península, excepto en la banda más seca (norte de PY), es decir, se encontró por encima de los 600 mm (800 – 1500 mm).



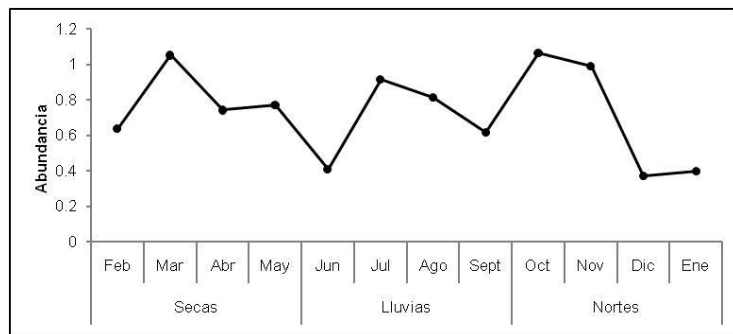
Hábitat:

A. demophon c. tiende a distribuirse hacia el sur de la PY (incremento de la abundancia de la latitud 21°N a la de 17°N -), prefiriendo sitios de mayor humedad, con abundancias mayores en la banda de humedad de los 1000 a 1200 mm (temperaturas entre los 24 - 26°C); sitios con altitudes mayores a los 200 msnm, alejados de la costa caribeña, aunque se observó un pico de abundancia importante en sitios cercanos a esta costa (en el rango de 0 – 73 Km). Esta especie

prefirió sitios conservados de selvas alta, mediana y baja, alejados de los centros urbanos. Esta especie se considera como indicadora de ambientes conservados.

Plantas hospederas:

Tiene como hospederos larvales a especies vegetales de la familia Annonaceae, teniendo en la península de Yucatán a *A. reticulata*, *A. purpurea*, *A. muricata* y *Oxandra lanceolata*; asimismo, especies de los géneros *Swartzia* (Fabaceae), *Rourea* (Connaraceae), *Ocotea* y *Nectandra* (Lauraceae), teniendo que en la península se distribuyen *S. cubensis*, *R. glabra*, *O. veraguensis* y *O. campechiana*.



Época de vuelo:

A esta mariposa se le vió volar durante todo el año, teniendo preferencia por los meses de las temporadas seca y la de nortes; particularmente para abril (secas), donde se observó el pico de mayor abundancia; en la época fría (nortes), para octubre y noviembre, también se tiene una representación importante de esta especie.

** *Archaeoprepona demophoon gulina* (Fruhstorfer, 1904)

Sinónimos: *Prepona antimache gulina* Fruhstorfer, 1904



Fuentes de referencia:

Colecciones.- ECOCH (704 c/n y 22 rv); CNIN (LEP 37825, LEP 37832, LEP 37833, LEP 37834); MGCL/FLMNH (7518).

Literatura.- de la Maza y Gutiérrez-Carbonell, 1992 (23).

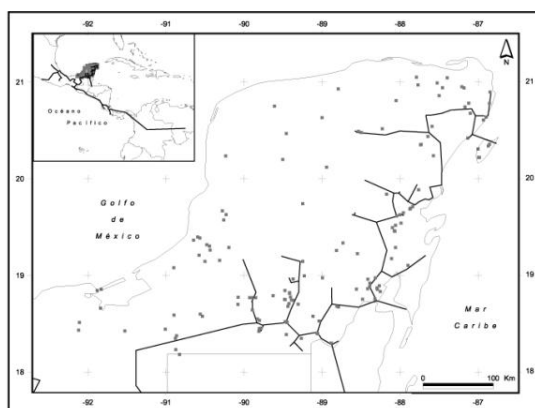
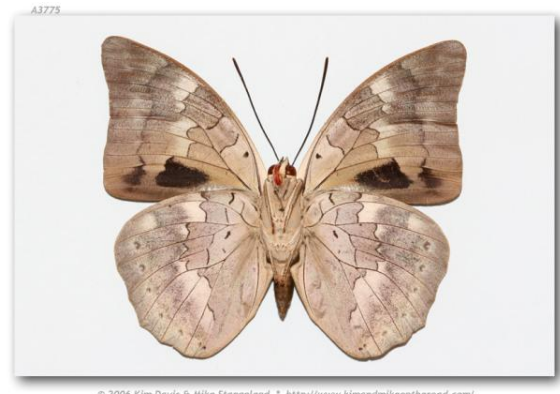
Descripción:

Dorsalmente, las alas anteriores con una banda triangular azul-verdosa, de una anchura de no más de

10mm; manchas rectangulares radiales externas, de color azul-verdosas; en las posteriores se continua esta banda, siendo azul-verdosa iridiscente. Ventralmente son grisáceas, algunas con tonos cafés y presentan un complicado arreglo de zonas oscura y líneas negras.

Distribución:

General.- Entre el nivel del mar y 1,600 msnm, en México se ve por el lado del Pacífico y del Atlántico, desde la península de Yucatán hasta San Luís Potosí y sur de Tamaulipas. Todo centro América y hasta Venezuela, Colombia y Brasil.



Península de Yucatán.- Se le ve volar a lo largo de toda la PY, desde los 0 hasta los 280 msnm, aunque no por debajo de los 1000 mm de precipitación.

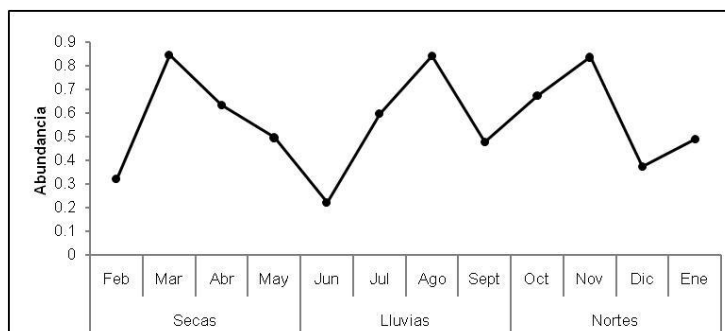
Hábitat:

Archaeoprepona demophoon gulina tiene una clara preferencia por sitios conservados, característica corroborada descriptiva y estadísticamente, por lo que se considera como indicadora de ambientes conservados; así, este Charaxinae presenta mayores abundancias en sitios con asociaciones vegetales propias de selvas alta, baja y mediana (en orden de importancia), además de estar alejados de centros urbanos. Asimismo, los sitios en los que mejor se distribuye están al sur de la PY (entre las latitudes 17 y 18 °N), con una disminución gradual hacia el norte; en las isotermas

de menor temperatura (22-24°C y 24-26°C) e isoyeta de mayor humedad (1200-1500 mm), aunque alejados de la costa del Caribe (74 a más de 216 km) y tienen un relieve de más de 200 m.

Plantas hospederas:

La larva de esta mariposa se alimenta de especies vegetales de la familia Lauraceae, particularmente de los géneros *Persea*, *Nectandra* y *Ocotea*, los que en la PY están representados por las especies *P. americana*, *N. hihua*, *O. veraguensis* y *O. campechiana*.



Época de vuelo:

Los picos de mayor abundancia se observan en las temporadas fría (Nortes) y seca, principalmente en los meses de octubre y noviembre para la primera y marzo y abril para la seca.

Archaeoprepona meander phoebus (Boisduval, 1870)Sinónimos: *Prepona phoebus* Boisduval, 1870**Fuentes de referencia:**

Colecciones.- ECOCH (L-24539, L-43064).

Descripción:

Ventralmente se distingue por el contraste en dos mitades, una clara y otra oscura, marcada por una línea más oscura; la parte basal es blanca o más



© 2008 Jean-Claude Petit

clara que la distal, la cual es marrón.



© 2008 Jean-Claude Petit

Distribución:

General.-

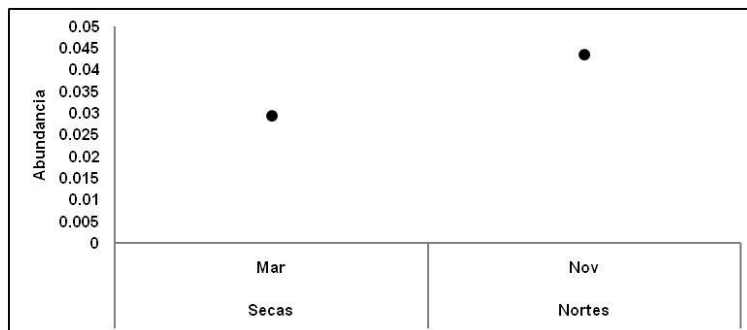
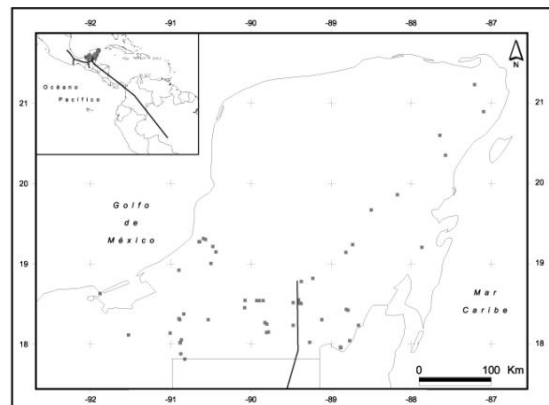
Desde Sudamérica (Brasil y Colombia), Centroamérica (Guatemala, Honduras y Panamá) hasta México, donde se encuentra en Campeche y Oax

aca.

Península de Yucatán.- El Cibalito y la reserva de la biosfera de Calakmul, Campeche.

Hábitat:

Los dos ejemplares que se tienen para la PY fueron recolectados en sitios de la isoyeta 1000-1200 mm de precipitación, isoterma 24-26°C, con una topografía marcada (más de 200 m), lejos de la costa del Caribe,



en las latitudes 17°N y 18°N, con vegetación característica de selva alta y selva mediana.

Plantas hospederas:

Se alimenta de especies de los géneros *Licaria*, *Ocotea* y *Nectandra*.

Época de vuelo:

Un ejemplar fue colectado en la temporada de secas (marzo) y el otro en nortes (noviembre). Es necesario un muestreo dirigido para establecer bien su hábitat y fenología.

** *Prepona laertes ocatavia* Fruhstorfer, 1905

Sinónimos: *Prepona omphale amesia* Fruhstorfer, 1905; *P. joiceyi naranjensis* Le Moulton, 1932; *P. pseudojoiceyi apollinmari* Le Moulton, 1932; *P. pseudojoiceyi fonquerniei* Le Moulton, 1932; *P. pseudojoiceyi hondurensis* Le Moulton, 1932; *P. pseudojoiceyi draudti* Le Moulton, 1932; *P. omphale subdives* Le Moulton, 1932; *P. omphale caucensis* Le Moulton, 1932; *P. omphale aguacensis* Le Moulton, 1932; *P. omphale guatemalensis* Le Moulton, 1932; *P. omphale schausi* Le Moulton, 1932; *P. pseudomphale lichi* Le Moulton, 1932; *P. subomphale* Le Moulton, 1932.

Fuentes de referencia:

Colecciones.- ECOCH (279 c/nc); CNIN (LEP 38049, LEP 38061, LEP 38064, LEP 38071, LEP 38080, LEP 38086, LEP 38095, LEP 38101, LEP 38102, LEP 38103); MGCL/FLMNH (7519).

Literatura.- de la Maza y Gutiérrez-Carbonell, 1992 (1).

Descripción:



Se distingue porque dorsalmente, en las alas posteriores, presenta dos tonalidades de azul iridiscente; ventralmente, las alas posteriores tienen una forma triangular, aislada de la línea media y sobre el ápice

Distribución:

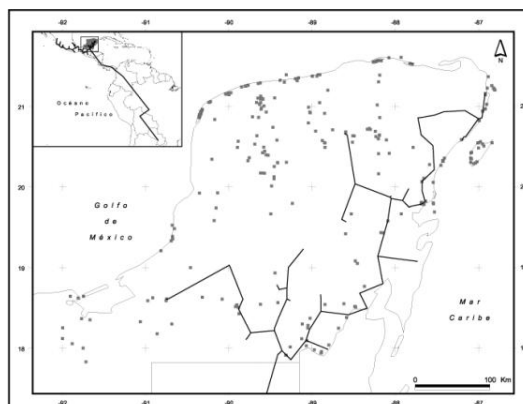
General.-; En Sudamerica desde Paraguay, Brazil, Bolivia y Colombia, pasando por Centroameria (Costa Rica, Guatemala y Honduras) y México, en donde se

distribuye en la Península de Yucatán, por la vertiente del Pacífico (desde Oaxaca hasta Nayarit) y por la del Golfo (Veracruz).

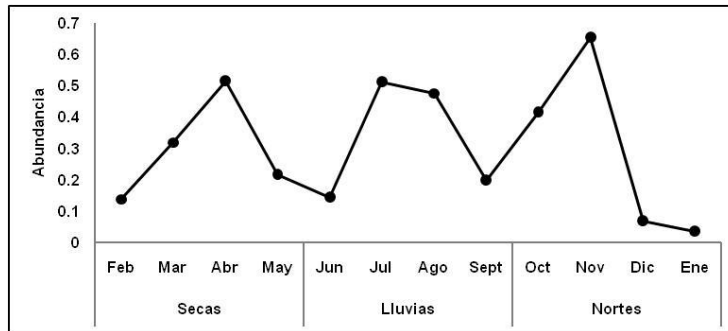
Península de Yucatán.- Al sur de Campeche y en Quintana Roo y Yucatán por la costa del Caribe.

Hábitat:

Aunque esta especie de distribuye en toda la PY, no se le encuentra en sitios donde la humedad promedio anual varía entre 600-1000 mm y dentro del rango de mayor humedad, se registró más para los 1000-1200 mm;



asimismo, no se documentó para la isoterma 26-28°C (mayor incidencia entre 22-24°C). Los lugares



donde presentó mayor incidencia son de topografía pronunciada (más de 200 msnm), están alejados de la costa del Caribe (aunque se distribuye a lo ancho de la PY, pero con disminución gradual en sus poblaciones hacia esta línea costera); latitudinalmente se distribuye más en los 18°N y su abundancia

disminuye gradualmente hacia el norte de la PY (21°N); también se observó un pico importante en la latitud 17°N. La asociaciones vegetales características de los lugares donde se distribuye *Prepona laertes octavia* son selva baja y selva mediana, con mayor incidencia en selva alta, suelo bajo manejo y vegetación acuática. Esta especie es considerada como indicadora de ambientes conservados (se registró más lejos de sitios urbanos).

Plantas hospederas:

Las especies vegetales, de las que la larva de esta mariposa se alimenta, las que se distribuyen en la PY son *Melicoccus bijugatus* (Sapindaceae), *Pithecellobium* sp., *Inga vera*, (Mimosaseae), *Andira inermis* (Leguminoseae) e *Hirtella americana* (Chrysobalanaceae).

Época de vuelo:

Vuela durante todo el año, con tres picos importantes: uno en nortes (octubre), otro en lluvias (julio-agosto) y otro más en secas (abril).

Prepona pylene philetas Fruhstorfer, 1904

Sinónimos: *Prepona demophile philetas* Fruhstorfer, 1904



© 2006 Kim Davis & Mike Stangeland * <http://www.kimandmikeontheroad.com/>

Fuentes de referencia:

Colecciones.- ECOCH (318 c/nc); CNIN (LEP 38119, LEP 38120, LEP 38123, LEP 38124, LEP 38125).

Descripción:

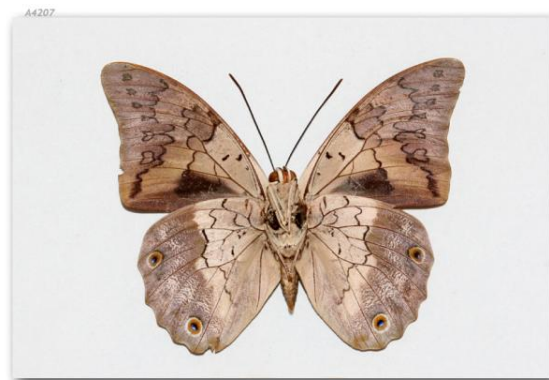
Dorsalmente presenta una banda de azul iridiscente sobre las alas anteriores y se prolonga hacia los posteriores. Ventralmente una mancha apical triangular, de color negro y una café hacia el margen

externo.

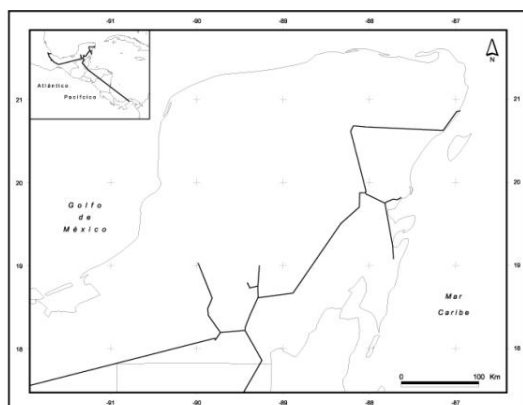
Distribución:

General.- En Centroamerica se distribuye en Panamá y Colombia, además del sureste de México (PY y Veracruz).

Península de Yucatán.- En toda la PY, con mayor incidencia en las reservas de la biosfera Calakmul y Sian Ka'an, además del sur de Yucatán.



© 2006 Kim Davis & Mike Stangeland * <http://www.kimandmikeontheroad.com/>



Hábitat:

Esta *Prepona* no se distribuyó hacia la parte más seca de la PY (600-1000 mm; 21°N); prefirió condiciones menos cálidas, con una humedad promedio anual entre los 1000-1200 mm, temperatura en el rango de los 22-26 °C, sitios en los que el terreno presente topografía pronunciada y selvas bajas o medianas (también en ambientes bajo disturbio y vegetación acuática, no en selva alta). Su abundancia presentó una disminución gradual del sur hacia el norte de la región, lo mismo que del lado del

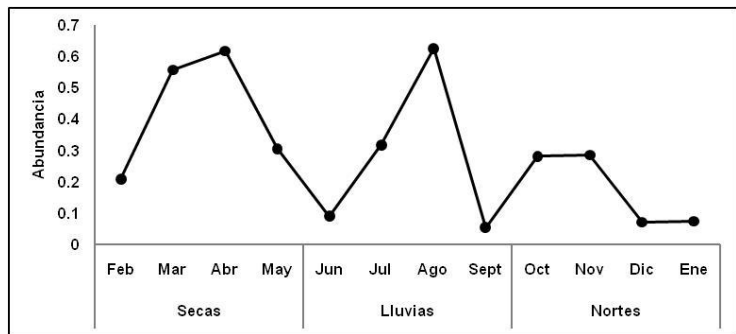
Golfo hacia la costa del Caribe. Indicadora de ambientes conservados.

Plantas hospederas:

No se tienen registradas plantas hospederas para esta especie.

Época de vuelo:

Vuela todo el año, con picos de abundancia en lluvias (agosto) y secas (abril).



Anexo 2.-

Maya-Martínez A., Schmitter-Soto JJ, Pozo C. Enviado. Charaxinae (Lepidoptera: Nymphalidae)
Panbiogeography of Yucatan Peninsula, Mexico. Florida Entomologist.

FLORIDA ENTOMOLOGIST
(An International Journal for the Americas)

JAMES L. NATION, EDITOR
Dept. of Entomology & Nematology
Bldg 970, Natural Area Dr., Box 110620
University of Florida, Gainesville, FL 32611-0620

e-mail: jln@ufl.edu
Telephone (352) 392-1901, X 146

March 13, 2009

Dr. Maya-Martínez
Instituto Nacional De Investigaciones
Forestales, Agrícolas Y Pecuarias (Inifap)
Km. 3.5 Carretera Chetumal-Bacalar,
C.P. 77049, Chetumal, Quintana Roo, Mexico.

Maya.Aixchel@Inifap.Gob.Mx; Aixchel_Maya@Yahoo.Com.Mx

I am attaching two reviews, one of which is a track-marked document, of your current manuscript. Please consider carefully the suggestions made by the reviewers, and/or questions that have been raised about your work. Both reviews are quite critical of the work and the writing. Reviewer 1 suggested to me that the paper should be rejected, but Reviewer 2 (the one who track-marked the document) suggests very major revision. My decision as Editor is to accept a new revision, which I will send for review again. When I look at the References Cited, I feel that Reviewer 2 (Track Marked) may be correct in thinking that the listing of so many references is unnecessary. Maybe you should very carefully list only those that are most relevant to your panbiogeographic study. Some of the titles of the papers listed suggest to me that they may have little or nothing to do with panbiogeography or with the Charaxinae in the Yucatan Peninsula. Reviewer 1 has raised a number of serious questions about the validity of pangeobiographic analyses. Try to see if you can answer some of the points raised. I like your two figures, but feel that the Tables may not be particularly relevant to the main theme of the paper, but you and your colleagues should discuss this and make a decision about them - whether to include them in a revision or not.

I invite you to make the best revision that you can and send me an electronic version as an attachment to an e-mail. I do not need a paper copy; I am trying to reduce paper copies.

Florida Entomologist has changed the format for listing authors in References Cited to comply with requirements of BioOne for our world wide web listing.

MAYA-MARTÍNEZ ET AL.: CHARAXINAE ORIGIN IN YUCATAN

PENINSULA

¹INSTITUTO NACIONAL DE INVESTIGACIONES
FORESTALES, AGRÍCOLAS Y PECUARIAS (INIFAP)
KM. 3.5 CARRETERA CHETUMAL-BACALAR,
C.P. 77049, CHETUMAL, QUINTANA ROO, MEXICO.

maya.aixchel@inifap.gob.mx; aixchel_maya@yahoo.com.mx

CHARAXINAE (LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE) PANBIOGEOGRAPHY OF YUCATAN
PENINSULA, MEXICO

AIXCHEL MAYA-MARTÍNEZ¹, JUAN J. SCHMITTER-SOTO² AND CARMEN POZO²

¹INIFAP, ²EL COLEGIO DE LA FRONTERA SUR (ECOSUR), AV. CENTENARIO KM 5.5,
COL. PACTO OBRERO, C.P. 77014.

ABSTRACT

The origin of the Charaxinae lepidopteroфаuna of the Yucatan Peninsula is elucidated by means of a panbiogeographical analysis. The expectation was that this biota followed a pattern of Neotropical distribution, with Mesoamerican biotic elements as well as Antillean. A data base was generated with worldwide distributional records of Charaxinae. The panbiogeographical analysis used the program *Trazos2004*, an extension for *ArcView*. A total of 519 species were obtained, and 396 worldwide individual tracks were generated. Fourteen genera presented a purely Neotropical distribution, and four were present exclusively in the Old World. Seventeen generalized tracks were obtained for the Americas; two of these penetrate into the Yucatan Peninsula. It is concluded that the origin of the Yucatec Charaxinae fauna is tropical, following in America the Neotropical pattern, the so-called Mexican biogeographic "Y". This fauna originates from two invasions of Mesoamerica: one older (perhaps Miocene), that penetrated across the "Sierrita de Ticul" (a low mountain range); the other one more recent (Pliocene), which invaded along the Caribbean coast. These two generalized tracks add to the other five Neotropical patterns already established for Neotropical Mexico.

KEY WORDS

Charaxinae, Lepidopteroфаuna, Neotropical, Panbiogeography, Historical Biogeography, Yucatan.

RESUMEN

Se identifica el origen de la lepidopterofauna de Charaxinae de la península de Yucatán mediante un análisis panbiogeográfico, bajo la hipótesis de que esta biota presenta un patrón típico de distribución Neotropical, con elementos tanto mesoamericanos como antillanos. Se generó una base de datos con los registros de Charaxinae a nivel mundial. Para el análisis panbiogeográfico se utilizó el programa *Trazos2004*, una extensión para *ArcView*. Se obtuvieron 519 especies y se generaron 396 trazos individuales mundiales. Catorce géneros fueron de distribución sólo neotropical, mientras que cuatro fueron exclusivos del Viejo Mundo. Se obtuvieron 17 trazos generalizados para el continente americano; dos de ellos penetraron a la península de Yucatán. Se concluye que el origen de la fauna yucateca de Charaxinae es tropical, siguiendo el patrón típico neotropical llamado la “Y” biogeográfica mexicana. Esta fauna se originó de dos invasiones mesoamericanas: una más antigua (tal vez mioceno), que penetró por la “Sierrita de Ticul”; la otra, más reciente (plioceno), invadió a lo largo de la costa del Caribe. Los dos trazos obtenidos se añaden a los cinco patrones neotropicales previamente establecidos para el México neotropical.

The biota of the Yucatan Peninsula (YP) is influenced by Neotropical components (Morrone *et al.* 1999), Central and South American (Mesoamerican; Espejel 1987), Antillean or both, in addition to endemic elements (Estrada-Loera 1991). Some authors have considered the Neotropical component to be dominant (approximately 60% of the species; Estrada-Loera 1991), while others report that the Antillean affinity could be the most important. Moreover, some workers consider that these elements invaded YP homogeneously (Estrada-Loera 1991), while others coincide that there were several invasions at different times and with different origins (e.g. Schmitter-Soto & Salazar-Vallejo 2003; Schmitter-Soto 2002). Concerning insects, the relationship between the Antillean and the Mesoamerican faunas was thought to depend on migration events (Liebherr 1988; Donnelly 1998); however, it thought that this component is secondary, albeit interesting (Estrada-Loera 1991; Carnevali *et al.* 2003)

The oldest rocks in YP are Paleozoic; nevertheless, the region has undergone, throughout its history, diverse transgressions and regressions, and it was completely immersed during the Cretaceous, whereas in the Paleocene-Eocene a regression left the YP partially emerged. During the mid-Eocene the peninsula totally sank again, and at the end of this period it rose again, leaving under water just parts of the northeast and the Caribbean versant, which remained as a shallow sea until the early Miocene. The sea advanced during the rest of the Miocene and the early Pliocene, pushing the eastern coast inland as far as Laguna Chichancanab, which today is close to the geographic center of YP. The main marine regression occurred during the transition Pliocene-Pleistocene (Beutelspacher 1984; Espejel 1987; Suárez-Morales 2003).

Butterflies co-evolved with the flowering plants, about 110 million years ago (mya), during the late Cretaceous (Miller & Miller 2001); however, the Nymphalidae evolved 70-65 mya (transition Cretaceous-Tertiary), so the distribution of these butterflies was still under the influence of the “Gondwana effect”, because at that time the last connections of this continent

still remained (Tyler *et al.* 1994; Grimaldi & Engel 2005). On the other hand, the recent distribution of the Rhopalocera in the Americas became established during the Pliocene, when the mountain ranges known as Sierra Madre Occidental and Sierra Madre Oriental arose, resulting in the peculiar Y-shaped pattern (the “Mexican biogeographic Y”) of Neotropical species (Morrone & Márquez 2003; Vargas *et al.* 2006; Mariño *et al.* 2007).

Panbiogeography was chosen as the analytical tool, because this technique generates explicit hypotheses on the distributional patterns of taxa. This analysis helps to establish *spatial homologies*, that is, the biogeographic coherence of faunal components (Croizat-Chaley 1982; Craw & Weston 1984; Craw 1988; Morrone & Crisci 1995; Grehan 2003; Ruggiero & Ezcurra 2003). The aim of this work is to set up a potential scenario of the historical establishment of the diurnal lepidopterofauna in the YP, in particular the subfamily Charaxinae as a focal group, because these butterflies display high abundance and richness in the region, compared to other Lepidoptera groups; moreover, the Charaxinae have been considered like diagnostic species to classify biogeographic regions (Vargas *et al.* 2006), as well as bioindicators of conservation (Pozo *et al.* 2003).

We ask, are there just two components, namely Central American and Antillean, or are these composites? The biogeographic origin of Charaxinae fauna is tropical, temperate, or a mixture of both components? Is the Charaxinae fauna formed by Mesoamerican or Antillean biotic elements, or both? The null hypothesis is that the fauna of YP has only one origin, from Central America. Moreover, we expect the Charaxinae to display patterns congruent with the typical Mexican Neotropical distribution (the “Mexican Y”). To achieve this, we performed a panbiogeographical analysis of the Charaxinae focusing on the generalized tracks that penetrate

in the YP, comparing our data with those for other taxa, in order to reach a general view of the biogeography of this region.

MATERIALS AND METHODS

Focal group

The Charaxinae were chosen because they are regionally abundant, compared to other Lepidoptera (e.g. Papilioninae and Libytheinae: Pozo *et al.* 2003; Maya *et al.* 2005) and because their taxonomy is well-known (Vargas *et al.* 2006; Wahlberg *et al.*, 2003; Wahlberg and Brower, 2008). Most of their species are Tropical, with some Temperate; many reach their extreme distribution in Mexico and the Amazonas. Moreover, most charaxins do not carry out important migrations; they are rather well-associated with particular types of vegetation. The Charaxinae are fast-flying butterflies, sometimes mimicking leaves, but the main synapomorphy of the group are the partially or totally sclerotized parapattagia (Hoffman 1940; Ehrlich 1958; Ackery 1984; Ehrlich 1984; DeVries 1987; Queiroz 2002; Joly 2003; Lamas *et al.* 2004; Mielk *et al.* 2004; Vargas *et al.* 2006; Wahlberg *et al.*, 2003; Wahlberg and Brower, 2008). The detailed phylogeny is unknown, but the subfamily is considered monophyletic (Krenn *et al.* 2001; Wahlberg *et al.* 2003; Molleman *et al.* 2005; Douglas *et al.* 2007; Wahlberg and Brower, 2008).

Study area

The YP is considered a biogeographical province, bounded by natural limits; it has a relatively low relief, although its microtopography can be quite complex, due to karstic features. There is a conspicuous humidity gradient (dry in the north, wet in the south), which correlates with vegetation: mainly subperennial rainforest, as well as subdeciduous rainforest, evergreen rainforest, low deciduous forest, low floodable forest and other plant assemblages (e.g.

mangroves; Smith 1941; Escalante *et al.* 1993; Arita & Vázquez-Domínguez 2003; Carnevali *et al.* 2003; Orellana *et al.* 2003).

Sampling

American Charaxinae data came from documented records (Godman & Salvin 1879-1901; Godman *et al.* 1887-1901; Comstock 1961; de la Maza 1987; d'Abbrera 1988a, b; Caldas 1992; de la Maza & Gutiérrez-Carbonell 1992; Emmel & Warren 1993; Caldas 1994; Bizuet-Flores *et al.* 2001; Pozo *et al.* 2003; Maya *et al.* 2005; Maya *et al.*, 2009; among others) and collections (electronic databases: CONABIO [Colección Nacional de Insectos, Mexico; Museo de Zoología de la UNAM]; Lepidoptera and some other life forms; Opler *et al.* [2006]; The Global Biodiversity Information Facility; Willmott & Hall [2006], Museo de Zoología de ECOSUR; The McGuire Center for Lepidoptera and Biodiversity, among others). Most records included geographic information, mainly latitude and longitude; when these were not available in the original source, they were estimated (geographic databases: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática-INEGI-; Global Gazetteer Version 2.1; Geography Population Map City and Cities Coordinates Location).

Track analysis

To achieve the analysis, for every american taxon an individual track was generated, using *ArcView* (ESRI, Redlands), with an extension named *Trazos2004* (Rojas 2007), ignoring species known from only one locality. Extension *Trazos2004* applied the concept of the neighbor more closed for traced the track (Rojas 2007). The generalized tracks (intersection of several individual tracks) were found again using the program *Trazos2004*. Finally, maps showing generalized tracks were drawn; and this paper includes only those tracks that penetrate into YP.

RESULTS

The database included 19,978 records belonging to 304 American Charaxinae species yielded 226 individual tracks; 78 records were not taken into account to build the generalized tracks, either because they did not coincide with any other individual track, or because they represented species with limited distribution. The individual tracks resulted in 17 generalized tracks, seven of which are purely South American; four penetrate into Central America, two in the Antilles, one in North America, and two penetrate into YP (Figs. 1, 2 and 3; Table 2). The two generalized tracks of Yucatan are described as follows.

The Generalized Track XVI consists of six genera (*Prepona*, *Memphis*, *Fountainea*, *Hypna*, *Zaretis*, and *Siderone*) and 33 species (Table 2; Fig. 1); it tends to penetrate into the YP along the Caribbean coast and it extends into South America (Bolivia, Peru, Ecuador, and Colombia), with one branch towards Venezuela and the other one into Central America, across Nicaragua, El Salvador and Guatemala. In Guatemala the track bifurcates, with a line towards Central Mexico (the base of the “Mexican Y” documented by Morrone 2006) and another line that invades the YP, where it goes around the center of the peninsula, along the Caribbean coast and the north of Yucatán. Most of this track is located in terrains of Pliocene age.

The Generalized Track XVII penetrates into the YP across the “Sierrita de Ticul” (low mountain-range), with two genera (*Memphis* and *Fountainea*) and four species (Fig. 2). The track originates in Ecuador-Colombia-Venezuela (north of the Amazon); at the base of the “Mexican Y” it bifurcates, with a Yucatec branch over Eocene terrains, and another branch along the Gulf of Mexico and across the Balsas depression to the Pacific coast. The species *Fountainea halice maya*, endemic to the YP (Vargas *et al.* 2006), is part of this track.

DISCUSSION

The Charaxinae display South American tracks that correspond to some of the realms proposed by Morrone (2006), mainly the Antillean and the Amazonian. Others continue into Central America and into Mexico, as part of the “Mexican Y” (Luis-Martínez *et al.* 2006; Vargas *et al.* 2006). Some generalized tracks were entirely South American, and four out of 14 Neotropical genera were endemic to the subcontinent. These endemic genera are represented by ten species or subspecies (*Aenomorpha splendida*, *Coenopheblia archidona*, *Noreppa chromus chromus*, *N. chromus priente*, and six species of *Polygrapha*). These patterns could represent a vicariant phenomenon; the Andes were formed in different geological periods, but it was during the late Cretaceous and early Paleocene that the most of this mountain range became established (Viloria 2003), blocking the possible advance of these species towards Central America and Mexico. Moreover, the distribution of the generalized tracks of South America hints at a relationship with the 25 Quaternary forest refugia proposed for this region, which came to be during the fragmentation of tropical rainforest in South America due to climate change (Heppner 1991). These refugia may have favored the endemic distribution of these taxa.

The Mexican fauna of Charaxinae came from South and Central America, as already observed by other authors (Miller & Miller 2001). Five subpatterns of distribution have been proposed for the “Mexican Y”: Neotropical, Pacific, North Pacifico, South Pacific, Gulf of Mexico and Chiapas (Luis-Martínez *et al.* 2006; Morrone 2006); and none of these includes the YP, so a major contribution of the present investigation is to establish two more subpatterns (Tracks XVI and XVII). Because more than one of these generalized tracks penetrates into YP, the initial hypothesis of a homogeneous invasion of YP is falsified: one invasion followed the Caribbean coast (generalized track XVI), and the other one went across the “Sierrita de Ticul”.

On the other hand, the hypothesis that faunal elements in the PY are Central-South American and Antillean is falsified too, because this fauna is purely Mesoamerican and not Antillean. The fact that the YP fauna had multiple origins had been proposed already for other taxa (Schmitter-Soto 2002; Strecker *et al.* 2004; Yáñez-Ordóñez *et al.* 2008).

Some generalized tracks presented by Luis-Martínez *et al.* (2006) coincide with ours; for example, their tracks II and V, based on species of Danainae, Apaturinae, Biblidinae, and Heliconinae, correspond to our Track XVII (both of them penetrating into the YP across the “Sierrita de Ticul”). The same happens with individual tracks of different taxa presented by Contreras-Medina & Eliosa-León (2003). Also, the generalized tracks III and IV of Luis-Martínez *et al.* (2006) coincide with our Track XVI, which penetrates into the YP along the Caribbean coast.

The species of Track XVI belong to the Mexican Transition Zone, already discussed by other authors (Halfiter *et al.* 1995; Morrone & Márquez 2001), although the proportion of the track that penetrates into the Nearctic realm is smaller, a situation that agrees with the view of Vargas *et al.* (2006). We complement this pattern with information from Central and South America, as well as the YP. Ochoa *et al.* (2003) obtained a similar generalized track with two genera of Nymphalidae and four of Pieridae, albeit these species were restricted to Mexican data.

Generalized Track XVI represents a more recent invasion into the YP, because its terrains are younger, from the Pliocene. Schmitter-Soto (2002) and Strecker *et al.* (2004) detected a similar pattern for species (or lineages) of the fish genus *Astyanax*. Two invasions by *Astyanax* species were proposed (one of them Pleistocenic), both of them Central American in origin. Similar generalized tracks have been suggested before (Yáñez-Ordóñez *et al.* 2008, bees; Álvarez & Morrone 2004, birds).

Generalized Track XVII includes taxa that crosses over to the Pacific across the Eje Neovolcánico and the Balsas depression. Mariño *et al.* (2007) found an individual track (*Pselliopus marmorosus*) that may be part of this generalized track. This generalized track lies over the oldest terrains in YP. This biotic exchange between the Gulf and the Pacific accounts in part for the diversity in both versants, but especially in the river Balsas basin (Hoffman [1936], fauna; Pérez *et al.* [2001], vegetation). According to Morrone (2005), the evolution of the Neotropical biota is marked by the vicariant events associated with the emersion of the Isthmus of Tehuantepec and Panama. The corridor formed by the Isthmus of Tehuantepec dates from the Miocene (Toledo 1995; López 2003).

As documented for other taxa (Contreras-Medina & Eliosa-León 2003; Escalante *et al.* 2003; Yáñez-Ordóñez *et al.* 2008; among others), both generalized tracks (XVI and XVII) form the node of the Sierra Madre Oriental. The high diversity of this area is partly due to its biogeographically composite nature; this should be a relevant argument for its conservation, especially because this node is not included within any protected area (Grehan 1990, 1992).

The multiple origins of the fauna of Charaxinae of the YP are mirrored by the biogeography of the coastal vegetation of the YP (Espejel 1987), possibly due to six genera that provide potential habitat for these butterflies (*Casearia* [Flacourtiaceae], *Croton* [Euphorbiaceae], *Inga* [Fabaceae], *Piper* [Piperaceae], *Swartzia* and *Pithecellobium* [Leguminosae]). Estrada-Loera (1991) found a similar distribution pattern for the plants that provide food for larvae of Charaxinae (*Caesearia nitida*, *Piper yucatanense* and *Swartzia cubensis*).

The Charaxinae can be as old as the first Nymphalidae (late Cretaceous): the division of this subfamily into two branches in the Old and the New World suggests that the first charaxin

evolved before the Atlantic Ocean was formed. According to Miller & Miller (2001), the Satyrinae also date from this period.

On the other hand, there is evidence for a relatively recent origin of the group, based on molecular and morphological cladograms that suggest that the Charaxinae are among the most derived nymphalid subfamilies (Krenn *et al.* 2001; Molleman *et al.* 2005; Wahlberg *et al.* 2005). In that scenario, the first Charaxinae must have dispersed between South America and Africa (Wahlberg 2006), or alternatively the family Nymphalidae must be older than currently thought.

CONCLUSION

Although the present distribution of Charaxinae in the Yucatan Peninsula is molded by on the ecologic and physiographic conditions prevalent in this region today (unpublished data), this fauna is in its origin a mixture of at least two biotic components, which followed two courses into the peninsula: one along the Caribbean coast, the other one across the “Sierrita de Ticul”. These components (generalized tracks) may be seen as two subpatterns of the general Neotropical pattern in Mexico (the “Mexican Y”).

ACKNOWLEDGEMENTS

Imelda Martínez-Salazar, Emigdio May-Uc & David Berdugo-Lara helped in field work. Holger Weissenberger assisted with edition of maps. The curators of the consulted collections, Jacqueline Miller & Noemí Salas-Suárez, allowed free consultation of the material under their care. Gerald Islebe, Jorge L. León-Cortés & Yann Hénaut provided helpful comments on the manuscript. This work is part of first author’s doctoral dissertation, for which CONACYT provided financial support (169618).

REFERENCE CITED

- ACKERY, P.R. 1984. Systematic and faunistic studies on butterflies, pp. 9-21 *In* R.I. Vane-Wright and P.R. Ackery [eds.], *The Biology of Butterflies*. Academic Press, London. 429 pp.
- ÁLVAREZ M., E., AND MORRONE, J.J. 2004. Propuesta de áreas para la conservación de aves de México, empleando herramientas panbiogeográficas e índices de complementariedad. *Interciencia* 29: 112-120.
- ARITA, H.T., AND VÁZQUEZ-DOMÍNGUEZ, E. 2003. Fauna y la conformación de la provincia biótica yucateca: biogeografía y macroecología, pp. 69-81 *In* P. Colunga-GarcíaMarín and A. Larqué-Saavedra [eds.], *Naturaleza y sociedad en el área maya. Pasado, presente y futuro*. CICY, Mérida, Yucatán. 255 pp.
- BEUTELSPACHER, C.R. 1984. *Mariposas de México*. La Prensa Medica Mexicana, Mexico City.
- BIZUET-FLORES, Y., LUIS-MARTÍNEZ, A., AND LLORENTE-BOUSQUETS, J. 2001. Mariposas del Parque Nacional El Chico, Hidalgo y sus relaciones biogeográficas con cinco zonas aledañas al Valle de México, México (Lepidoptera: Papilionoidea). *SHILAP Revta. Lepid.* 29: 145-159.
- BROWN JR, K.S., FREITAS, A.V.L., VON SCHOULTZ, B., SAURA A.O., AND SAURA A. 2007. Chromosomal evolution of South American frugivorous butterflies in the Satyroid clade (Nymphalidae: Charaxinae, Morphinae and Satyrinae). *Biol. J. Linn. Soc.* 92: 467-481.
- CALDAS, A. 1992. Mortality of *Anaea ryphea* (Lepidoptera: Nymphalidae) immatures in Panama. *J. Res. Lep.* 31: 195-204.
- CALDAS, A. 1994. Biology of *Anaea ryphea* (Nymphalidae) in Campinas, Brazil. *J. Lep. Soc.* 48: 248-257.

- CARNEVALI, G., RAMÍREZ, I.M., AND GONZÁLEZ-ITURBE, J.A. 2003. Flora and vegetation of the Yucatan Peninsula, pp. 53-68 *In* P. Colunga-GarcíaMarín and A. Larqué-Saavedra [eds.], *Naturaleza y sociedad en el área maya. Pasado, presente y futuro*. CICY, Mérida, Yucatán. 255 pp.
- COMSTOCK, W.P. 1961. Butterflies of the American Tropics. The genus *Anaea* Lepidoptera Nymphalidae. A study of the species heretofore included in the genera *Anaea*, *Coenophlebia*, *Hypna*, *Polygrapha*, *Protogonius*, *Siderone* and *Zaretis*. The American Museum of Natural History, New York.
- CONTRERAS-MEDINA, R., AND ELIOSA-LEÓN, H. 2003. Una visión panbiogeográfica preliminar de México, pp. 197-214 *In* J. Llorente-Bousquets and J.J. Morrone [eds.], *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. UNAM, Mexico City. 277 pp.
- CRAW, R.C. 1988. Panbiogeography, pp. 405-435 *In* A. Myers and P. Giller [eds.], *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman and Hall, London. 578 pp.
- CRAW, R.C., AND WESTON, P. 1984. Panbiogeography: a progressive research program? *Syst. Zool.* 33: 1-13.
- CROIZAT-CHALEY, L. 1982. Vicariance/Vicariism, Panbiogeography, "Vicariance Biogeography," etc.: a clarification. *Syst. Zool.* 31: 291-304.
- D'ABRERA, B. 1988a. Butterflies of the Neotropical region. Part IV. Nymphalidae (Partim). Hill House, Victoria.
- D'ABRERA, B. 1988b. Butterflies of the Neotropical region. Part V. Nymphalidae and Satyridae (Conc.). Hill House, Victoria.
- DE LA MAZA, R.F. 1987. *Mariposas Mexicanas*. Fondo de Cultura Económica, Mexico City.

- DE LA MAZA, R.G., AND GUTIÉRREZ-CARBONELL, D. 1992. Rhopaloceros de Quintana Roo, su distribución, origen y evolución. *Rev. Soc. Mex. Lep.* 15: 3-14.
- DEVRIES, P.J. 1987. The butterflies of Costa Rica and their natural history. Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. Princeton University Press, Princeton.
- DONNELLY, T.W. 1988. Geological constraints on Caribbean biogeography, pp. 15-37 *In* Liebherr, J.K. [ed.], Zoogeography of Caribbean insects. Comstock Publishing Associates, Ithaca, London. 285 pp.
- DOUGLAS, J.M., CRONIN, T.W., CHIOU, T., AND DOMINY, N.J. 2007. Light habitats and the role of polarized iridescence in the sensory ecology of neotropical nymphalid butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *J. Exp. Biol.* 210: 788-799.
- EHRlich, P.R. 1958. The comparative morphology, phylogeny and higher classification of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea). *J. Kansas Entomol. Soc.* 39: 305-375.
- EHRlich, P.R. 1984. The structure and dynamics of butterfly populations, pp. 25-40 *In* R.I. Vane-Wright and P.R. Ackery [eds.], The biology of Butterflies. Academic Press, London. 429 pp.
- EMMEL, T.E., AND WARREN, A.D. 1993. The butterfly faunas of the Kakamega Rain Forest and the Masai Mara Savanna in Kenya, east Africa. *Trop. Lep.* 4: 67-76.
- ESCALANTE, T., ESPINOSA, D., AND MORRONE, J.J. 2003. Using parsimony analysis of endemism to analyze the distribution of Mexican land mammals. *SW Nat.* 48: 563-578.
- ESCALANTE P., P., NAVARRO S., A., AND PETERSON, A.T. 1993. A geographic, ecological, and historical analysis of land bird diversity in Mexico, pp. 281-307 *In* P.T. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot and J. Fa [eds.], Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press, Nueva York, Oxford. 856 pp.

- ESPEJEL, I. 1987. A Phytogeographical Analysis of Coastal Vegetation in the Yucatan Peninsula. *J. Biogeogr.* 14: 499-519.
- ESTRADA-LOERA, E. 1991. Phytogeographic relationships of the Yucatan Peninsula. *J. Biogeogr.* 18: 687-697.
- GODMAN, F.D., AND SALVIN, O. 1879-1901. *Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera. Vol. I.* R.H. Porter, London.
- GODMAN, F.D., SALVIN, O., AND HUBBARD SCUDDER, S. 1887-1901. *Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera. Volumen II.* R.H. Porter editor, London.
- GREHAN, J.R. 1990. Panbiogeography and conservation science in New Zealand. *N.Z. J. Zool.* 16: 731-748.
- GREHAN, J.R. 1992. Biogeography and conservation in the real world. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2: 96-97.
- GREHAN, J. 2003. Panbiogeografía y la biogeografía de la vida, pp. 181-196 *In* J. Llorente Bousquets and J.J. Morrone [eds.], *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones.* UNAM, Mexico City. 277 pp.
- GRIMALDI, D., AND ENGEL, M.S. 2005. *Evolution of the Insects.* Cambridge University Press, Cambridge.
- HALFFTER S., G., FAVILA, M.E., AND ARELLANO, L. 1995. Spatial distribution on three groups of coleoptera along an altitudinal transect in the Mexican transition zone and its biogeographical implications. *Elytron* 9: 151-185.
- HEPPNER, J.B. 1991. Faunal regions and the Diversity of Lepidoptera. *Trop. Lep.* 2: 1-85.
- HOFFMANN, C.C. 1936. Relaciones zoogeográficas de los lepidópteros mexicanos. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. Méx., Ser. Bot. Tomo VII:* 47-58.

- HOFFMAN, C.C. 1940. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los lepidópteros mexicanos. Primera parte. Papilionoidea. An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. Méx., Ser. Bot. 12: 237-294.
- JOLY, C. 2003. Contribution à l'étude des Charaxinae du Ghana (Lepidoptera : Nymphalidae). Notes fauniques of Gembloux 50: 27-47.
- KRENN, H.W., ZULKA, K.P., AND GATSCHEGG, T. 2001. Proboscis morphology and food preferences in nymphalid butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). J. Zool. 254: 17-26.
- LAMAS, G., CASAGRANDE, M.M., VILORIA, A.L., AND PYRCZ, T.W. 2004. 101. Nymphalidae, pp. 171-274 In G. Lamas [ed.], Atlas of neotropical Lepidoptera. Checklist: Part 4A. Hesperioidea–Papilionoidea. McGuire Center for Lepidoptera and Biodiversity, Association for Tropical Lepidoptera, Scientific Publishers, USA. 463 pp.
- LIEBHERR, J.K. 1988. The Caribbean: fertile ground for zoogeography pp. 1-14 In J.K. Liebherr [eds.], Zoogeography of Caribbean insects. Comstock Publishing Associates, Ithaca, London. 285 pp.
- LUIS-MARTÍNEZ, A., TRUJUANO, M., LLORENTE-BOUSQUETS, J., AND VARGAS-FERNÁNDEZ, I. 2006. Patrones de distribución de las subfamilias Danainae, Apaturinae, Biblidinae y Heliconiinae (Lepidoptera: Nymphalidae), pp. 771-866 In J.J. Morrone and J. Llorente-Bousquets [eds.], Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana. Volumen II. UNAM, Mexico city. 462 pp.
- LÓPEZ R., E. 2003. Evolución tectónica de América Central, del Sur y el Caribe, desde el jurásico hasta el reciente, pp. 15-22 In J. Llorente-Bousquets and J.J. Morrone [eds.], Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. UNAM, Mexico City. 277 pp.

- MARIÑO-PÉREZ, R., BRAILOVSKY, H., AND MORRONE, J.J. 2007. Análisis panbiogeográfico de las especies mexicanas de *Pselliopus bergroth* (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae: Harpactorinae). *Acta Zool. Mex.* 23: 77-88.
- MAYA M., A., POZO, C., AND MAY U., 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: 123-143.
- MIELK, C.G.C., MIELK, O.H.H., AND CASAGRANDE, M.M. 2004. Estudo comparado da morfologia externa de *Zaretis itys itylus* (Westwood) e *Agrias claudina annetta* (Gray) (Lepidoptera, Nymphalidae, Charaxinae). I. Cabeça, apêndices e região cervical. *Rev. Bras. Zool.* 21: 357-369.
- MILLER, J.Y., AND MILLER, L.D. 2001. The biogeography of the West Indian butterflies (Lepidoptera): an application of a vicariance/dispersalist model, pp. 127-156 *In* C.A. Woods and F.E. Sergile [eds.], *Biogeography of the West Indies: patterns and perspectives*. 2 ed. CRC Press, Boca Raton, London, New York, Washington, D.C. 582 pp.
- MOLLEMAN, F., KRENN, H.W., VAN ALPHEN, M.E., BRAKEFIELD, P.M., DEVRIES, P.J., AND ZWAAN, B.J. 2005. Food intake of fruit-feeding butterflies: evidence for adaptive variation in proboscis morphology. *Biol. J. Linn. Soc.* 86: 333-343.
- MORRONE, J.J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Rev. Mex. Biodiv.* 76: 207-252.
- MORRONE, J.J. 2006. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. CYTED, ORCYT-UNESCO, SEA, Zaragoza.
- MORRONE, J.J., AND CRISCI, J.V. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 373-401.

- MORRONE, J.J., ESPINOSA ORGANISTA, D., AGUILAR ZÚÑIGA, C., AND LLORENTE BOUSQUETS, J. 1999. Preliminary classification of the Mexican Biogeographic Provinces: a parsimony analysis of endemism based on plant, insect, and bird taxa. *SW Nat.* 44: 507-514.
- MORRONE, J.J., AND MÁRQUEZ, J. 2001. Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *J. Biogeog.* 28: 635-650.
- MORRONE, J.J., AND MÁRQUEZ, J. 2003. Aproximación a un atlas biogeográfico mexicano: componentes bióticos principales y provincias biogeográficas, pp. 217-220 In J.J. Morrone and J. Llorente-Bousquets [eds.], *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. CONABIO, UNAM, Mexico City. 307 pp.
- OCHOA, L., CRUZ, B., GARCÍA, G., AND LUIS-MARTÍNEZ, A. 2003. Contribución al atlas panbiogeográfico de México: los géneros *Adelpha* y *Hamadryas* (Nymphalidae), y *Dismorphia*, *Enantia*, *Lienix* y *Pseudopieris* (Pieridae) (Papilionoidea; Lepidoptera). *Folia Entomol. Mex.* 42: 65-77.
- OPLER, P.A., PAVULAAN, H., STANFORD, R.E., AND POGUE, M., coordinators 2006. *Butterflies and Moths of North America*. Bozeman, MT: NBII Mountain Prairie Information Node. <http://www.butterfliesandmoths.org/>
- ORELLANA, R., ISLEBE, G., AND ESPADAS, C. 2003. Presente, pasado y futuro de los climas de la península de Yucatán, pp. 37-52 In P. Colunga-GarcíaMarín and A. Larqué-Saavedra [eds.], *Naturaleza y sociedad en el área maya. Pasado, presente y futuro*. CICY, Mérida, Yucatán. 255 pp.
- PÉREZ G., E.A., MEAVE, J., AND GALLARDO, C. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Act. Bot. Mex.* 56: 19-88.

- POZO, C., LUIS-MARTÍNEZ, A., UC-TESCUM, S., SALAS-SUÁREZ, N., AND MAYA-MARTÍNEZ, A. 2003. Butterflies (Papilionoidea and Hesperioidea) of Calakmul, Campeche, Mexico. *SW Nat.* 48: 505-525.
- QUEIROZ, J.M. 2002. Host plant use among closely related *Anaea* butterfly species (Lepidoptera, Nymphalidae, Charaxinae). *Braz. J. Med. Biol. Res.* 62: 657-663.
- ROJAS P., C.A. 2007. Una herramienta automatizada para realizar análisis panbiogeográficos. *Biogeografía: Bulletin of the Systematic and Evolutionary Biogeographical Association* 1: 31-33.
- RUGGIERO, A., AND EZCURRA, C. 2003. Regiones y transiciones biogeográficas: complementariedad de los análisis en biogeografía histórica y ecológica, pp. 141-154 *In* J.J. Morrone and J. Llorente-Bousquets [eds.], *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. CONABIO, UNAM, Mexico City. 307 pp.
- SCHMITTER-SOTO, J.J. 2002. Ictiogeografía de Yucatán, pp. 103-116 *In* M.L. Lozano-Vilano [ed.], *Libro jubilar en honor al Doctor Salvador Contreras Balderas*. UANL, Monterrey. 325 pp.
- SCHMITTER-SOTO, J.J., AND SALAZAR-VALLEJO, S. I. 2003. Ecosistemas acuáticos y biogeografía de la península de Yucatán, pp. 81-93 *In* P. Colunga-GarcíaMarín and A. Larqué-Saavedra [eds.], *Naturaleza y sociedad en el área maya. Pasado, presente y futuro*. CICY, Mérida, Yucatán. 255 pp.
- SMITH, H.M. 1941. Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol.* 2: 103-110.
- SUÁREZ-MORALES, E. 2003. Historical biogeography and distribution of the freshwater calanoid copepods (Crustacea: Copepoda) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *J. Biogeogr.* 30: 1851-1859.

- STRECKER, U., FAÚNDEZ, V.H., AND WILKENS, H. 2004. Phylogeography of surface and cave *Astyanax* (Teleostei) from Central and North America based on cytochrome b sequence data. *Mol. Phylogenet. Evol.* 33: 469-481.
- TOLEDO, A. 1995. Geopolítica y desarrollo en el Istmo de Tehuantepec. Centro de Ecología y Desarrollo, Mexico City.
- TYLER, H., BROWN, K.S., AND WILSON, K.H. 1994. Swallowtail Butterflies of the Americas. A study in biological dynamics, ecological diversity, biosystematics, and conservation. Scientific Publishers, Gainesville.
- VARGAS-FERNÁNDEZ, I., TRUJADO, M., LLORENTE-BOUSQUETS, J., AND LUIS-MARTÍNEZ, A. 2006. Patrones de distribución de las subfamilias Ithomiinae, Morphinae y Charaxinae (Lepidoptera: Nymphalidae), pp. 867-944 In J.J. Morrone and J. Llorente-Bousquets [eds.], Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana, Vol. II. UNAM, Mexico City. 463 pp.
- VILORIA, A.L. 2003. Historical biogeography and the origins of the satyrine butterflies of the tropical Andes (Lepidoptera: Rhopalocera), pp. 247-262 In J.J. Morrone and J. Llorente-Bousquets [eds.], Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. CONABIO, UNAM, Mexico City. 307 pp.
- WAHLBERG, N. 2006. That awkward age for butterflies: insights from the age of the butterfly subfamily Nymphalinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Syst Biol.* 55: 703-714.
- WAHLBERG, N., AND BROWER, A.V.Z. 2008. Charaxinae Doherty 1886. Vers. 03 April 2008 <http://tolweb.org/Charaxinae/12192/2008.04.03> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>

- WAHLBERG, N., BROWER, A.V.Z., AND NYLIN, S. 2005. Phylogenetic relationships and historical biogeography of tribes and genera in the subfamily Nymphalinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 86: 227-251.
- WAHLBERG, N., WEINGARTNER, E., AND NYLIN, S. 2003. Towards a better understanding of the higher systematics of Nymphalidae (Lepidoptera: Papilionoidea). *Mol Phylogenet Evol.* 28: 473–484.
- WILLMOTT, K.R., AND HALL, J.P.W. 2006. Butterflies of Ecuador.
www.butterfliesofecuador.com/
- YÁÑEZ-ORDÓÑEZ, O., TRUJANO-ORTEGA, M., AND LLORENTE-BOUSQUETS, J. 2008. Patrones de distribución de las especies de la tribu Meliponini (Hymenoptera: Apoidea: Apidae) en Mexico. *Interciencia* 33: 41-45.

TABLES

TABLE 1. CHARAXINAE RICHNESS

| Genera | Region | Species number |
|-----------------------|---------------|----------------|
| <i>Agatasa</i> | Paleotropical | 1 |
| <i>Charaxes</i> | Paleotropical | 187 |
| <i>Polyura</i> | Paleotropical | 24 |
| <i>Prothoe</i> | Paleotropical | 3 |
| <i>Aenomorpha</i> | Neotropical | 1 |
| <i>Agrias</i> | Neotropical | 36 |
| <i>Anaea</i> | Neotropical | 9 |
| <i>Archaeoprepona</i> | Neotropical | 28 |
| <i>Coenophebia</i> | Neotropical | 1 |
| <i>Consul</i> | Neotropical | 23 |
| <i>Fountainea</i> | Neotropical | 30 |
| <i>Hypna</i> | Neotropical | 8 |
| <i>Memphis</i> | Neotropical | 111 |
| <i>Noreppa</i> | Neotropical | 2 |
| <i>Polygrapha</i> | Neotropical | 7 |
| <i>Prepona</i> | Neotropical | 35 |
| <i>Siderone</i> | Neotropical | 7 |
| <i>Zaretis</i> | Neotropical | 6 |
| Total | Paleotropical | 215 |
| Total | Neotropical | 304 |
| Total | Charaxinae | 519 |

TABLE 2. GENERALIZED TRACKS OF CHARAXINAE

| Track | Location | Number of species |
|-------|--|-------------------|
| I | Central-South America | 85 |
| II | Central-South America | 27 |
| III | South America | 15 |
| IV | South America-Antilles | 10 |
| V | Central-South America | 6 |
| VI | South America (North of Amazonas) | 5 |
| VII | South America | 3 |
| VIII | Cuba-Antilles | 4 |
| IX | South America (Center of the Amazonas) | 11 |
| X | South America | 4 |
| XI | South America (South of Amazonas) | 2 |
| XII | North America (Center of USA) | 3 |
| XIII | South America (East of Amazonas) | 3 |
| XIV | Central-South America | 2 |
| XV | Mexico Gulf (Sierra Madre del Sur) | 9 |
| XVI | Central-South America-Mexico (Gulf and Pacific slopes) | 33 |
| XVII | Central-South America-Mexico (Gulf slope) | 4 |

FIGURES

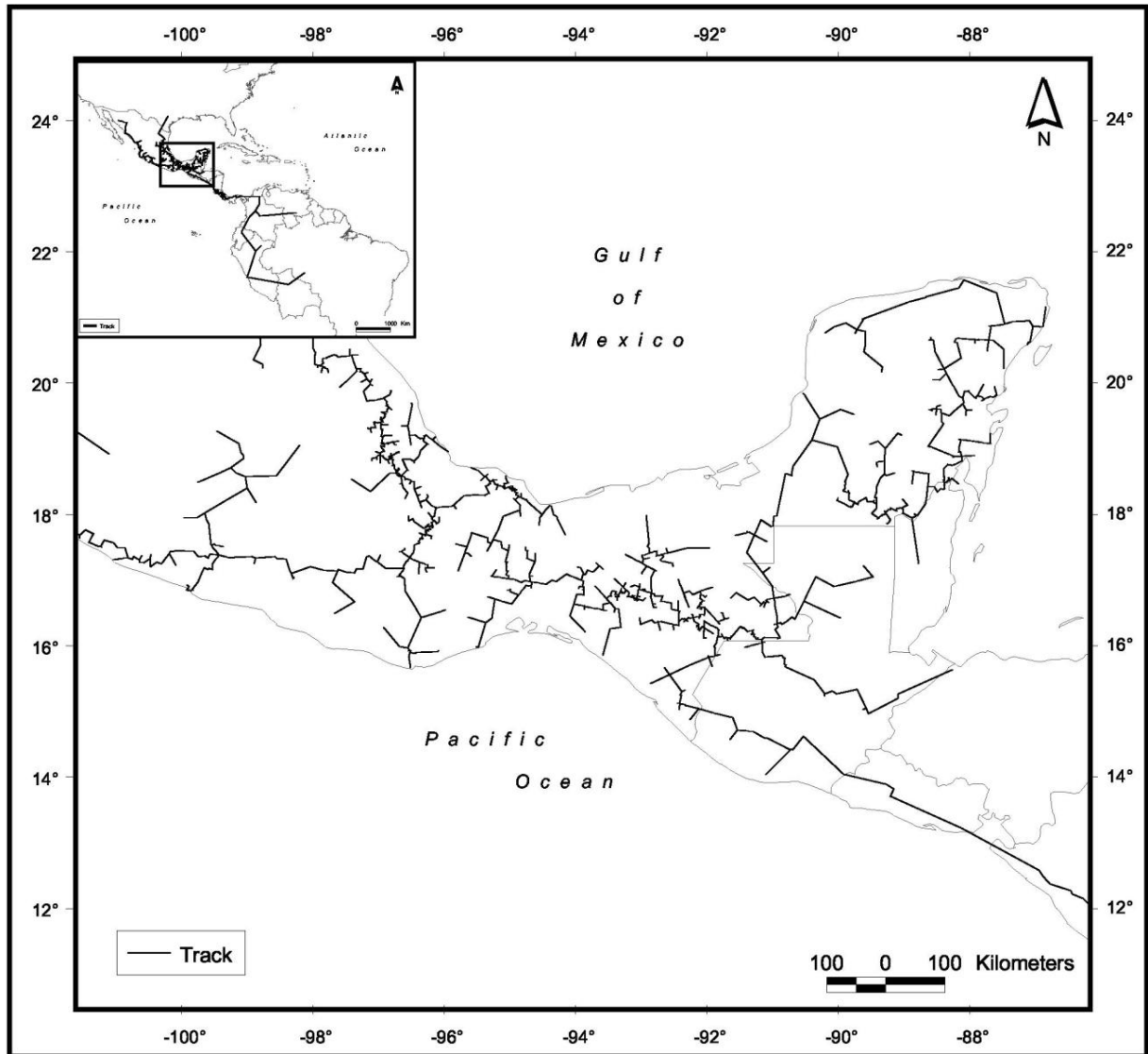


FIGURE 1. GENERALIZED TRACK XVI OF CHARAXINAE FAUNA

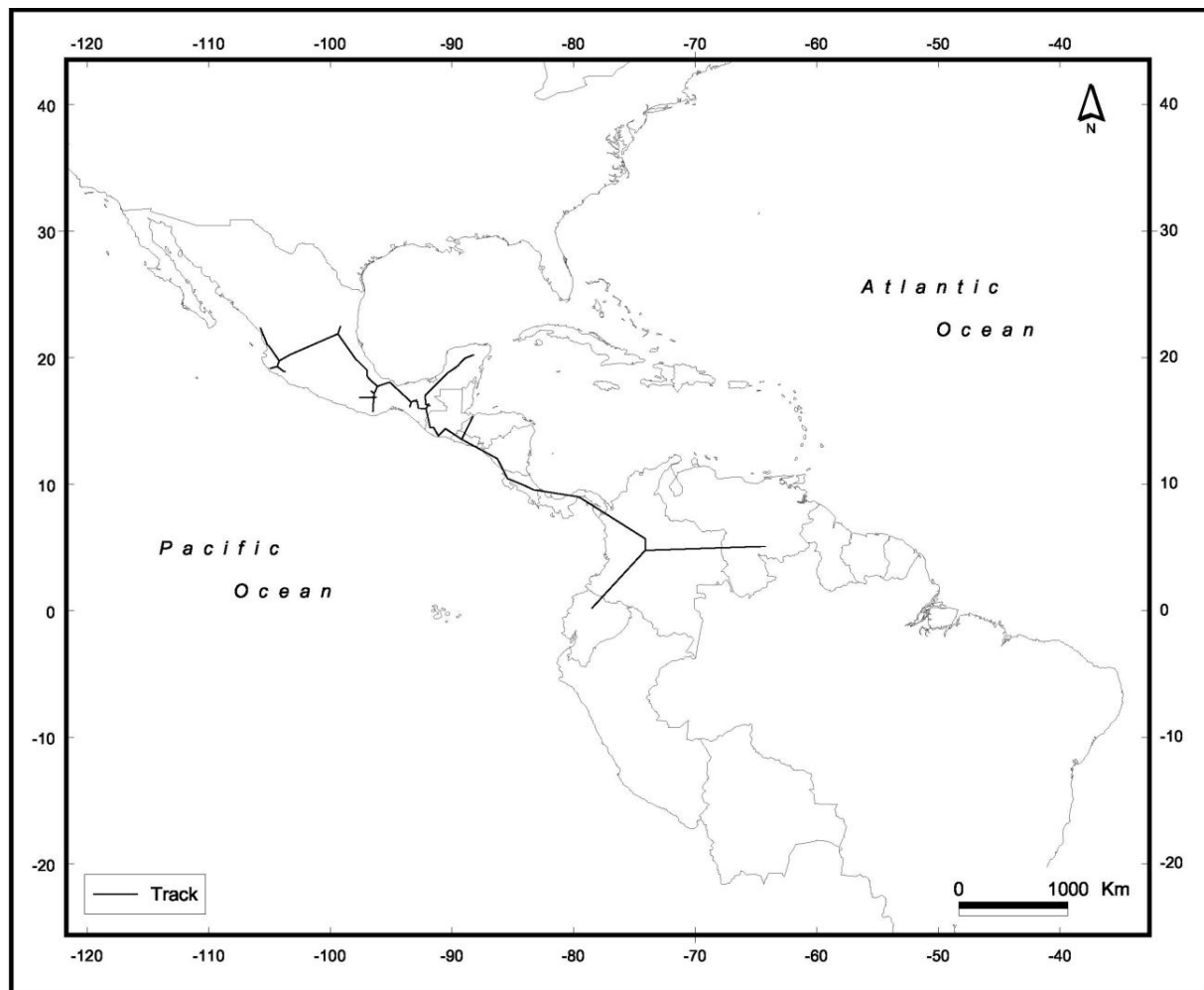


Figure 2. Generalized Track XVII of Charaxinae fauna.

Normas Editoriales. Florida Entomologist.

Florida Entomologist Instructions To Authors

Página 1 de 2

Florida Entomologist

Instructions to Authors

You are here > [home](#) > [journal](#) > [author instructions](#)

AT LEAST ONE AUTHOR must be a member of the Florida Entomological Society. If you are uncertain about your membership status, contact the Business Manager, Teresa DuChene, P. O. Box 1007, Lutz, FL 33548-1007, Phone 813-903-9234, FAX 813-979-4908.

AN ORIGINAL MANUSCRIPT as an electronic version in Microsoft Word should be submitted as an email attachment or on a CD to:

| | |
|----------------------------|---|
| Dr. James Nation | Phone: 352-392-1901 ext. |
| University of Florida | 146 |
| P. O. Box 110620 | FAX: 352-392-0190 |
| Gainesville, FL 32611-0620 | Email: jln@ufl.edu . |

A PAPER COPY IS NOT NECESSARY. Manuscripts may be assigned to an associate editor.

Double-space sentences. Use 8.5" x 11" format, 1-inch margins.

ORDER manuscript as: title page, abstract with key words, resumen, text, acknowledgments (or endnote), references cited, tables, figure-caption list. Number pages.

TITLE PAGE: Place name, address, e-mail address, and phone number of author designated to process revisions and review proofs in upper right corner and suggested running head (60 characters or spaces or less) in upper left corner. Order and Family of key organisms should be included in title, but omit authority for scientific names in title.

ABSTRACT: Submit an abstract in English and resumen in Spanish (preferred), or Portuguese. The Editor will obtain a translation if author cannot. Include the complete scientific name of all pertinent organisms. KEY WORDS: 4-6 below the Abstract.

TEXT: Follow a general format of introduction (no head), MATERIALS AND METHODS, RESULTS, DISCUSSION. Use metric measurements; express quantities as Arabic numerals except as the first word of a sentence or to avoid ambiguity. Manuscripts in systematics must have an introduction. Taxonomic keys should use the format of vol. 72(2)(1989). Descriptions of new taxa should contain information that will distinguish them from other related taxa including appropriate amendment of existing keys. Formal descriptions of taxa may be telegraphic; use of gender symbols is acceptable for headings. Abbreviate collection dates with Roman numerals for months and Arabic numerals for days and years: 30-IV-1947.

CITATIONS IN TEXT: Use the name-date format: Jones (1986); (Jones 1986); Jones & Smith (1986); (Jones & Smith 1986); Jones (in press); (A.F. Jones, Dept. Zoology, Ohio State University, personal communication). Use "et al." for 3 or more authors. Provide evidence of

Notice of style change:

Beginning in January 2009, Florida Entomologist is going to change the way we handle literature cited in the References Cited section at the end of manuscripts. The change merely involves putting the initials after the last name for all authors, not just the first author of the paper. No other change is required. The reason for this change is that BioOne demands this form starting in 2009. The journal is already on the web in BioOne, and this change is required for our continued participation in BioOne in the web version of the journal. Authors will be expected to make these changes in their manuscripts at revision, and in new submissions as soon as the message gets to everyone. An example is shown below. I am requesting Richard Mankin to put up a new version of Instructions to Authors on the FES web site so that authors can become aware of the necessary change.

New Style: Names and word AND in upper case letters, as follows:

SÁNCHEZ-PEÑA, S. R., PATROCK, R. J. W., AND GILBERT, L. E. 2005. The red imported fire ant is now in Mexico: Documentation of its wide distribution along the Texas-Mexico border. Entomol. News 116(5): 363-366.

Anexo 3.-

Maya-Martínez A., Pozo C., Schmitter-Soto JJ. 2009. Distribution patterns of Charaxinae (Lepidoptera: Nymphalidae) in Yucatan Peninsula, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana* (N.S.), 25(2).



ACTA ZOOLOGICA MEXICANA
nueva serie

MANUSCRITO AZM07-73

Xalapa de Enriquez, Veracruz, a 24 de Marzo de 2009

M. en C. Aixchel Maya-Martínez
Instituto Nacional de Investigaciones Forestales
Agrícolas y Pecuarias, INIFAP.
Campeche, Campeche
México

Por este medio hago de su conocimiento que su trabajo científico titulado: “**Distribution patterns of Charaxinae (Lepidoptera: Nymphalidae) in Yucatan Peninsula, Mexico**”, elaborado por usted junto con Carmen Pozo y Juan J. Schmitter-Soto, ha sido aceptado para su publicación en el **Volumen 25, No. 2** de *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* que aparecerá en Agosto de 2009.

Considerando que nuestra revista no cobra derecho de página y que los trabajos publicados a partir de 1984 están disponibles en la página web del Instituto de Ecología A. C. (www.inecol.edu.mx/azm), le enviaremos los sobretiros electrónicos.

Agradezco su comprensión y aprovecho la oportunidad para enviarle un cordial saludo.

Atentamente,

Dr. Pedro Reyes Castillo
Editor

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A.C.
Km 2.5 Antigua Carretera a Coatepec No. 351. Congregación El Haya. 91070 Xalapa, Veracruz. México
Tel. (228) 842-18-00 Fax. (228) 818-78-09 e-mail: azm@ecologia.edu.mx

DISTRIBUTION PATTERNS OF CHARAXINAE (LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE) IN YUCATAN
PENINSULA, MEXICO

PATRONES DE DISTRIBUCIÓN DE CHARAXINAE (LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE) EN LA
PENÍNSULA DE YUCATÁN, MÉXICO

Charaxinae distribution in Yucatan

Aixchel Maya-Martínez^{*}, Carmen Pozo^{**} & Juan J. Schmitter-Soto^{**}

^{*}Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Campo Experimental Edzná. Km. 15.5 Carretera Campeche-Pocuyaxum, 24520, Campeche, Camp., México. Phone/fax: 981 81 90198.

^{**}El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), unidad Chetumal. Av. Centenario km 5.5, 77014, Chetumal, Q.R., México. Phone/fax: 983 83 50440.

aixchel_maya@yahoo.com.mx, may.aixchel@inifap.gob.mx, cpozo@ecosur.mx, jschmit@ecosur.mx.

RESUMEN

El objetivo de este trabajo fue reconocer que factores ecológicos, antrópicos y/o geográficos determinan la distribución actual de los Charaxinae en la península de Yucatán e identificar los patrones de distribución que sean útiles para la conservación biológica de la región. Se obtuvieron registros de colecciones biológicas, literatura y campo y se analizaron los datos por medio de DCA y CCA, a partir matrices de datos de especies (17 especies por 151 sitios) y de datos ambientales (11 variables independientes por 151 sitios). Seis descriptores ecológicos, fisiográficos y antrópicos, denominados latitud, distancia a la costa del Caribe, temperatura, distancia a los centros urbanos actuales, altitud y humedad fueron estadísticamente significativos. La abundancia general de Charaxinae presentó una relación con la latitud de la Península, teniendo valores mayores hacia las latitudes extremas y una disminución hacia el centro. Se obtuvieron cinco patrones de distribución de los Charaxinae en la península de Yucatán, cada uno formado por diferentes especies y con diferentes óptimos a lo largo de las seis variables independientes seleccionadas, se confirmó que siete especies son indicadoras de ambientes conservados. Se obtuvieron límites de distribución para algunas de las especies según la latitud y la humedad, en particular para *Anaea troglodyta aidea*.

Palabras Clave: Biodiversidad, mariposas, conservación, biogeografía ecológica, gradiente de humedad, especies indicadoras, latitud, análisis multivariados.

ABSTRACT

The objective of this work were to ascertain which environmental, anthropogenic or geographic factors influence the present distribution of Charaxinae in Yucatan Peninsula and to identify distribution patterns which might be linked to biological conservation in the region. We obtained records from collections, literature and field, and analyzed the data with DCA and CCA. We analyzed both matrices, species data (17 species, 151 sites) and environmental data (11 independent variables, 151 sites). Six environmental, physiographic and anthropic descriptors, namely latitude, distance to Caribbean coast, mean annual temperature, distance to present-day urban settlements, altitude, and humidity were

statistically significant. Distribution abundance of Charaxinae was higher towards north and south and lower in mid-latitude of the Yucatan Peninsula. We discerned five distribution patterns of Charaxinae in Yucatan Peninsula; each one formed by different species and with different optima along those six variables, confirming that seven species are indicative of conserved environments. We obtained distributional limits for some species according to latitude and humidity (*Anaea troglodyta aidea*).

Key Words: Biodiversity, butterflies, conservation, ecological biogeography, humidity gradient, indicator species, latitude, multivariate analysis.

INTRODUCTION

Distribution and abundance patterns of organisms depend on several factors, either ecological-environmental (recent or past), geographical, historical, or related to extinction-recolonization (peninsular effect). However, biogeography studies, either ecological or historical, usually use only one kind of (potentially) explanatory variables; analyses that combine ecological and historical approaches are not very common (Simpson 1964; Lee 1980; Murray *et al.* 1999; Cowley *et al.* 2001a; Cowley *et al.* 2001b; Espadas-Manrique *et al.* 2003; Matter *et al.* 2003; Espadas-Manrique 2004; Wiens & Donoghue 2004). In this work we presented a biogeography analysis with an ecological approach, in which we considered conditions of the Yucatan Peninsula (YP) that are related to the development and distribution of the butterflies; the humidity (precipitation and evapotranspiration) gradient, decreasing from south to north, is a major factor explaining the distribution of other kind of organisms (Mandujano *et al.* 2008). The geological youth of the northern and eastern parts of YP (Pleistocene) is another relevant factor (Delgadillo 1984; Schmitter-Soto & Salazar-Vallejo 1993; Pozo *et al.* 2003; White & Hood 2004).

We consider a series of independent variables (environmental, ecological, geographical and anthropic), to explain the distributional patterns of Charaxinae in this region, based on the hypothesis that this distribution is influenced not only by the present-day conditions in YP, but also by the Mayan culture pressure and the geologic age of YP. We analyze presence-absence of species, and patterns of richness and abundance, which are determined by environmental heterogeneity (Brown & Opler 1990; Murray *et al.* 1999; Kocher & Williams 2000; Cowley *et al.* 2001a; Cowley *et al.* 2001b; Matter *et al.* 2003). Also,

we will try to discard a possible peninsula effect in the distribution patterns of the Charaxinae of the PY (Simpson 1964; Seib 1980; Brown 1987; Brown & Opler 1990; Martin & Gurrea 1990). This study also examines topography (altitude), a factor that used to be overlooked in YP, because the relief in the YP is low, usually much below 300 m, although Cortés-Castelán & Islebe (2005) proved that topography can be relevant to explain distribution of tree species in YP.

This is the first biogeographical study concerning to YP butterflies, aside from few ones of inventory and monitory (de la Maza & Gutierrez-Carbonell 1992; Pozo *et al.* 2003; Maya-Martínez *et al.* 2005), and previous isolated records (*e.g.*, Godman & Salvin 1879-1901; Godman *et al.* 1887-1901; Hoffman 1941; Comstock 1961).

Material and methods

Study area. The study area was defined as the portion of YP in a precipitation range of 500 to 1500 mm, which corresponds, approximately, to the Mexican portion of YP. The area has humidity and vegetation gradients in the region (Fig. 1; Miranda 1958; Miranda & Hernández-X 1963; Martínez & Galindo-Leal 2002; Pozo *et al.* 2003). Soils are shallow, recently formed, with rendzines and litosoles in the north, gleysoles towards the coasts, luvisoles in mature karstic plains and vertisoles in the south and northeast (Bautista-Zúñiga *et al.* 2003). The most important vegetation types are medium statured semi-evergreen tropical forest (especially where precipitation is 1100-1400 mm); high statured semi-deciduous tropical forest (1200-1400 mm); low deciduous tropical forest (to the north and northeast, 500-600 mm), and floodable low tropical forest (in poorly drained soils throughout YP). There are mangroves and other aquatic vegetational associations too (Carnevali *et al.* 2003). Historically, YP has experienced several climates. During the last glacial, climate was dry, with savannas and juniper scrub; during the early Holocene, vegetation changed to tropical forest; towards the years 1000 and 500 BP forest cover was reduced and savanna area increased (Orellana *et al.* 2003). Geologically, YP consists of two main subregions: to the north, areas of Miocene-Pliocene age; to the south, Miocene tectonic uplifts, as well as Eocene hills and residual plains. The Caribbean coast is Pleistocene in age (Bautista-Zúñiga *et al.* 2003).

Studied taxon. The Charaxinae (Lepidoptera: Nymphalidae) include 19 genera and 400 species

approximately, most of them lives in tropical areas around the globe; in the Neotropics the majority of the species dwell in southeastern Mexico, Central America and the Amazonas (Comstock 1961; Ackery 1984; DeVries 1987; Joly 2003; Mielke *et al.* 2004). The subfamily is well known taxonomically, although its phylogeny remains poorly known (Wahlberg *et al.* 2003). Many Charaxinae adults prefer the canopy rather than the forest undergrowth, but all can be attracted to carrion and fermented fruit (Queiroz 2002; Mielke *et al.* 2004).

The ecological and environmental interaction between vegetation and butterflies has been recognized, since the larvae eat plants and the adults are pollinators; in addition, they are important part of the food chain to the being food of insectivores or parasitoids (Scoble 1995). Moreover, frugivorous butterflies, such as Charaxinae, have been considered excellent bioindicators of environmental quality, candidates to be included in management plans of the sites where they occur (Uehara-Prado *et al.* 2007). DeVries & Walla (2001) and Barlow *et al.* (2007) mentioned that this group displays a clear diversity patterns, with variations in temporal and space scale.

Data analysis. Distributional records were taken from the literature (Godman & Salvin 1879-1901; Godman *et al.* 1887-1901; Comstock 1961; de la Maza 1987; d'Abrera 1988a; D'Abrera 1988b; Vargas-Fernández *et al.* 1991; de la Maza & Gutiérrez-Carbonell 1992; Vargas-Fernández *et al.* 1996; Warren *et al.* 1998; Pozo *et al.* 2003; Maya-Martínez *et al.* 2005; among others), collections (Colección Lepidopterológica del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" and Colección Nacional de Insectos, consulted through REMIB; Colección Lepidopterológica del Museo de Zoología de ECOSUR and McGuire Center of Lepidoptera, visited) and new data from fieldwork (Fig. 1). Sampling effort focused on northern YP, between 500 and 1000 mm precipitation, because literature and collections records were sparse in this area. We used standard collecting techniques (entomological net and traps: Rydon 1964; Brown 1972; Howe 1975; Llorente *et al.* 1990), during 54 days in 2006-07.

Every distributional record was characterized with environmental, ecological, physiographical, geological and anthropic descriptors; eleven variables were considered initially (Table 1). Finally, the database included 14,210 records, representing 25 species from 152 sites throughout YP (Table 2;

Appendix A). To reduce the bias by the sampling effort, localities with low effort were eliminated, and also species with less than 10% occurrence. The matrix was thus reduced to 17 species (columns; Table 3) from 151 sites (rows).

We generated two matrices: species-sites and independent variables-sites (Appendixes B and C). Species data were transformed (square-root), and environmental data were standardized of minimum-maximum values from 0 to 1 (Legendre & Legendre 1998; Herrando-Pérez 2002). Latitude was a proxy for the possible peninsula effect, since the distal part of YP is oriented directly north.

Multivariate analyses were performed with the package Canoco ver. 4.5. A detrended correspondence analysis (DCA) was applied to the species matrix, to visualize the length of the gradient and therefore determine the type canonical analysis that would follow, that is, either a linear (length < 4) or a unimodal model (length >4) (Leps & Smilauer 2003). Since the matrix was unimodal, a direct analysis of gradient, canonical correspondence analysis (CCA) was performed on both matrices, based on distance between species (giving extra weight to rare species) and performing a Montecarlo test with data randomization.

With the first CCA we selected six variables with the forward selection of environmental variables option, which avoids the high correlation between explanatory variables; the six variables were latitude, distance to Caribbean coast, temperature, distance to present-day urban settlements, altitude, and precipitation, that explained more than 10% of the variance ($P=0.0010$, F-ratio=8.542; Table 4a, b and c). Finally distribution patterns of the Charaxinae of YP were located projecting on the ordination diagram, a procedure to determine the optima of each species along the environmental variables (ter Braak 1986; Jongman *et al.* 1995; Roberts & Wuest 1999; Leps & Smilauer 2003).

Results

The six variables with higher explanatory power and statistical significance refer to present conditions, and are mainly environmental and geographical, including the influence of human settlements (Table 4b, c). These variables were not highly correlated among themselves, except for altitude and latitude, because the highest elevations in YP are found towards the south. There is also a negative

relationship between distance to the Caribbean coast and humidity (Table 5a).

The ordination graph generated by the CCA showed that the richness and abundance of the Charaxinae of the YP have a gradient of distribution defined by the latitude, topography (altitude) and humidity, observed that the greater diversity was associated to sites of the south of the YP (lowest latitudes), with pronounced topography and high humidity, with the exception of a group of sites of the north of the YP where it was observed low richness but high abundances (Table 5b; Fig. 2a, b). The distributional patterns were defined by different species with an optimal reaction for each one of the six independent variables.

The pattern I included species in the genera *Archaeoprepona*, *Prepona*, and *Consul*, as well as two *Memphis*, and depended on altitude and humidity (Table 3; Fig. 2c); thus, these species presented optima at high humidity (1000-1500 mm precipitation), pronounced topography (204-261 m), and highest abundances towards the south (17°-18°N), in sites with lower temperatures (22°-24°C), and with little influence of present urban settlements; also, most of the species that are distributed under this pattern prefer sites near the coast of the Caribbean (0-237 km; Figs. 3, 4).

Five species followed the distribution patterns II and III, whose distribution was determined mainly by high humidity and latitude (20°-21°N, towards the north of YP); both patterns cover sites closer to the Caribbean coast, and intermediate distances to present urban settlements (Table 3; Fig. 2c); however, the species that followed the distribution pattern II preferred lower temperatures (22°-26°C, vs. 24-28°C for group III; Figs. 3, 4).

Anaea troglodyta aidea and *Memphis pithyusa pithyusa* tracked pattern distribution IV. The most influential variable in this case was temperature (26-28°C; Fig. 2c); other conditions favorable for these species were the higher latitude, greater distance to the Caribbean coast, far to the human settlements and lower humidity (Figs. 3, 4); in general, this group distributes better in sites with tenuous or null topography, even though there is a *M. p. pithyusa* population that displayed high abundances in sites with marked topography, having 39% of the individuals (1452) of this species for the rank of the 261 m (Fig. 3).

Under the distribution pattern V were found *Memphis forreri*, *Fountainea eurypyle confusa* and an undescribed species of *Siderone*. The main factor was distance to urban settlements (Fig. 2c); in addition, the greatest abundances of these species occurred in sites away from the coast, altitude 204-261 m, precipitation 800-1200 mm and lower temperatures 22-24°C (Figs. 3, 4); the group of species track a distribution towards the north of the YP, the species of *Siderone* and *F. e confusa* fulfill this pattern, but *M. forreri* showed high abundances towards the both ends of the YP, with a decrease in the mid-latitudes (Fig. 3).

Discussion

According to recent research in YP, the present-day vegetation in the region resulted mainly from events that occurred during the Tertiary, when climate became markedly tropical (Orellana *et al.* 2003). Moreover, for several taxa (Lee 1980; Espadas-Manrique *et al.* 2003; Pozo 2006, among others), distribution is determined by environmental heterogeneity; this is the case for the Charaxinae, since the main environmental factors that explain their distribution are recent and related to the environment. Humidity and temperature are relevant, as are latitude, altitude, distance to the Caribbean coast (a surrogate for risk of impact by hurricanes) and distance to present urban settlements (a surrogate for direct human impact). This heterogeneous arrangement was mentioned by Barlow *et al.* (2007) whom discerned that, opposite to other subfamilies, the Charaxinae species are influenced by the surrounds secondary forest and plantations, but mainly by the presence of primary forest.

On the other hand, distribution patterns of biodiversity may vary according to a geographic or environmental gradient (Murray *et al.* 1999; Kocher & Williams 2000). In the present case, latitude (that is, distance to the base of YP or Nuclear Central America, the putative biogeographic origin of most taxa in the region; Bussing [1976]) was not so relevant for richness, which is relatively homogeneous latitudinally, refuting a “peninsular effect” as such. This finding coincides with the results of Simpson (1964), Brown (1987), Brown & Opler (1990), and Martin & Gurrea (1990); peninsulas of Baja California, Florida and Iberian, respectively), who pointed out that distributional patterns of the neotropical lepidopteroфаuna are largely due to ecological and environmental conditions. The opposite

happens with the nearctic lepidopteroфаuna in all three mentioned peninsulas, where a richness gradient along the axis of the peninsulas was demonstrated.

As for the distribution of abundance, this tended to be higher towards north and south latitudes and lower at mid-latitude. This could be due to the fact that in this intermediate latitude one finds the transition between the wet and the dry subregions of YP, as mentioned by Lee (1980), who found a similar pattern for lizards and snakes. Seib (1980) observed this phenomenon in the rodents of Baja California, and suggested two patterns of peninsular distribution: a geometric pattern (peninsular effect) and a gradient, because towards the border between the southern and northern halves of that peninsula there is a mixture of habitat types, which favors a higher diversity.

Thus, distribution of Charaxinae is marked more by environmental factors, with a gradient, with higher abundance in the extreme south and north; moreover, it is important to note that personal observations of distributional maps of the plants that harbor the larvae of these butterflies follow the same pattern (Maya, in process).

The Charaxinae of YP demonstrate a distributional gradient given by the latitude, the topography and the humidity, thus an environmental gradient explain the distribution (Wet-Dry: South-North), established by others authors for the YP. This gradient has an important influence on the distributional patterns of the organism; for the Charaxinae the result was a richer fauna in the South of the peninsula. Even so the effect of the topography has been less consider in the distributional patterns of the organisms in the peninsula, which is slender pronounced (0-300 m), its influence must be important in the distributional gradient of the organism, as it is demonstrated with the Charaxinae in this study in accordance with Cortés-Castelán *et al.* (2005). This distributional pattern was observed by Hill (1999), who registered that populations of Satyridae butterflies were influenced directly by humidity amount and not property by vegetation structure.

On the other hand, we observed a group of localities in northern YP (24) that was low in richness (nine species out of 17, on average only three per site), with high dominance of a few species (*M. p. pithyusa* and *A. t. aidea*; 94% of the total abundance in these sites), which are the only ones that display

higher abundances in drier environments. This pattern of low equitability has been reported already for tropical environments, especially when productivity is rather low (Bazzaz & Pickett 1980; Murray *et al.* 1999; Magurran 2004), as happens in northern PY.

The environmental optima observed for species in pattern distribution I (south of YP, near to the Caribbean coast, low temperatures, far to the urban settlements, pronounced topography and high humidity) coincide in general with findings elsewhere for those species (Godman & Salvin 1879-1901; Godman *et al.* 1887-1901; Comstock 1961; DeVries 1987; DeVries & Walla 2001); however below the 1000 mm precipitation, we didn't found any record of this species. We establish here a humidity limit for those species.

Under pattern distribution II and III were including species that do not occur in the south (latitude 17°N). These species were more prevalent between parallels 20° and 21°N, but the species that followed the pattern II preferred wetter sites and those of distribution pattern III drier environments; this coincides with the division between the two biotic provinces proposed for PY, Yucatec and Peten, based on diagnostic species of reptiles, birds, fishes, plants, and others (Smith 1941; Lee 1980; Escalante *et al.* 1993; Schmitter-Soto & Salazar-Vallejo 1993; Lee 1996; Espinosa-Organista *et al.* 2002). *Memphis oenomais*, *Zaretis ellops* and *Z. callidryas* (distribution pattern II) were better distributed in the south (Peten) and *S. syntyche syntyche*, and *Fountainea glycerium yucatanum* (pattern III) in the north (Yucatec). Of those species, *F. g. yucatanum* had already been considered (Vargas-Fernández *et al.* 2006) one of the four endemic butterflies (*Anthirrea philoctetes casta*, *F. g. yucatanum* and *Fountainea halice maya*) diagnostic of PY as a biogeographical province. However, this distribution pattern should be confirmed by means of a different sort of analysis (*e.g.*, panbiogeographic) to determine whether these groups belong in historically coherent faunas (that is, generalized tracks; Morrone & Crisci 1995).

Although species in distribution patterns IV and V presented particular environmental preferences, they are distributed throughout the peninsula; for example, *A. t. aidea* (included in pattern IV), reported to have a wide distribution, from Costa Rica to the southern United States, but we observed it to prefer drier and hotter regions. Most authors (from Godman & Salvin 1879-1901, to Pozo *et al.* 2003,

among others) mention collecting sites where the species of these groups were collected, but omit habitat preferences. An exception is DeVries (1987), who mentioned that *A. t. aidea* is associated with deciduous forest (dry low tropical forest in YP: Martínez & Galindo-Leal 2002). In North America, Scott (1986) usually found *Anaea* at the border of forests, roads and water bodies, although it also occurs in subtropical pine-palmetto scrub and wooded desert areas. Thus, we can conclude that the species in these patterns (*M. p. pithyusa*, *A. t. aidea*, *M. forreri*, *Siderone* sp and *F. e. confusa*), particularly *M. p. pithyusa* and *A. t. aidea*, are favored by drier environments, which limit other Charaxinae; although they are widely distributed, they take advantage of these conditions to increment their populations opportunistically.

This work could also detect and confirm (Pozo 2006; Uehara-Pardo *et al.* 2007) that these butterflies are good bioindicators of the conservation state of the vegetation. Therefore, they should be included in management plans: species that followed the distribution pattern I, IV and V prefer conserved sites, far from urban settlements. Hill (1999) mentions that Satyridae populations were impaired by the humidity and habitat fragmentation, being considered as well as a group indicator of conservation status.

Formerly, Pozo (2006) detected seven of these species (*A. t. aidea*, *F. e. confusa*, *Memphis forreri*, *M. moorus boisduvali*, *M. p. pithyusa*, *Archaeoprepona demophoon gulina* and *Prepona laertes octavia*) as useful indicators of conserved environments in low and medium tropical forests. However, *Consul electra electra*, *M. hedemanni* and *Siderone* sp., considered indicative of disturbed vegetation by Pozo (2006), were observed here to belong to groups whose optima correspond to conserved sites.

Conclusions

The distribution, abundance and richness of Charaxinae in YP mainly followed the latitudinal, altitudinal and humidity gradient; a group of sites in dry northern Yucatan showed an inverse correlation between abundance and richness, with dominance of two species opportunistic for drier environments (*A. t. aidea* y *M. p. pithyusa*). Five distribution patterns were identified, each with different species that tracked particular environmental preferences. Species that followed the distribution pattern I was limited by the minimum mean annual precipitation of 1000 mm. Patterns II and III were restricted to northern YP; species of the pattern II preferred wetter sites (*ca.* 1350 mm) and pattern III the drier areas in the region

(vary from 700 to 900 mm). Species of patterns IV and V displayed similar distribution, favored by conserved sites, that is, far from urban settlements. *A. t. aidea* is a widespread species, but it shows preference for low humidity and high temperatures, a fact previously overlooked. Seven species are confirmed bioindicators of conserved vegetation (*A. t. aidea*, *F. e. confusa*, *M. forreri*, *M. m. boisduvali*, *Memphis p. pithyusa*, *A. d. gulina*, and *P. l. octavia*).

Acknowledgments

We thank A. Cruz-Martínez, Y. Hénaut, G. Islebe, J. León, and A. Warren for their useful comments on the manuscript; D. Berdugo, E. May, and I. Salazar for their valuable collaboration during field work. J. Montero oriented us in the application of multivariate analyses and reviewed the manuscript. H. Weissenberger edited the maps and help us with the use GIS. We are also thankful to PRONATURA-Yucatán and the biosphere reserve Ría Lagartos for the facilities at Celestún, El Zapotal, and Petén Tuchá. CONACYT, ECOSUR, MZFC-UNAM, and CONABIO (BJ002 and DE011) supported this investigation.

References

- Ackery, P.R. 1984. Systematic and faunistic studies on butterflies. Pp. 9-21. *In*: R.I. Vane-Wright and P.R. Ackery (eds). *The biology of butterflies*. Academic Press, London.
- Barlow, J., W. Overlall, I. Araujo, T.A Gardner & C.A. Pérez. 2007. The value of primary, secondary and plantation forests for fruit-feeding butterflies in the Brazilian Amazon. *Journal of Applied Ecology*. 44:1001-1012.
- Bautista-Zúñiga, F., E. Batllori-Sampedro, M.A. Ortiz-Pérez, G. Palacio-Aponte & M. Castillo-González. 2003. Geoformas, agua y suelo en la Península de Yucatán. Pp. 21-36. *In*: P. Colunga-GarcíaMarín and A. Larqué-Saavedra (eds). *Naturaleza y sociedad en el área maya. Pasado, presente y futuro*. CICY, Mérida.
- Bazzaz, F.A. & S.T.A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11:287-310.
- Brown, J.W. 1987. The peninsular effect in Baja California: an entomological assessment. *Journal of Biogeography*. 14(4):359-365.

- Brown, J.W. & P.A. Opler. 1990. Patterns of butterfly species density in Peninsular Florida. *Journal of Biogeography*. 7(6):615-622.
- Brown, K.S., Jr. 1972. Maximizing daily butterfly counts. *Journal of the Lepidopterists' Society*. 26(3):183-196.
- Bussing, W.A. 1976. Geographic distribution of the San Juan Ichthyofauna of Central America with remarks on its origin and ecology. Pp. 157-175. In: T.B. Thorson (ed). *Investigations of the ichthyofauna of Nicaraguan lakes*. University of Nebraska, Lincoln.
- Calderón-Mandujano, R.R., C. Galindo-Leal & J.R. Cedeño-Vázquez. 2008. Utilización de hábitat por reptiles en estados sucesionales de selvas tropicales de Campeche, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 24(1):95-114.
- Carnevali, G., I.M. Ramírez & J.A. González-Iturbe. 2003. Flora y vegetación de la Península de Yucatán. Pp. 53-68. In: P. Colunga-GarcíaMarín and A. Larqué-Saavedra (eds). *Naturaleza y sociedad en el área maya. Pasado, presente y futuro*. CICY, Mérida.
- Comstock, W.P. 1961. *Butterflies of the American Tropics. The genus Anaea (Lepidoptera: Nymphalidae). A study of the species heretofore included in the genera Anaea, Coenophlebia, Hypna, Polygrapha, Protogonijs, Siderone and Zaretis*. The American Museum of Natural History, New York.
- Conservation International, United States Man and the Biosphere Program, ECOSUR, et al. 1995. *Evaluación de la conservación en la selva maya, 1:800,000*. ECOSUR, San Cristóbal de las Casas.
- Cortés-Castelán, J.C. & G.A. Islebe. 2005. Influencia de factores ambientales en la distribución de especies arbóreas en las selvas del sureste de México. *Revista de Biología Tropical*. 53(1-2):115-133.
- Cowley, M.J.R., C.D. Thomas, D.B. Roy, R.J. Wilson, J.L. León-Cortés, D. Gutiérrez, C.R. Bulman, R.M. Quinn, D. Moss & K.J. Gaston 2001a. Density-distribution relationships in British butterflies. I. The effect of mobility and spatial scale. *Journal of Animal Ecology*. 70:410-425.

- Cowley, M.J.R., C.D. Thomas, R.J. Wilson, J.L. León-Cortés, D. Gutiérrez & C.R. Bulman. 2001b. Density-distribution relationships in British butterflies. II. An assessment of mechanisms. *Journal of Animal Ecology*. 70:426–441.
- D'Abrera, B. 1988a. *Butterflies of the Neotropical region. Part IV. Nymphalidae (Partim)*. Hill House, Victoria.
- D'Abrera, B. 1988b. *Butterflies of the Neotropical region. Part V. Nymphalidae and Satyridae (Conc.)*. Hill House, Victoria.
- de la Maza, R.F. 1987. *Mariposas mexicanas*. Fondo de Cultura Económica, Mexico City.
- de la Maza, R.G. & D. Gutiérrez-Carbonell. 1992. Rhopaloceros de Quintana Roo, su distribución, origen y evolución. *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología*. 15(1):3-14.
- Delgadillo, C. 1984. Mosses of the Yucatan Peninsula, Mexico. III Phytogeography. *Bryologist*. 87(1):12-16.
- DeVries, P.J. 1987. *The butterflies of Costa Rica and their natural history. Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae*. Princeton University Press, Princeton.
- DeVries, P.J. & T.R. Walla. 2001. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74:1–15.
- Escalante, P., A. Navarro & A.T. Peterson. 1993. A geographic, ecological, and historical analysis of land bird diversity in Mexico. Pp. 281-307. In: P.T. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot and J. Fa (eds). *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press, New York.
- Espadas-Manrique, C.M. 2004. Estudio fitogeográfico de las especies endémicas de la península de Yucatan. PhD dissertation. Centro de Investigación Científica de Yucatan A.C. Mérida, México. 58 p.
- Espadas-Manrique, C.M., R. Durán & J. Argáez. 2003. Phytogeographic analysis of taxa endemic to the Yucatan Peninsula using geographic information systems, the domain heuristic method and parsimony analysis of endemism. *Diversity and Distribution*. 9:313–330.
- Espinosa-Organista, D., J.J. Morrone, J. Llorente-Bousquets & O. Flores-Villela. 2002. *Introducción al*

- análisis de patrones en biogeografía histórica*. UNAM, Mexico City.
- Godman, F.D. & O. Salvin. 1879-1901. *Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera*. Volumen I. R.H. Porter ed., London.
- Godman, F.D., O. Salvin & S. Hubbard Scudder. 1887-1901. *Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera. Volumen II*. R.H. Porter ed., London.
- Herrando-Pérez, S. 2002. *Manual de ecología matemática. PCA, CLUSTER, MDS*. Torbellino Press, Spain.
- Hill, J.K. 1999. Butterfly spatial distribution and habitat requirements in a tropical forest: impacts of selective logging. *Journal of Applied Ecology*. 36:564-572.
- Hoffmann, C.C. 1941. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los lepidópteros mexicanos. Primera parte. Papilionoidea. *Anales del Instituto de Biología*. 12(1):237-294.
- Howe, W.H. 1975. *The butterflies of North America*. Doubleday, New York.
- Joly, C. 2003. Contribution à l'étude des Charaxinae du Ghana (Lepidoptera: Nymphalidae). *Notes fauniques of Gembloux*. 50:27-47.
- Jongman, R.H.G., C.J.F. Ter Braak & O.F.R. Van Tongeren 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kocher, S.D. & E.H. Williams. 2000. The diversity and abundance of North American butterflies vary with habitat disturbance and geography. *Journal of Biogeography*. 27:785-794.
- Kristensen, N. 1976. Remarks on the family-level phylogeny of butterflies (Insecta, Lepidoptera, Rhopalocera). *Zeitung für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*. 14:25-33.
- Lamas, G., M.M. Casagrande, A.L. Vilorio & T.W. Pyrcz. 2004. 101. Nymphalidae. Pp. 171-274. In: G. Lamas (ed). *Atlas of neotropical Lepidoptera. Checklist: Part 4A. Hesperioidea – Papilionoidea*. McGuire Center for Lepidoptera and Biodiversity, Gainesville.
- Lee, J.C. 1980. An ecogeographic analysis of the herpetofauna of the Yucatan Peninsula. *Miscellaneous publication, University of Kansas. Museum of Natural History*. 67:8-15, 17-24.
- Lee, J.C. 1996. *The amphibians and reptiles of the Yucatan Peninsula*. Comstock Assoc., Ithaca and

London.

Legendre, P. & L. Legendre. 1998. *Numerical ecology. Developments in environmental modelling 20*.

Elsevier, Oxford.

Leps, J. & P. Smilauer. 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge

University Press, Oxford.

Llorente-Bousquets, J., A. Garcés, T. Pulido & I. Luna. 1990. *Manual de recolección y preparación de*

animales. UNAM, Mexico City.

Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.

Martin, J. & P. Gurrea. 1990. The peninsular effect in Iberian Butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and

Hesperioidea). *Journal of Biogeography*. 17:85-96.

Martínez, E. & C. Galindo-Leal. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: clasificación,

descripción y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 71:7-32.

Matter, S.F., J. Roland, N. Keyghobad & K. Sabourin. 2003. The effects of isolation, habitat area and

resources on the abundance, density and movement of the butterfly *Parnassius smintheus*. *The*

American midland naturalist. 150:26–36.

Maya-Martínez, A., C. Pozo & E. May-Uc. 2005. Las mariposas (Rhopalocera: Papilionidae, Pieridae y

Nymphalidae) de la selva alta subperennifolia de la región de Calakmul, México, con nuevos

registros. *Folia Entomológica Mexicana*. 44(2):123-143.

Mielke, C.G.C., O.H.H. Mielke & M.M. Casagrande. 2004. Estudio comparado da morfología externa of

Zaretis itys itys (Westwood) e *Agrias claudina claudina* (Gray) (Lepidoptera, Nymphalidae,

Charaxinae) I. Cabeça, apêndices e reglão cervical. *Revista Brasileira de Zoologia*. 21(2):357-

369.

Miranda, F. 1958. Estudios acerca de la vegetación. Pp. 159-174. In: E. Beltrán (ed). *Los recursos*

naturales del sureste y su aprovechamiento. INIREB, Mexico City.

Miranda & Hernández, X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la*

Sociedad Botánica de México. 28:29-179.

- Morrone, J.J. & J.V. Crisci 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 26:373-401
- Murray, B.R., B.L. Rice, D.A. Keith, P.J. Myerscough, J. Howell, A.G. Floyd, K. Mills & M. Estoby. 1999. Species in the tail of rank-abundance curves. *Ecology*. 80(6):1806-1816.
- Orellana, R., G. Islebe & C. Espadas. 2003. Presente, pasado y futuro de los climas de la Península of Yucatan. Pp. 37-52. In: P. Colunga-GarcíaMarín and A. Larqué-Saavedra (eds). *Naturaleza y sociedad en el área maya. Pasado, presente y futuro*. CICY, Mérida.
- Pozo, C. 2006. *Los Rhopalocera de la región de Calakmul, Campeche: métodos de estudio, fenología y su uso como indicadores de disturbio*. PhD dissertation. Universidad Autónoma de México. Mexico City.
- Pozo, C., A.M. Luis-Martínez, S. Uc-Tescum, N. Salas-Suárez & A. Maya-Martínez. 2003. Butterflies (Papilionoidea and Hesperioidea) of Calakmul, Campeche, México. *Southwest Naturalist*. 48(4):505-525.
- Queiroz, J.M. 2002. Host plant use among closely related *Anaea* butterfly species (Lepidoptera, Nymphalidae, Charaxinae). *Brazilian journal of biology*. 62(4A):657-663.
- Roberts, M.R. & L.J. Wuest. 1999. Plant Communities of New Brunswick in Relation to Environmental Variation. *Journal of Vegetation Science*. 10(3):321-334.
- Rydon, A. 1964. Notes on the use of butterfly traps in East Africa. *Journal of the Lepidopterists' Society*. 18(1):51-58.
- Schmitter-Soto, J.J. & S.I. Salazar-Vallejo. 1993. Ecosistemas acuáticos y biogeografía de la Península de Yucatán. Pp. 81-93. In: P. Colunga-GarcíaMarín and A. Larqué-Saavedra (eds). *Naturaleza y sociedad en el área maya. Pasado, presente y futuro*. CICY, Mérida.
- Scoble, M.J. 1995. *The Lepidoptera: form, function and diversity*. 2a ed. Oxford University Press, London.
- Scott, J. 1986. *The butterflies of North America. A natural history and field guide*. Stanford University Press, California.

- Seib, R.L. 1980. Baja California: a peninsula for rodents but not for reptiles. *American Naturalist*. 115:613–620.
- Simpson, G.G. 1964. Species Density of North American Recent Mammals. *Systematic Zoology*. 13(2):57-73.
- Smith, H.M. 1941. Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*. 2:103-110.
- ter Braak, C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*. 67(5):1167-1179.
- Uehara-Prado, M., K.S. Brown & A.V.L. Freitas. 2007. Species richness, composition and abundance of fruit-feeding butterflies in the Brazilian Atlantic Forest: comparison between a fragmented and a continuous landscape. *Global Ecology and Biogeography*. 16:43–54.
- Vargas-Fernández, I., A. Luis-Martínez, J. Llorente –Bousquets & A. D. Warren. 1996. Butterflies of the state of Jalisco. *Journal of the Lepidopterists' Society*. 50(2):97-138.
- Vargas-Fernández, I., J. Llorente-Bousquets & A. Luis-Martínez. 1991. Lepidopteroфаuna de Guerrero I: Distribución y Fenología de los Papilionoidea de la Sierra de Atoyac. *Publicaciones Especiales del Museo de Zoología*. 2:1-127.
- Vargas-Fernández, I., M. Trujano, J. Llorente-Bousquets & A. Luis-Martínez. 2006. Patrones de distribución de las subfamilias Ithomiinae, Morphinae y Charaxinae (Lepidoptera: Nymphalidae). Pp. 867-944. In: J.J. Morrone and J. Llorente-Bousquets (eds). *Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana, Vol. II*. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México.
- Wahlberg, N., E. Weingartner & S. Nylin. 2003. Towards a better understanding of the higher systematics of Nymphalidae (Lepidoptera: Papilionoidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28:473-484.
- Warren, A.D., I. Vargas-Fernández, A. Luis-Martínez & J. Llorente-Bousquets. 1998. Butterflies of the state of Colima, México. *Journal of the Lepidopterists' Society*. 52(1):40-72.
- White, D.A. & C.S. Hood. 2004. Vegetation patterns and environmental gradients in tropical dry forests of

the northern Yucatan Peninsula. *Journal of Vegetation Science*. 15:151-160.

Wiens, J.J. & M.J. Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(1g2):639-644.

Figures

Figure 1. Study area, with humidity gradient (grey scale, lightest is 500-800 mm, darkest 1200-1500 mm precipitation) and projected records, according to source (white circles, literature; black circles, field; triangles, collections).

Figure 2. Ordination graph from CCA. (a) Distribution of local species abundance; (b) Distribution of alpha richness; larger circles mean higher abundance and richness. (c) Distributional patterns. DUS: Distance to urban settlements; DCC: Distance to Caribbean coast. For the abbreviations of the species see Table 2.

Figure 3. Distribution patterns of Charaxinae according to independent variables obtained from CCA. We show mean abundances transformed by square-root.

Figure 4. Distribution maps of five patterns of Charaxinae in YP. Every map depicts the most important variable explaining every distribution. Pattern I: altitude (darker: higher); Patterns II and III: humidity (darker: higher); Pattern IV: temperature (darker: warmer); Pattern V: influence of urban settlements (flags). Larger circles mean higher species abundance.

Tables

Table 1. Independent variables for the canonical correlation analysis of the Charaxinae of YP.

| Conditions | Variable | Type | Comments |
|---------------|--|------------------|--|
| Environmental | Temperature | Semiquantitative | Records were projected on thematic maps,* which were the source of the information. |
| | Precipitation | Semiquantitative | |
| Ecological | Host plants | Presence/absence | Presence/absence refers to quadrants of 0.5° x 0.5° latitude |
| Geographical | Geological age | Semiquantitative | Projection on thematic map |
| | Distance to Caribbean coast | Quantitative | Distance of record to the coast, including the eastern coast of Large islands (e.g. Cozumel, see Fig. 1), along the usual trajectory of hurricanes, which is east-west. |
| Geographical | Altitude | Quantitative | Data from original sources or estimated |
| | Latitude | Semiquantitative | |
| Land use | Plant association (vegetation) | Semiquantitative | Projection on thematic maps |
| | Soil | Semiquantitative | |
| Anthropic | Distance to present- day urban settlements | Semiquantitative | Projection of three buffers around urban centers: 0-3 km, 3-6 km, or more than 6 km** |
| | Distance to classic Maya urban settlements | Semiquantitative | |

*Maps from INEGI and CONABIO, projected with ArcView. **Only human settlements above 1000 pop. considered. Classic Maya settlements obtained from Conservation International *et al.* (1995). See figure 4 (Pattern V).

Table 2. Records source of species distribution.

| Source | Type | Species | Records |
|------------|------------------|---------|---------|
| Field | Abundance | 14 | 3764 |
| Collection | Abundance | 23 | 10001 |
| Literature | Presence/absence | 19 | 445 |
| Total | | 25 | 14210 |

Table 3. Checklist of Charaxinae of the Yucatan peninsula. Nomenclature: Tribe and genus level names generally follow Lamas *et al.* (2004); systematics: Kristensen (1976). Species level names follow alphabetical order

| Tribe/Specie | Abbreviation | Pattern* |
|---------------------------------------|--------------|----------|
| Anaeini | | |
| <i>Consul electra electra</i> | cee | I |
| <i>Siderone syntyche syntyche</i> | sss | III |
| <i>Siderone</i> sp | sg | V |
| <i>Z. callidryas</i> | zc | II |
| <i>Z. ellops</i> | ze | II |
| <i>Anaea troglodyta aidea</i> | ata | IV |
| <i>Fountainea eurypyle confuse</i> | fec | V |
| <i>F. glycerium yucatanum</i> | fgy | III |
| <i>Memphis forreri</i> | mf | V |
| <i>M. hedemanni</i> | mh | I |
| <i>M. moruus boiduvali</i> | mmb | I |
| <i>M. oenomais</i> | mo | II |
| <i>M. pithyusa pithyusa</i> | mpipi | IV |
| Preponini | | |
| <i>Archaeoprepona demophon gulina</i> | adg | I |
| <i>A. demophon centralis</i> | adc | I |
| <i>Prepona laertes octavia</i> | plo | I |
| <i>P. pylene philetas</i> | ppp | I |

*According with the CCA diagram.

Table 4. Summary CCA: (a) Percentage variation (original eleven variables); (b) Monte Carlo test and report on permutation test; (c) Percentage variation (six variables, $P < 0.05$).

| | | | | | |
|---|---|-------------------|--------|--------|---------------|
| (a) | AX1 | AX2 | AX3 | AX4 | Total inertia |
| Eigenvalues | 0.207 | 0.101 | 0.031 | 0.027 | 1.331 |
| Species-environment correlations | 0.833 | 0.671 | 0.564 | 0.492 | |
| Cumulative percentage variance: | | | | | |
| Of species data | 15.5 | 23.1 | 25.5 | 27.5 | |
| Of species-environment relation | 51.6 | 76.8 | 84.5 | 91.3 | |
| Sum of all eigenvalues | | | | | 1.331 |
| Sum of all canonical eigenvalues | | | | | 0.401 |
| Summary of Monte Carlo test* | Test of significance of all canonical axes: Trace = 0.388, F-ratio = 5.196, P-value = 0.0010 | | | | |
| (b) | δ^2m^{**} | δ^2c^{***} | F | P | |
| Latitude | 0.152 | 0.152 | 19.253 | 0.0010 | |
| Distance to Caribbean coast | 0.115 | 0.267 | 16.023 | 0.0010 | |
| Temperature | 0.030 | 0.298 | 4.309 | 0.0010 | |
| Distance to present-day urban settlements | 0.024 | 0.322 | 3.456 | 0.0010 | |
| Altitude | 0.016 | 0.337 | 0.337 | 0.0090 | |
| Precipitation | 0.012 | 0.349 | 1.742 | 0.0560 | |
| (c) | AX1 | AX2 | AX3 | AX4 | Total inertia |
| Eigenvalues | 0.200 | 0.095 | 0.029 | 0.018 | 1.331 |
| Species-environment correlations | 0.819 | 0.658 | 0.544 | 0.392 | |
| Cumulative percentage variance: | | | | | |
| Of species data | 15.1 | 22.2 | 24.4 | 25.7 | |
| Of species-environment relation | 57.4 | 84.6 | 92.9 | 98.0 | |
| Sum of all eigenvalues | | | | | 1.331 |
| Sum of all canonical eigenvalues | | | | | 0.349 |
| Summary of Monte Carlo test* | Test of significance of all canonical axes: Trace = 0.349, F-ratio = 8.542, P-value = 0.0010 | | | | |

*999 permutations under full model; ** δ^2m : variance of species data; *** δ^2c : cumulative variance of species data.

Table 5. Weighted correlation matrix (weight = sample total): (a) among selected variables; (b) among independent variables and species axes from CCA. DCC: Distance to Caribbean coast; DUS: Distance to urban settlements; bold represents higher values.

| (a) | Humidity | Temperature | DCC | Altitude | Latitude | DUS |
|-------------|----------------|----------------|---------|----------------|----------------|--------|
| Humidity | 1.0000 | | | | | |
| Temperature | -0.1085 | 1.0000 | | | | |
| DCC | -0.5190 | 0.2223 | 1.0000 | | | |
| Altitude | -0.1374 | -0.3178 | 0.4051 | 1.0000 | | |
| Latitude | -0.2410 | 0.2821 | -0.0933 | -0.7754 | 1.0000 | |
| DUS | -0.1923 | -0.1623 | 0.1629 | 0.3546 | -0.2412 | 1.0000 |
| (b) | EnviAx1 | | EnviAx2 | | | |
| | Humidity | -0.5327 | | | 0.5064 | |
| | Temperature | 0.5248 | | | -0.0905 | |
| | DCC | 0.4605 | | | -0.8126 | |
| | Altitude | -0.5388 | | | -0.7561 | |
| | Latitude | 0.7991 | | | 0.4889 | |
| | DUS | -0.2285 | | | -0.5292 | |

Figure 1.

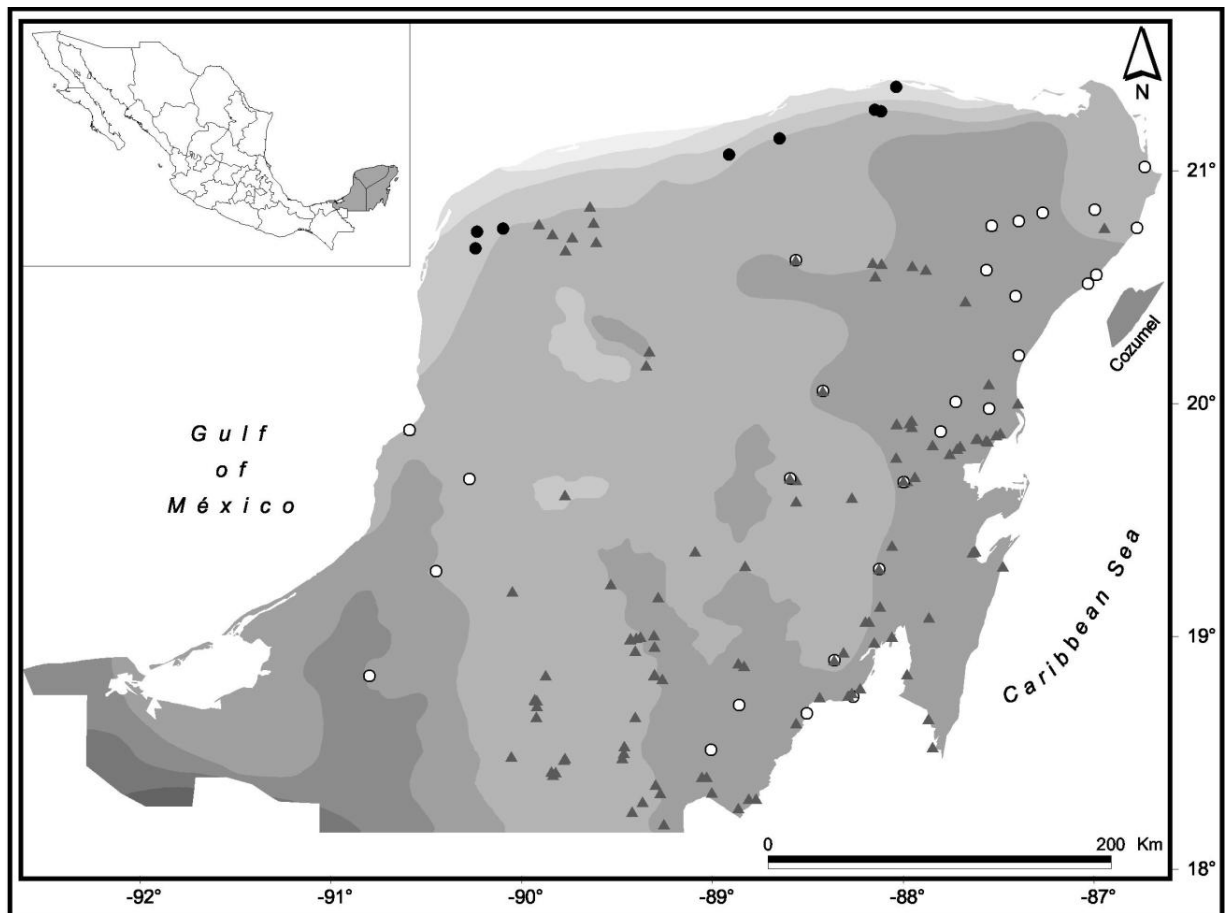


Figure 2.

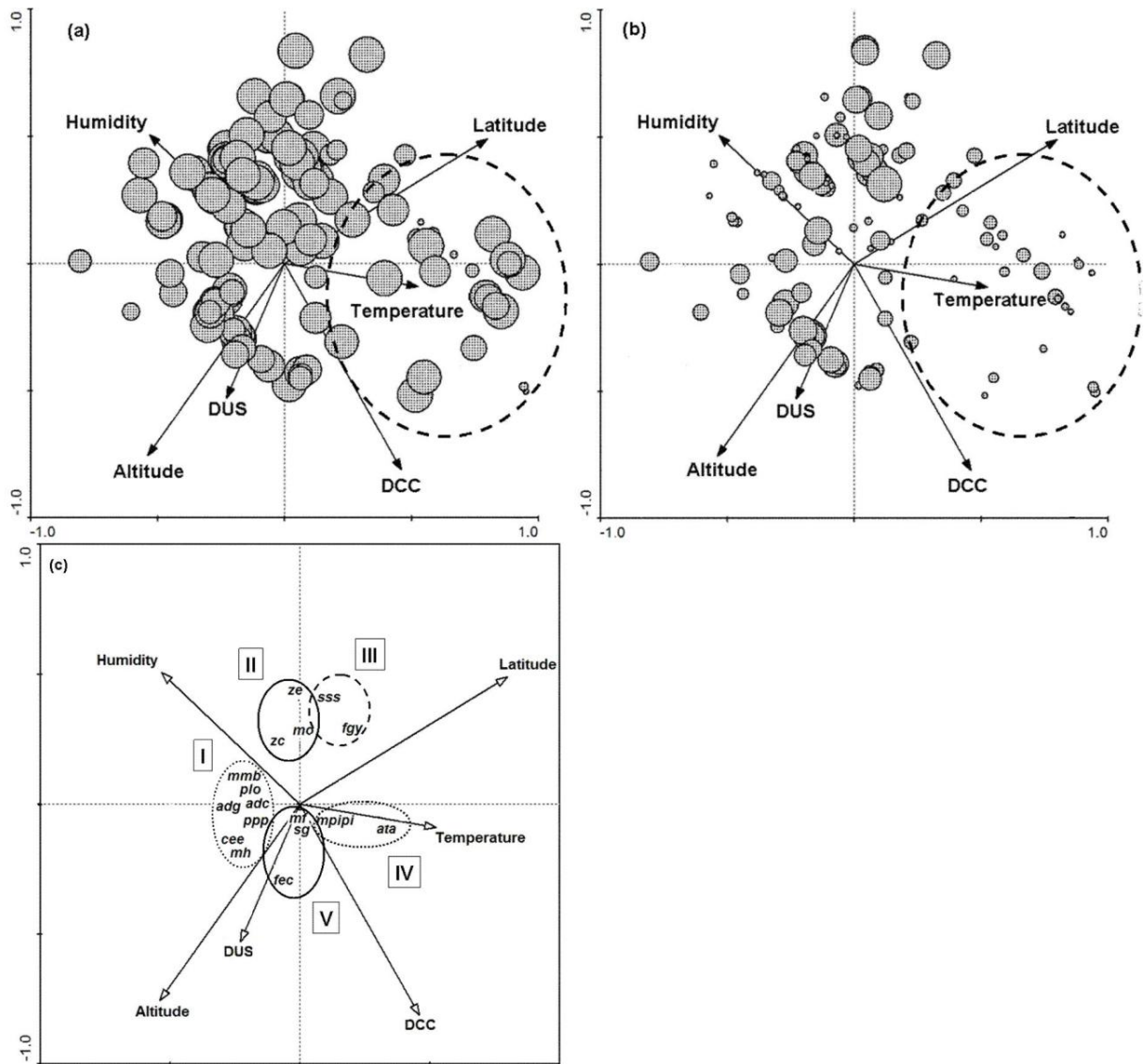


Figure 3.

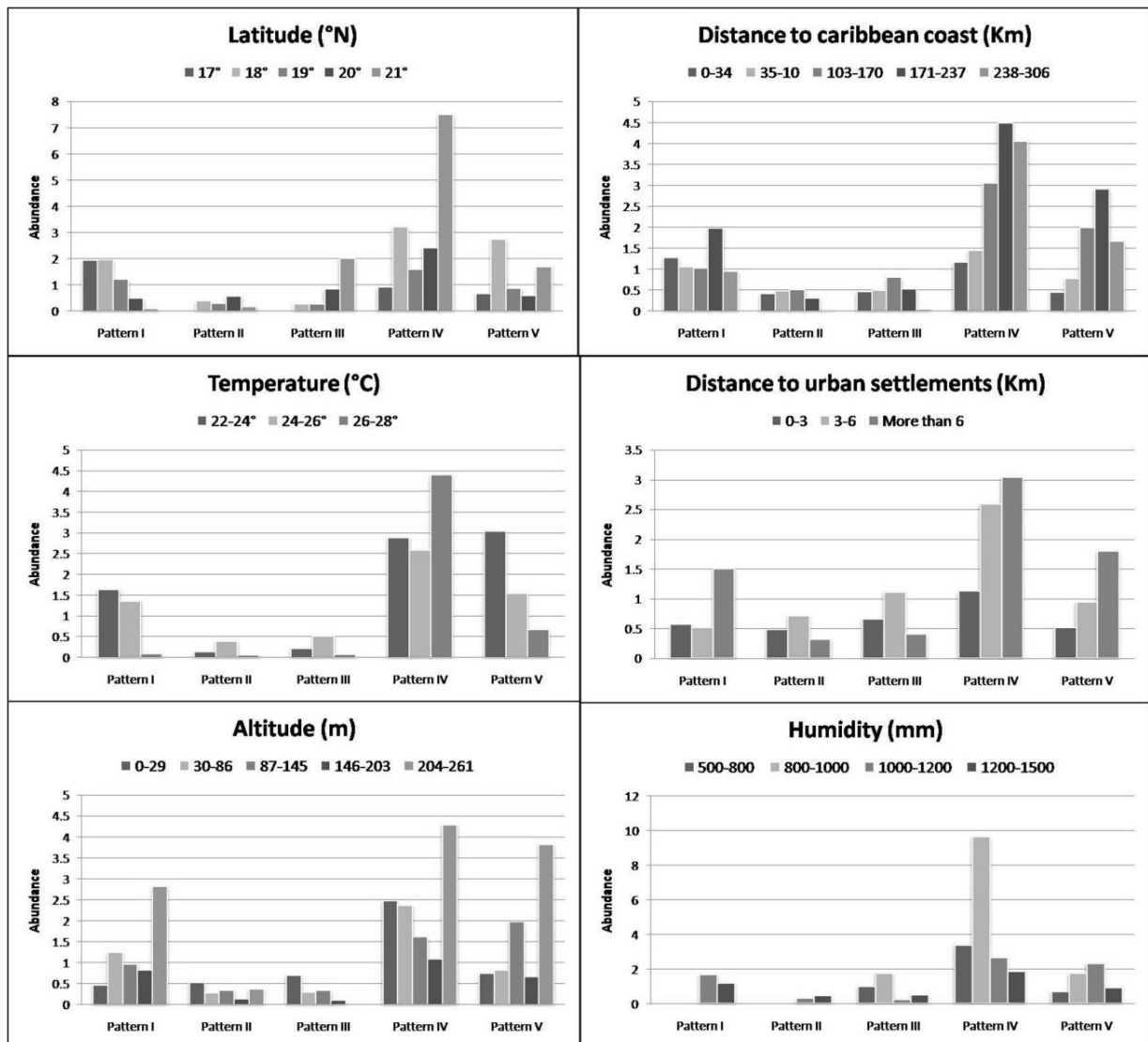


Figure 4.

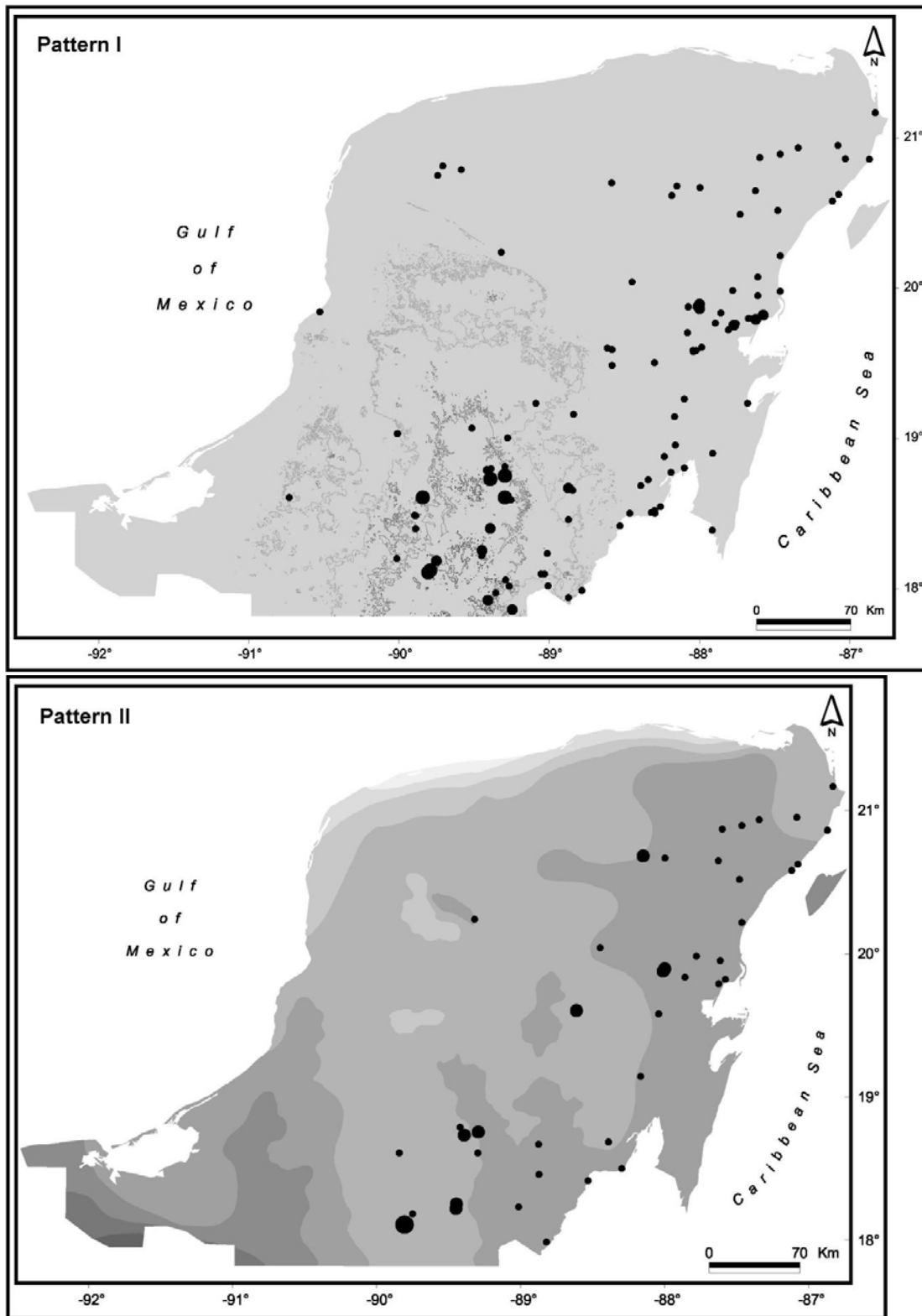


Figure 4 cont.

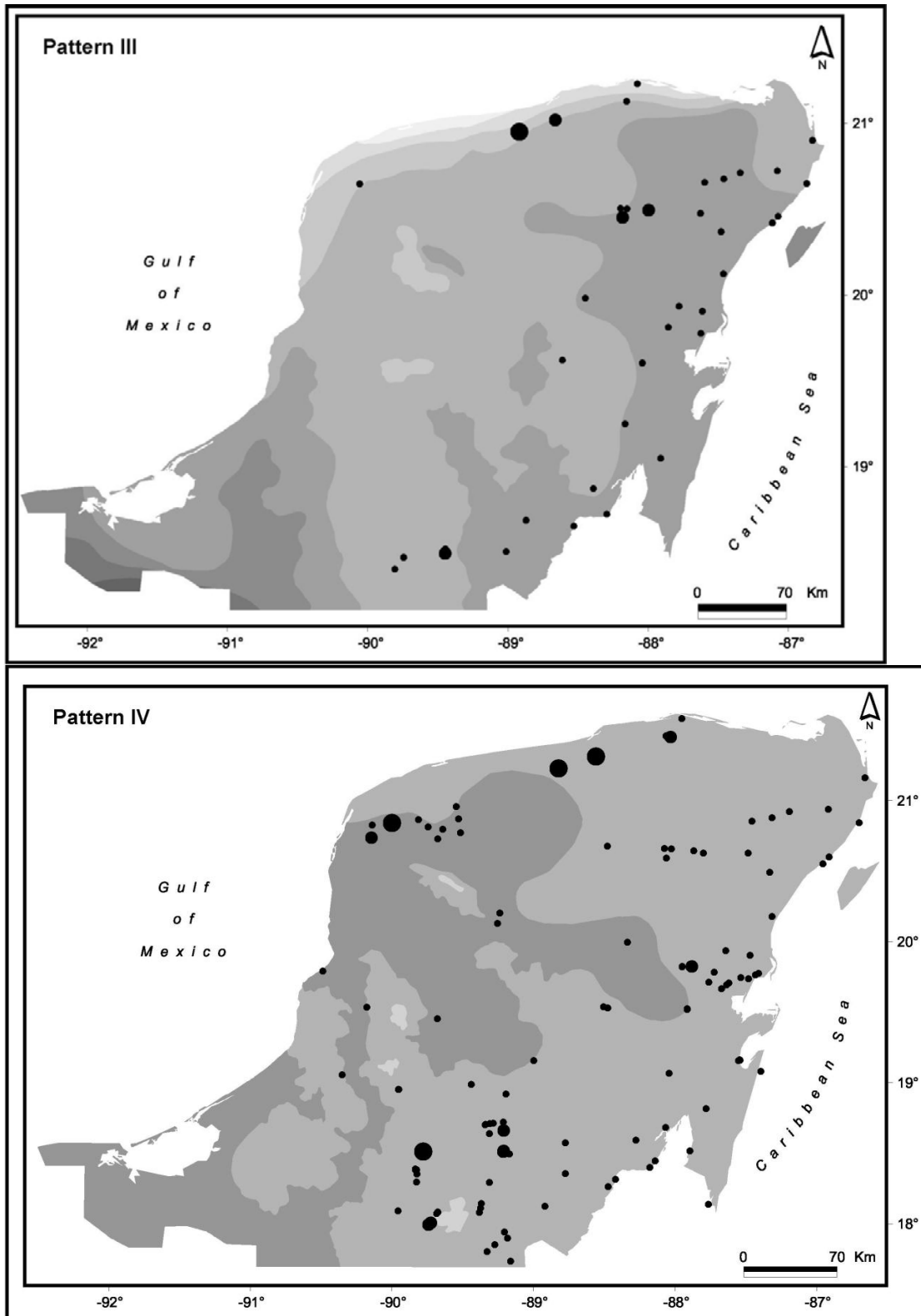
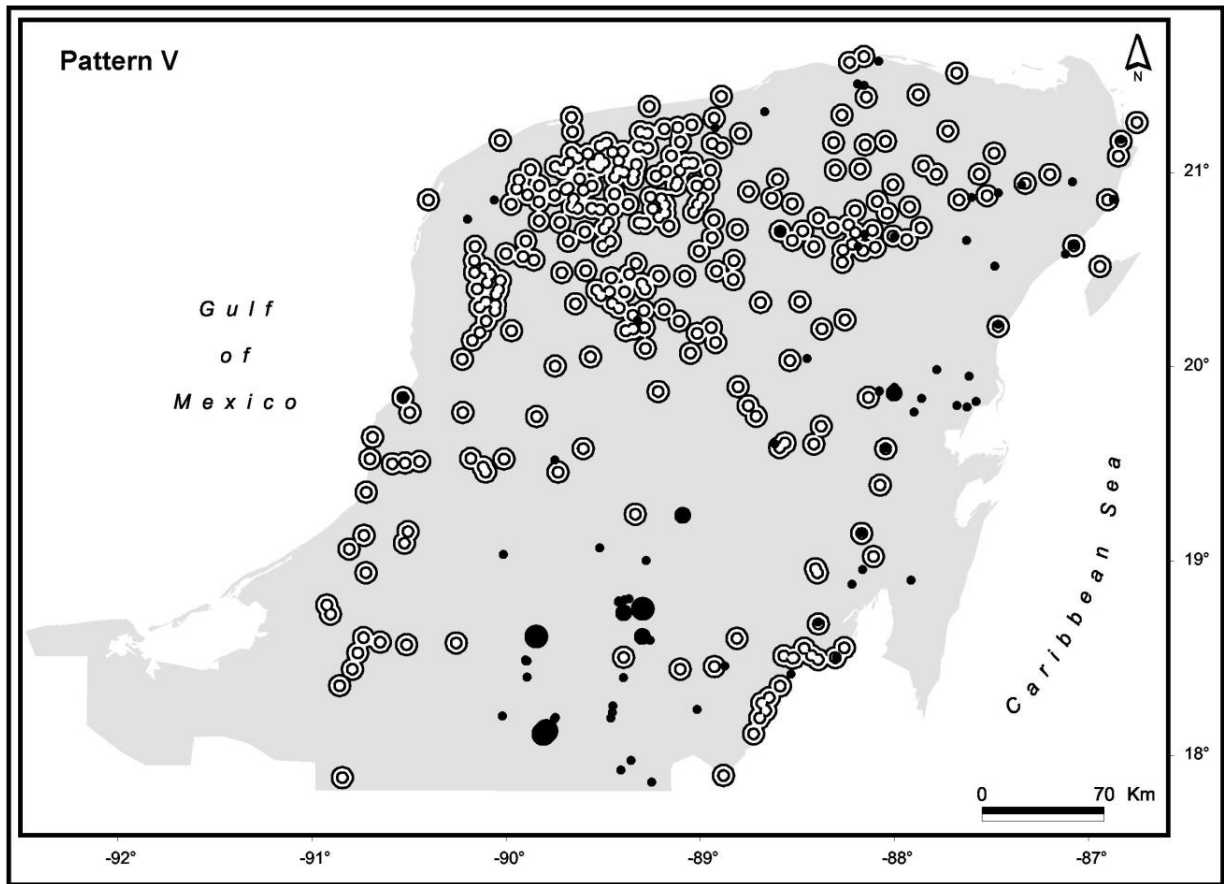


Figure 4 cont.



Normas Editoriales. Acta Zoológica Mexicana.

Acta Zoológica Mexicana - Instrucciones

El explorador no admite los marcos flotantes o no está configurado actualmente para mostrarlos.
El explorador no admite los marcos flotantes o no está configurado actualmente para mostrarlos.

Instrucciones a los autores

INSTRUCCIONES A LOS AUTORES (2007)

ACTA ZOOLOGICA MEXICANA (nueva serie) es una revista científica cuatrimestral publicada por el Instituto de Ecología A. C. Acepta trabajos científicos originales sobre la fauna terrestre en las áreas de Comportamiento, Ecología, Fisiología, Genética, Morfología, Sistemática y Zoogeografía. Los idiomas empleados pueden ser español, inglés, francés y portugués. Cada manuscrito presentado a esta revista, es sometido a la evaluación de dos científicos especialistas en el tema y la decisión final de aceptación es responsabilidad del Comité Editorial. El orden de publicación atenderá a las fechas de recepción y aceptación de cada trabajo.

No se aceptarán trabajos presentados por separado como pequeñas contribuciones o notas numeradas, que puedan integrarse como unidad. A criterio del Comité Editorial y basados en las opiniones de los revisores, un artículo puede ser modificado a nota científica para su publicación. Los trabajos taxonómicos de revisión o monográficos tendrán prioridad sobre aquellos meramente descriptivos de taxa aislados y se presentarán de acuerdo a la última edición del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Todo manuscrito rechazado para su publicación no será aceptado posteriormente.

El texto de artículos científicos o notas científicas deberán estar escritos en versión WORD, en papel tamaño carta, interlineado a doble espacio, con márgenes de 3 cm y justificación completa. Usar letra Times New Roman 11 pts. en mayúsculas y minúsculas, con excepción del título y los subtítulos de capítulos que irán en mayúsculas. No usar negritas. Usar letras cursivas sólo en los nombres científicos, los nombres abreviados de las revistas y los nombres de libros de la literatura citada. Usar el mismo tipo de letra indicado para el texto, en los cuadros y pies de figura, pero si es necesario ajustar a un tamaño menor de letra.

ARTÍCULOS CIENTÍFICOS. El texto deberá contener el TÍTULO y un título