

Relaciones biogeográficas de Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae (Lepidoptera: Papilionoidea) en el bosque mesófilo de montaña de México

David Monteagudo Sabaté, José Luis Salinas–Gutiérrez, Moisés Armando Luis Martínez

Museo de Zoología, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Ciudad Universitaria, 04510 México D. F., México. E-mail: dmonteagudo@ciencias.unam.mx.

Resumen

MONTEAGUDO D, SALINAS–GUTIÉRREZ JL, LUIS MARTÍNEZ MA. 2014. Relaciones biogeográficas de Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae (Lepidoptera: Papilionoidea) en el bosque mesófilo de montaña de México. ENTOMOTROPICA 29(1): 29-37.

Se estudió la fauna de mariposas (Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae) en los bosques mesófilos de montaña de México para inferir sus patrones de distribución, utilizando el Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE), con base en 14 unidades geográficas y 459 taxones. Se obtuvieron cinco cladogramas de áreas que tras la aplicación de un consenso estricto se redujeron a uno (841 pasos, CI= 42, RI= 52). Los resultados indican la presencia de dos grupos principales correspondientes a las vertientes del Pacífico y del Atlántico, mientras que las unidades de mayor altitud no forman grupos bien definidos. Se indican los taxones que definen los principales grupos. Los Tuxtlas es la rama más basal separada de las localidades del Atlántico. Se discute el uso del PAE para inferir relaciones biogeográficas.

Palabras clave adicionales: Altitud, análisis de parsimonia de endemismos (PAE), cladogramas de áreas, mariposas, vertiente atlántica, vertiente pacífica.

Abstract

MONTEAGUDO D, SALINAS–GUTIÉRREZ JL, LUIS MARTÍNEZ MA. 2014. Biogeographic relationships of Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae (Lepidoptera: Papilionoidea) in the Mexican cloud forest. ENTOMOTROPICA 29(1): 29-37.

Butterflies (Papilionidae, Pieridae, and Nymphalidae) were studied for inferring their distribution patterns in Mexican cloud forest, using Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) on 14 geographic units and 459 taxa (intra-specific level). Five area cladograms were obtained, reduced to one after using strict consensus option (841 steps, CI=42, RI=52). Results indicate two main groups, each corresponding to the Pacific or to the Atlantic slope, respectively, while high altitude faunas were more isolated and they did not form any defined group. The exclusive taxa defining these main groups are described. Los Tuxtlas was the most basal branch, well separated from the other Atlantic localities. The application of PAE for inferring biogeographic relationships among locations is discussed.

Additional key words: Altitude, area cladogram, Atlantic slope, butterflies, Pacific slope, parsimony analysis of endemismity (PAE).

Introducción

El Bosque Mesófilo de Montaña (BMM) *sensu* Rzedowski (1978) se caracteriza por la presencia frecuente de nubes a nivel de la vegetación, por lo que también se suele referir como bosque de niebla, selva nublada, bosque nebuloso o bosque nublado (CONABIO 2010).

En México el BMM se identifica en un amplio rango latitudinal (desde las Cañadas de Nuevo León hasta las Sierras del Sur de Chiapas) y altitudinal (desde los 600 m hasta los 3 000 m, aproximadamente). Pese a que se estima que, como vegetación primaria, ocupa una superficie menor al 1 % del territorio nacional (también a nivel mundial se considera el ecosistema tropical menos extenso), la complejidad de su estructura, la gran proporción de endemismos que posee, su importante papel en la conservación del ciclo hidrológico y, sobre todo, el hecho de que sea el ecosistema tropical más diverso en relación a su superficie, otorgan a este ecosistema un lugar prioritario en conservación (CONABIO 2010).

Por ello, el BMM ha sido ampliamente estudiado en cuanto a su composición florística y se han identificado sus componentes característicos en muchos casos. El patrón fragmentado del mismo en el territorio nacional, conformando parches de extensión variable mezclados con otros tipos de vegetación, lo han hecho objeto de diversos estudios biogeográficos para determinar la relación entre las distintas áreas de BMM (Luna y Alcántara 2001).

En este contexto, se ha estudiado la fauna de mariposas diurnas en áreas montañosas donde se localiza el BMM. La presente contribución tiene como objetivo establecer las relaciones biogeográficas entre las faunas de mariposas diurnas de distintas áreas de BMM en México.

Materiales y Métodos

Taxones y selección del área de estudio: Se utilizó la información de las familias Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae, por disponer de mayor

cantidad y calidad de datos de distribución de estas familias, de las que se identificaron 459 taxones, considerando que la diferenciación entre la vertiente atlántica y pacífica se da frecuentemente a nivel subespecífico. Se adaptaron los datos originales a la nomenclatura actual (Llorente et al. 2006). Los datos proceden del trabajo de campo realizado por miembros del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (MZFC) de la Universidad Nacional Autónoma de México, y de registros de la base de datos MARIPOSA (Luis et al. 2005), que han sido obtenidos por otros investigadores, *v. gr.*, R. De la Maza, C. Beutelspacher. Todos los trabajos utilizados cuentan con metodología similar y un contrastado rigor científico, características que permiten establecer el presente estudio, seleccionando los inventarios lepidoptero-faunísticos identificados en BMM, que por las características de este tipo de vegetación, en algunas ocasiones, corresponden a situaciones de ecotono.

El Cuadro 1 resume las características de las áreas comparadas (para el presente trabajo solo se tienen en cuenta los inventarios obtenidos en BMM) y el origen de los datos, mientras que la Figura 1 muestra su ubicación geográfica relativa.

Análisis de Parsimonia de Endemismos: Para establecer las relaciones biogeográficas entre las distintas unidades de BMM estudiadas, se realizó un Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE, por sus siglas en inglés), que emplea un algoritmo de parsimonia para obtener un cladograma de áreas basado en los taxones que las habitan (Rosen 1988). Este análisis permite formular una hipótesis de relaciones entre las áreas estudiadas, donde se postula que diferentes taxones se encuentran integrados en el espacio-tiempo en un mismo componente biótico (Nihei 2006), y ha sido utilizado con este fin en numerosas ocasiones (Escalante y Morrone 2003).

Cuadro 1. Localidades de estudio.

Unidad de BMM	Acrónimo	Coordenadas	Altitud (m)	Especies	Datos originales
Sierras de Nayarit (Nayarit)	NAY	21° 29' N 104° 56' W	800 – 1 600	147	Llorente et al. 2004
Parque Nacional El Chico (Hidalgo)	ECH	20° 12' N 98° 44' W	2 600 – 3 100	53	Bizuet–Flores et al. 2001
Sierra de Manantlán (Jalisco y Colima)	SMAN	19° 41' N 103° 34' W	1 600 – 1 750	112	Vargas et al. 1999
Las Minas (Veracruz)	LMIN	19° 40' N 97° 08' W	1 360	82	Beutelspacher 1975
Área montañosa de Teocelo– Xalapa (Veracruz)	TXAL	19° 23' N 96° 58' W	1 100 – 1 500	221	Llorente et al. 1986
Dinamos de la Magdalena Contreras (Distrito Federal)	MCON	19° 15' N 99° 17' W	2 600 – 3 100	51	Luis y Llorente 1990
Cascada de los Diamantes (Estado de México)	CDIA	19° 12' N 98° 43' W	2 700 – 3 000	37	Barrera y Romero 1986
Derrame del Chichinautzin (Morelos)	CHCH	19° 03' N 99° 11' W	2 400	83	Valencia 1999
Córdoba–Fortín de las Flores (Veracruz)	COFF	18° 50' N 96° 53' W	850 – 1 000	226	De la Maza, registros en MARIPOSA
Sierra de Los Tuxtlas (Veracruz)	LTX	18° 26' N 95° 12' W	700 – 1 700	67	Procedencia variable, datos en MARIPOSA
Sierra de Juárez (Oaxaca)	SJUA	17° 38' N 96° 22' W	650 – 1 750	267	Luis et al. 1991
Omiltemi (Guerrero)	OMIL	17° 33' N 99° 41' W	2 200 – 2 800	89	Luis y Llorente 1993
Sierra de Atoyac (Guerrero)	SATO	17° 25' N 100° 11' W	1 250 – 2 450	165	Vargas et al. 1992
Región Loxicha (Oaxaca)	RLOX	16° 09' N 96° 29' W	1 170 – 1 650	154	Datos inéditos, en preparación

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

simplicidad para construir árboles de acuerdo a la presencia del grupo. Esta metodología agrupa áreas por compartir taxones de acuerdo al árbol más parsimonioso. Para identificar los patrones de distribución, en este análisis solo son útiles los taxones que se encuentran en un par o más (pero no en todas) las unidades estudiadas; no obstante, hay que considerar que algunos registros pueden ser incompletos (Nihei 2006).

El método PAE comprende los siguientes pasos: 1) seleccionar un grupo de áreas de estudio; 2) construir una matriz $r \times c$, donde r (filas)

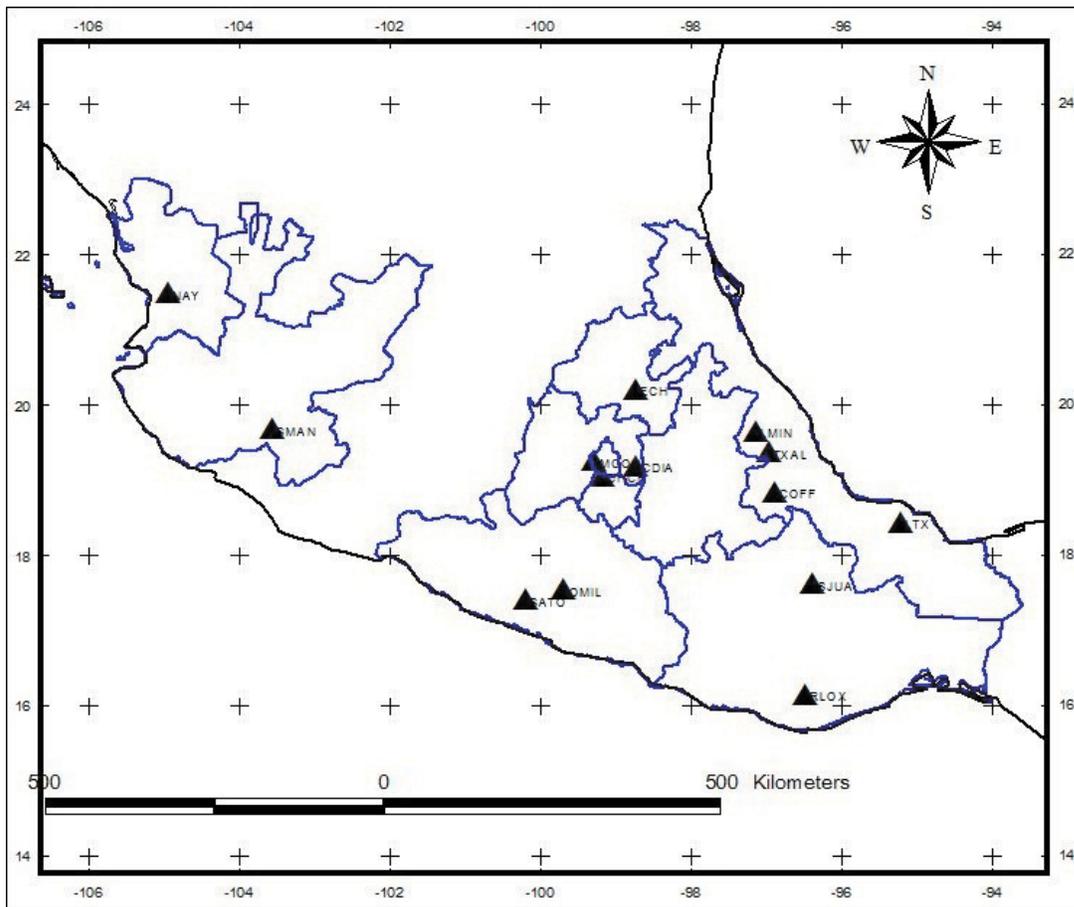


Figura 1. Localidades de estudio en el bosque mesófilo de montaña de México.

representa las localidades o áreas y c (columnas) los taxones; la presencia es representada con 1 y la ausencia con 0, mientras que un área codificada con ceros es empleada para enraizar el árbol; 3) aplicar un programa de parsimonia a la matriz de datos y obtener el cladograma correspondiente, si se obtuviera más de un cladograma, obtener el árbol de consenso; 4) definir en el cladograma los grupos definidos por la presencia compartida de al menos dos especies e interpretar las agrupaciones obtenidas (Morrone 2001).

El análisis final, tras la extracción del único taxón registrado en todos los sitios (*Anteos clorinde* (Godart, [1824])) y 102 taxones registrados para

una sola localidad, se realizó sobre una matriz presencia/ausencia de 356 taxones \times 15 áreas.

Utilización de PAE para el establecimiento de relaciones biogeográficas: Este método se considera ampliamente para describir patrones biogeográficos (Casagrande et al. 2012) y habitualmente se reconoce como un método histórico para postular relaciones de área (Escalante 2011, Donato y Miranda-Esquivel 2012). Otros autores dudan de su validez para inferir procesos en biogeografía histórica, pues en ocasiones produce resultados ambiguos (Brooks y van Veller 2003). También se discute la necesidad de su uso cuando ya se conocen los procesos encargados de la distribución, y su validez en biogeografía histórica al omitir las

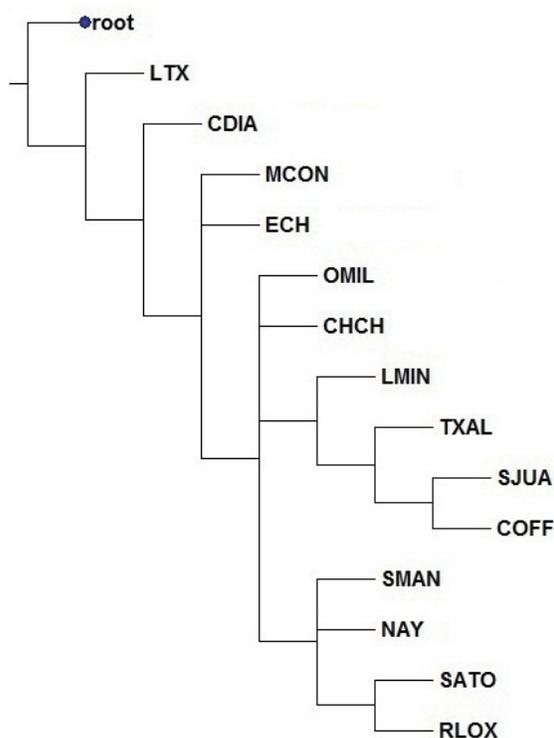


Figura 2. Cladograma resultante del PAE, obtenido por consenso estricto

relaciones filogenéticas entre los taxones (Santos 2005). Escalante y Morrone (2003) destacaron los posibles usos del PAE para identificar áreas de endemismo, patrones de distribución e inferir relaciones de áreas. Con respecto a la obtención de resultados incongruentes (ambiguos, incorrectos y no informativos), Ron (2000) identifica congruencia entre distintos taxones y entre cladogramas biogeográficos cladísticos y cladogramas de PAE. Katinas et al. (2004) obtienen resultados semejantes al comparar patrones de distribución entre PAE y el análisis de compatibilidad de trazos. Además, se deben considerar las críticas de establecer relaciones falsas por el efecto de muestreo del taxón en el área (distribuciones parciales y “parafiléticas”) (Nihei 2006).

Resultados y Discusión

El PAE produjo cinco cladogramas de áreas más parsimoniosos, todos ellos de 806 pasos con un índice de consistencia (IC) de 44 y un índice de retención de 56. Por consenso estricto (opción *Consensus (strict)*) se obtuvo un solo árbol (Figura 2), de 841 pasos, con un índice de consistencia de 42 y un índice de retención de 52, con base en el cual analizamos los resultados. Sobre este mismo cladograma se identificaron los taxones compartidos (“sinapomorfías”) por los sitios que definen las principales unidades geográficas.

Relaciones biogeográficas entre las áreas: Del análisis se interpreta la existencia de dos unidades geográficas bien definidas: una en la vertiente Pacífica (SMAN–NAY–SATO–RLOX) y otra en la vertiente Atlántica de México (LMIN–TXAL–SJUA–COFF).

Los demás inventarios se ubican, sin definir agrupaciones, al interior del gráfico, y se caracterizan por presentar lepidoptero-faunas más pobres, con pocos taxones compartidos, la mayoría de ellos de amplia distribución. Esto está relacionado con el rango de elevaciones superiores que comprenden entre los 2 200 y 3 100 m. Este factor altitudinal condiciona que el sitio OMI no se agrupe principalmente con los otros inventarios de BMM de la vertiente pacífica. Resulta sorprendente la diferenciación de LTX con respecto al resto de inventarios, pues aparece como el grupo más basal, a lo que contribuye sin duda su relativo aislamiento con respecto a las otras unidades del atlántico.

Este mismo resultado ha sido descrito para el grupo utilizando metodologías fenéticas (Monteagudo et al. 2001), donde la diferenciación de las faunas de elevaciones superiores se basa más en la pobreza relativa de éstas, que en compartir elementos exclusivos a las mismas. Por ello el método PAE no ofrece agrupaciones definidas con estos inventarios. Las especies identificadas exclusivamente en

BMM de elevaciones superiores son *Eucheria socialis* Westwood, 1834; *Chlosyne cyneas cyneas* (Godman and Salvin, 1878); *Adelpha bredowii* Geyer, 1837; *Adelpha diocles creton* Godman, 1901 y *Polygonia haroldii* (Dewitz, 1877). Esta última es el único taxón que agrupa a todas las localidades de la Faja Volcánica Transmexicana en este análisis.

Las dos unidades geográficas, Atlántico y Pacífico, definidas en el cladograma de áreas, se caracterizan por mariposas exclusivas para los grupos compartidas por los sitios de estudio que incluyen. Los diez taxones que definen el clado del Atlántico son: *Pterourus garamas abderus* (Hopffer, 1856); *Enantia m. mazai* Llorente, 1984; *Enantia jethys* (Boisduval, 1836); *Lieinix nemesis atthis* (Doubleday, 1842); *Eurema daira eugenia* (Wallengren, 1860); *Polygonia g-argenteum* (Doubleday, 1848); *Hamadryas fornax fornacalia* (Fruhstorfer, 1907); *Danaus eresimus montezuma* Talbot, 1943; *Episcada salvinia salvinia* (H.W. Bates, 1864) y *Pteronymia c. cotytto* (Guérin-Méneville, [1844]).

A su vez, los trece taxones que caracterizan el clado pacífico son: *Parides erythalion trichopus* (Rothschild and Jordan, 1906); *Pterourus menatius morelius* (Rothschild and Jordan, 1906); *Enantia mazai diazi* Llorente, 1984; *Lieinix nemesis nayaritensis* Llorente, 1984; *Microtia e. elva* H.W. Bates, 1864; *Archaeoprepona demophon occidentalis* (Fruhstorfer, 1905); *Fountainea eurypile glanzi* (Rotger, Escalante and Coronado, 1965); *Morpho p. polyphemus* Westwood, [1850]; *Cyllopsis caballeroi* Beutelspacher, 1982; *Cyllopsis suivalenoides* L.D. Miller, 1974; *Cissia themis* (Butler, 1867); *Episcada salvinia portilla* J. Maza and Lamas, 1978 y *Pteronymia rufocincta* (Salvin, 1869).

Estos dos grandes grupos se identifican con dos grandes trazos generalizados, indicadores de la fragmentación de biotas ancestrales, descritos en el territorio mexicano (Contreras y Elíosa 2001). Esta diferenciación primaria entre las faunas del Atlántico y el Pacífico, junto al factor

altitudinal en los inventarios de elevaciones superiores, ha sido concluida como la principal distinción de la lepidoptero-fauna del Sur de México (Monteagudo y Luis 2013).

La estructura insular de los parches de BMM en México indica la existencia de un ecosistema pasado de distribución más amplia y continua, que ha reducido su área original de acuerdo con cambios climáticos y, más recientemente, por influencia antrópica (CONABIO 2010). Históricamente, en el Zancleense (5,2 millones de años) emerge el Istmo de Panamá y se unen el Norte y Sur de América. En el Piacenziense (3,6 millones de años) los levantamientos y formaciones de montañas y volcanes continúan y se da un descenso en la temperatura, los bosques experimentan una reducción y las familias y géneros de mariposas actuales se encuentran bien establecidos (Grimaldi y Engel 2005).

En el Pleistoceno (2 millones años) se producen cuatro edades de hielo, hay formación de glaciares en el hemisferio norte, y elevación de cordilleras. Tras la última edad del hielo, el clima se vuelve más cálido. En México, todas las comunidades vegetales tropicales estaban ya constituidas en el Pleistoceno tardío y durante los últimos 40 000 años, la superficie forestal se redujo debido a variaciones climáticas y los bosques se desplazaron a latitudes menores, predominando otras comunidades vegetales. Algunos remanentes boscosos permanecieron como refugios primarios o secundarios (Toledo 1982), como Los Tuxtlas y la Sierra de Juárez, representados en este estudio.

Miller y Miller (2002) indican que la dispersión es el mecanismo principal que explica la distribución de algunos géneros de mariposas del Caribe, como *Danaus Kluk*, 1780 y *Eurema Hübner*, [1819], incluidos en el presente estudio, por lo que no hay que descartar la importancia de este proceso en la definición de algunas distribuciones amplias.

Se necesita realizar una exploración exhaustiva de los conceptos y objetivos de la biogeografía histórica (Santos 2005); sin embargo, lo más importante es la interpretación de los resultados, métodos y estrategias. Sospechar *a priori* algún proceso que conforma un tipo de distribución (dispersión y/o vicarianza) no implica un error, solamente caracteriza a la hipótesis bajo un supuesto. El PAE no es el único recurso, pero representa un método robusto para inferir las explicaciones históricas de la distribución de la biota sobre la tierra. Además, los resultados no son la fuente de la controversia, sino la interpretación.

Conclusiones

La diversa y bien conocida fauna de mariposas de 14 áreas representativas de BMM en México permitió desarrollar un análisis de parsimonia de endemismos para inferir las relaciones geográficas entre ellas. Los inventarios del Atlántico (excepto Los Tuxtlas) y del Pacífico constituyeron dos clados bien definidos, que pueden interpretarse como la división principal de la lepidóptero-fauna de México. Esta situación no es tan clara con las comunidades de elevaciones superiores a 2 000 m, la mayoría de la Faja Volcánica Transmexicana.

Agradecimientos

A Tania Escalante Espinosa y Celia Esperanza Sanginés Franco, de la Facultad de Ciencias, UNAM, quienes amablemente colaboraron con la revisión del manuscrito y contribuyeron con sus propuestas a la mejora del mismo. Al proyecto PAPIIT IN214212.

Referencias

BARRERA GT, ROMERO L. 1986. Estudio faunístico de lepidópteros (Superfamilia Papilionoidea) en un bosque mesófilo de montaña en Cascada de los Diamantes, San Rafael, Estado de México [Tesis de grado] UNAM, Facultad de Ciencias. 58 p.

BEUTELSPACHER CR. 1975. Notas sobre el Suborden Rhopalocera (Lepidoptera) de Las Minas, Veracruz. *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología* 1(1): 11–20.

BIZUET-FLORES Y, LUIS-MARTÍNEZ A Y LLORENTE 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 (114): 145–149.

BROOKS DR, VAN VELLER MGP. 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 30: 819–825.

CASAGRANDA MD, TAHER L, SZUMIK C. 2012. Endemism analysis, parsimony and biotic elements: a formal comparison using hypothetical distribution. *Cladistics* 28: 645–654.

[CONABIO] COMISIÓN NACIONAL PARA EL CONOCIMIENTO Y USO DE LA BIODIVERSIDAD. 2010. El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México D.F., México. 197 p.

CONTRERAS R, ELIOSA H. 2001. Una visión panbiogeográfica preliminar de México. En: J Llorente y JJ Morrone, Eds. Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones. México D.F. pp. 197–211.

DONATO M, MIRANDA-ESQUIVEL DR. 2012. Respuesta a Escalante (2011) “De cómo el análisis de parsimonia de endemismos (PAE) tampoco explica la selección natural”. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 892–896.

ESCALANTE T. 2011. De cómo el análisis de parsimonia de endemismos (PAE) tampoco explica la selección natural. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 1057–1059.

ESCALANTE T, MORRONE JJ. 2003. ¿Para qué sirve el Análisis de Parsimonia de Endemismos? En: JJ Morrone y J Llorente, Eds. Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Las Prensas de Ciencias, UNAM. México DF. pp. 167–172.

GRIMALDI D, ENGEL MS. 2005. Evolution of the Insects. Cambridge University Press. 755 p.

- KATINAS L, CRISCI J, WAGNER WL, HOCH PC. 2004. The geographical radiation of tribes Epilobieae, Gongylocarpeae, and Onagreae (Onagraceae) in North America, based on parsimony analysis of endemism and track compatibility analysis. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 91: 159–185.
- LLORENTE J, GARCÉS A, LUIS A. 1986. – Teocelo, Veracruz. *Teocelo* 4: 14 – 37.
- LLORENTE J, LUIS A, VARGAS I, WARREN AD. 2004. Butterflies of the State of Nayarit, Mexico. *Journal of the Lepidopterist's Society* 58(4): 203–222.
- LLORENTE J, A LUIS E I VARGAS. 2006. Apéndice general de Papilionoidea: lista sistemática, distribución estatal y provincias biogeográficas. En: Morrone JJ, Llorente-Bousquets J (eds.). Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana. Las Prensas de Ciencias, UNAM. México, D.F. pp.733–797.
- LUIS A, LLORENTE J. 1990. Mariposas en el Valle de México: Introducción e Historia I. Distribución local y estacional de los Papilionoidea de la Cañada de los Dínamos, Magdalena Contreras, D.F. México. *Folia Entomológica Mexicana* 78: 95–198.
- LUIS A, LLORENTE J. 1993. Mariposas. En: Luna I y J Llorente (eds.). Historia Natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F. pp. 307–385.
- LUIS A, VARGAS I, LLORENTE J. 1991. Lepidopterofauna de Oaxaca I: distribución y fenología de los Papilionoidea de la sierra de Juárez. Publicaciones especiales del Museo de zoología, 3. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 121 p.
- LUIS A, LLORENTE J, VARGAS I. 2005. Una megabase de datos de mariposas y la regionalización biogeográfica de México. En: Llorente J, Morrone JJ (eds.). Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines. CYTED–UNAM–CONABIO. México, D.F. pp. 269–294.
- LUNA I, ALCÁNTARA O. 2001. Análisis de Simplicidad de Endemismos (PAE) para establecer un modelo de vicarianza preliminar del bosque mesófilo de montaña mexicano. En: Llorente J, Morrone JJ (eds.). Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones. México D.F. pp. 273–277.
- MILLER JY, MILLER LD. 2002. The biogeography of the West Indian Butterflies (Lepidoptera): an application of a vicariance/dispersalist model. En: Woods CA y FE Sergile (eds.). Biogeography of the West Indies: Patterns and perspectives. 2nd Edition, CRC Press, Florida, USA. pp. 127–155.
- MONTEAGUDO–SABATÉ D, LUIS–MARTÍNEZ A, VARGAS–FERNÁNDEZ I, LLORENTE–BOUSQUETS J. 2001. Patrones altitudinales de diversidad de mariposas en la Sierra Madre del Sur (México). *SHILAP. Revista de Lepidopterología* 29(115): 207–237.
- MONTEAGUDO–SABATÉ D, LUIS–MARTÍNEZ A. 2013. Patrones de riqueza altitudinal de Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae (Lepidoptera: Rhopalocera) en áreas montañosas de México. *Revista de Biología Tropical* 61(3): 1509–1520.
- MORRONE JJ. 2001. Sistemática, Biogeografía y Evolución: los Patrones de la Biodiversidad en Tiempo–Espacio. Las Prensas de Ciencias. UNAM. México D.F. 124 p.
- NIHEI SS. 2006. Misconceptions about parsimony analysis of endemism. *Journal of Biogeography* 33: 2099–2106.
- NIXON KC. 1999–2002. WinClada ver. 1.00.08 publicado por el autor, Ithaca, Nueva York, USA.
- RON SR. 2000. Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforests based on raw distributions of vertebrate groups. *Biological Journal of the Linnean Society* 71: 379–402.
- ROSEN BR. 1988. From fossils to earth history: Applied historical biogeography. En: Analytical biogeography. Chapman & Hall. Londres. pp. 437–481.
- RZEDOWSKI J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México. 432 p.
- SANTOS CM. 2005. Parsimony Analysis of Endemism: time for an epitaph?. *Journal of Biogeography* 32(7): 1284–1287.
- TOLEDO VM. 1982. Pleistocenic changes of vegetation in tropical Mexico. En: G. Prance (ed.), Biological diversification in the tropics. Columbia University Press, Nueva York. pp. 93–111.
- VALENCIA MS. 1999. Listado de los Papilionoidea (Lepidoptera:Rhopalocera) en el derrame lávico del volcán Chichinautzin, estado de Morelos [Tesis de grado] UNAM, Facultad de Ciencias. 33 p.

VARGAS I, LLORENTE J, LUIS A. 1992. Listado lepidopterofaunístico de la Sierra de Atoyac de Álvarez en el Estado de Guerrero: Notas acerca de su distribución local y estacional (Rhopalocera: Papilionoidea). *Folia Entomológica Mexicana* 86: 41–178.

VARGAS I, LLORENTE J, LUIS A. 1999. Distribución de los Papilionoidea (Lepidoptera: Rhopalocera) de la Sierra de Manantlán (250 – 1650 m) en los Estados de Jalisco y Colima. Publicaciones especiales del Museo de Zoología, 11. UNAM. México, D.F. 153 p.