

## Análisis conservacionista de las mariposas mexicanas: Papilionidae (Lepidoptera, Papilionoidea)

Jorge Llorente Bousquets  
y Armando Luis Martínez

Los Papilionoidea de México se componen de cinco familias, más de 20 subfamilias, cerca de 50 tribus, 400 géneros y un poco más de 2 200 especies. Se presenta aquí un análisis conservacionista (es decir, enfocado hacia la conservación) de los Papilionidae de México. Se proporciona una breve reseña histórica de los aspectos taxonómicos y geográficos del estudio de la familia. Se han incorporado datos de otras familias —principalmente Pieridae y Nymphalidae— donde fueron pertinentes para reforzar las conclusiones respecto a áreas de endemismo y riqueza de especies. Se identifican varios patrones biogeográficos. La parte suroeste de la región neártica —principalmente Estados Unidos y México— se indica como área que incluye elementos relictos del grupo. Los variados niveles de diversidad del grupo (Lepidoptera) en el país —incluyendo muchos taxa endémicos— sugieren que México ha sido un centro activo de especiación, tanto del rango específico como supraespecífico. Se reconocen 57 especies de Papilionidae en México; el endemismo específico es superior a 10%. Los bosques tropical caducifolio y mesófilo de montaña son notables por su riqueza en Papilionidae. Entre las áreas más abundantes en Papilionidae de México están Los Tuxtlas (Veracruz) y la Sierra de Juárez (Oaxaca), pero abundan más los taxa endémicos en las áreas limítrofes de los estados de Morelos y Guerrero, seguidas por la del Cañón del Novillo (Tamaulipas). El norte de México, en general, es más pobre en mariposas que el sur de México. Se tratarán los problemas de la biología conservacionista de las mariposas mexicanas: la destrucción del hábitat como resultado de las actividades humanas y el intercambio comercial sin restricciones de que son objeto los lepidópteros parecen estar entre los problemas primarios. Se hace énfasis en la necesidad de llevar a cabo estudios completos, y se ofrecen sugerencias para la conservación y el manejo de estas poblaciones diversas.

México posee importantes provincias biogeográficas que son ricas en especies, altas en endemismo, con grupos primitivos o plesiomorfos y que abarcan zonas de biotas relictas. En este capítulo se tratarán estos aspectos en relación con las mariposas, con objeto de evaluar la diversidad de los Papilionidae de México. Después de Coleoptera, Lepidoptera —del cual forman parte los Papilionidae— es el orden con mayor abundancia de especies, pues comprende unas 200 000 en todo el mundo; de éstas, en México se encuentran aproximadamente 25 000 —incluyendo muchas paleoendémicas y neoendémicas—, que lo convierten en uno de los países de más alta diversidad junto con Brasil e Indonesia. En México la familia Papilionidae se compone de unos 57 taxa. Su tamaño reducido se presta para hacer un análisis de la diversidad.

Tabla 4.1. Taxa supraespecíficos de Papilionidae de México a lo largo del tiempo

Año	Tribu	Subtribu	Género	Subgénero	Grupo de especies
1758 <sup>1</sup>	1	1	1	Ninguno	1
1836 <sup>2</sup>	1	1	1	Ninguno	7
1879-1901 <sup>3</sup>	2	2	2	Ninguno	12
1906 <sup>4</sup>	2	2	2	Ninguno	16
1940 <sup>5</sup>	2	2	2	Ninguno	—
1944 <sup>6</sup>	4	5	4	Ninguno	—
1961 <sup>7</sup>	5	5	6	Sí	17
1983 <sup>8</sup>	5	6	9	Sí	17
1987 <sup>9</sup>	5	6	6	Sí	—
Este trabajo	5	6	12	Ninguno	17

Véase el texto para los detalles.

<sup>1</sup>Linneo; <sup>2</sup>Boisduval; <sup>3</sup>Godman y Salvin; <sup>4</sup>Rothschild y Jordan; <sup>5</sup>Hoffmann; <sup>6</sup>Ford; <sup>7</sup>Munroe; <sup>8</sup>Hancock; <sup>9</sup>Miller.

Con fines comparativos, se han incluido en este estudio datos de otras familias, en particular Pieridae y Nymphalidae. El presente estudio tuvo un invaluable antecedente en la excelente introducción a la biología y conservación de Papilionidae de Collins y Morris (1985). Una breve revisión histórica del estudio de la familia precede a la discusión sobre la diversidad de la familia en México.

Para los estudios conservacionistas resulta indispensable conocer la diversidad y la naturaleza del endemismo. Los investigadores de los diferentes campos conciben la diversidad —que no ha podido ser definida— de distintas maneras. Su significado biológico debería ser mayor y reflejar las historias evolutivas de los organismos de un área; sin embargo, es común equipararla con la abundancia de especies (Rosenzweig, 1975; Wilson, 1988; otros autores de este volumen). Se ha hecho énfasis en el término endemismo en las discusiones sobre diversidad, pero hay desacuerdo en cuanto a su aplicación; aquí se utiliza para sugerir una distribución restringida. Los taxa pueden ser paleoendémicos o neoendémicos. En este capítulo, a los taxa cuya distribución se centra en México o incluye la mayor parte del país se les llama cuasiendémicos. La biología conservacionista resulta beneficiada con la discusión acerca de la interrelación entre centros de endemismo (Nelson, 1983; Patterson, 1983), ya que pueden ser útiles al asignar prioridad a las áreas que necesitan ser conservadas. En México, la biología conservacionista está íntimamente asociada a la preservación de los hábitats de la mariposa monarca, *Danaus plexippus*, que migra por millones hacia el sur para hibernar, tapizando los oyameles y pinos, cerca de Angangueo, Michoacán, entre otros sitios, en el centro de México.

## HISTORIA

La historia de los estudios taxonómicos de esta familia se resume en las tablas 4.1 y 4.2. En la tabla 4.1 se presenta a grandes rasgos la taxonomía de los Papilionidae,

Tabla 4.2. Especies y subespecies mexicanas identificadas en Papilionidae a lo largo del tiempo

Año	Especies	Especies indicadas	Subespecies indicadas
1758 <sup>1</sup>	4	0	0
1836 <sup>2</sup>	29	11	11
1879-1901 <sup>3</sup>	49	41	41
1906 <sup>4</sup>	53	43	55
1940 <sup>5</sup>	52	52	65
1966 <sup>6</sup>	57	51	62
1975 <sup>7</sup>	57	47	57
1978 <sup>8</sup>	59	58	71
1981 <sup>9</sup>	44	41	52
1984 <sup>10</sup>	62	62	70
1988 <sup>11</sup>	57	57	82

Véase el texto para los detalles.

<sup>1</sup>Linneo; <sup>2</sup>Boisduval; <sup>3</sup>Godman y Salvin; <sup>4</sup>Rothschild y Jordan; <sup>5</sup>Hoffmann; <sup>6</sup>D'Almeida; <sup>7</sup>Tyler; <sup>8</sup>Díaz y De la Maza; <sup>9</sup>D'Abreu; <sup>10</sup>Beutelspacher; <sup>11</sup>Llorente y Luis, este trabajo.

según diez importantes trabajos listados cronológicamente. No se incluye la categoría de subfamilia, pues a este nivel no ha habido cambios significativos desde el trabajo de Rothschild y Jordan (1906). Con el tiempo, se han incrementado los taxa supraespecíficos reconocidos (es decir, los taxa de niveles por encima del de especie), excepto en el nivel de subgénero. En los casos de grupos monotípicos (por ejemplo, *Baroniini*), se han incluido los subgrupos intermedios (*Baroniini* y *Baroniina*). La tabla 4.2 lista, por orden cronológico, las especies y subespecies reconocidas en 11 estudios. Aquí, las "especies reconocidas" incluyen aquéllas en cuya descripción original se omiten localidades o áreas de distribución en México. Las "especies indicadas" y "subespecies indicadas" incluyen aquéllas cuya distribución en México se proporciona en los trabajos citados. En los casos en que no hubo subespecies designadas por algún autor, se incluyó una por cada especie. La figura 4.1 ilustra el surgimiento inicial de especies reconocidas e indicadas, y que se estabilizó alrededor de 1960 en  $58 \pm 3$ , después de un incremento constante durante el siglo XIX. Aun cuando entre los autores los conceptos de especie han variado, el reconocimiento de grupos específicos (especies y subespecies) se ha mantenido casi igual (Fig. 4.1). El número de taxa infraespecíficos aceptado durante el periodo 1975-1990, se ha mantenido en  $72 \pm 8$ .

En la tabla 4.2, la diferencia en número de especies en ambas categorías —reconocidas e indicadas—, refleja la variación a lo largo del tiempo de la percepción de la distribución de los taxa (Fig. 4.1). Los datos de distribución proporcionados por Linneo (1758) y Boisduval (1836) son generales y vagos. Godman y Salvin (1879-1901) consignan como localidad sólo el país. Es claro que el enriquecimiento del conocimiento geográfico se refleja en la anotación de altitudes y localidades más precisas en la contribución de Rothschild y Jordan (1906). El conocimiento de los Papilioni-

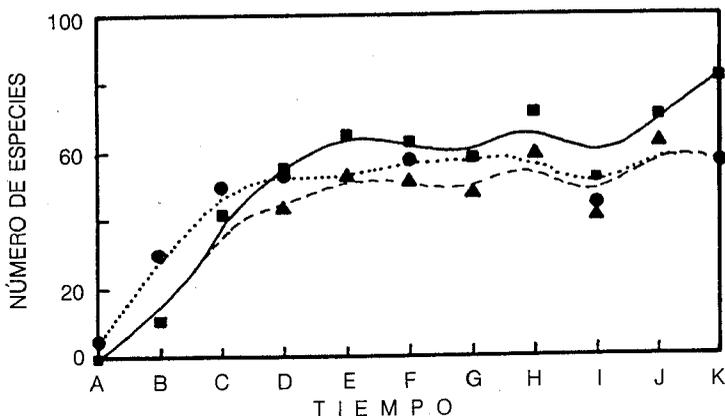


Figura 4.1. Número de especies de Papilionidae identificadas a lo largo del tiempo. Círculos, especies reconocidas; Cuadros, especies indicadas; Triángulos, subespecies indicadas.

dae de México se incrementó con las contribuciones de Hoffmann (1940) y Beutelspacher (1984). El primero utilizó las áreas de la división administrativa y la zonación altitudinal como referencias de distribución, el segundo, acompañó sus datos de distribución con mapas confiables. Este capítulo, que se fundamenta en estos estudios anteriores, incorpora el análisis de los datos provenientes de varias fuentes utilizando las técnicas electrónicas hoy disponibles (véase adelante).

Es posible que se hayan documentado 90-95% de las especies de Papilionidae de México. Puede descubrirse cuál es el porcentaje faltante mediante futuras exploraciones en áreas poco estudiadas, el análisis detallado de variación geográfica en poblaciones disyuntas de algunas especies, así como en el estudio de la biología reproductiva. En México hay pocos estudios descriptivos de la ecología de los Papilionidae. Mientras que el conocimiento de algunas especies puede considerarse adecuado, por ejemplo, *Baronia brevicornis*, otras —varias especies endémicas o cuasiendémicas con distribución principal en México y aquellas que a nivel subespecífico se han diferenciado mayormente en México— se conocen poco y sólo mediante colectas y ejemplares de museo. Ejemplos de esto son *Parides alopius*, *Pyrrhosticta diazi*, *P. abderus*, *Priamides rogeri*, *P. erostratinus* y *Pterourus alexiars*. En algunos casos falta la información acerca de sus posibles plantas huésped. En general, las observaciones refuerzan la necesidad de llevar a cabo estudios de campo y laboratorio de los grupos mexicanos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se recopilaron datos de colecciones en museos, catálogos y bibliografía. Mucha información valiosa provino de dos de las más importantes colecciones de México —las

de Hoffmann y Escalante— que se encuentran depositadas en el Allyn Museum, de la Florida y el Natural History Museum de Nueva York. Sus acervos abarcan más de 50 años de colecta ininterrumpida en muchas partes de México así como las colecciones históricas de Welling, Hubbell, Wind, Holland y Miller. En México se consultaron las colecciones de L. González y las del Museo de Zoología de la UNAM. Se incluyeron los datos del *Holland Catalogue* (MS), que comprende información —escasa en otras fuentes— del norte de México. Se revisó la taxonomía de todos los ejemplares estudiados. La información acerca de distribución, plantas huésped y ciclos de vida de los Papilionidae de México fue reunida en más de 100 referencias.

Para el análisis de datos, se diseñó una pantalla de captura con el programa DBASE III plus. A partir de muestras y referencias bibliográficas, se compilaron datos en 15 campos (género, especie, subespecie, sexo, día, mes, año, estado, municipio, localidad, tipo de vegetación, colector, altitud, número de individuos y registro de colección o número de referencia bibliográfica). Los datos ecológicos y geográficos se integraron al hacer listados por área, estado —y otros parámetros de distribución (tipo de vegetación y altitud)—, y se generaron mapas a partir de la base de datos. Del análisis descrito, se determinaron las áreas de abundancia. En este ejercicio se consideraron factores filogenéticos (grupos plesiomorfos y apomorfos; y su interrelación). También se utilizaron las relaciones genealógicas propuestas por Durden y Rose (1978), Hancock (1983), Igarashi (1984) y Miller (1987).

## RESULTADOS

La tabla 4.3 presenta la clasificación aceptada en este capítulo de los Papilionidae de México y que reconoce tres subfamilias, cinco tribus, seis subtribus, 12 géneros, 57 especies y 82 subespecies. De estos grupos, son endémicos una subfamilia monotípica, seis especies y 28 subespecies; 28 subespecies restringidas a Mesoamérica se consideran cuasiendémicas. El endemismo de especies y subespecies es de 10.5% y 34.1%, respectivamente, lo cual, junto con el gran número de cuasiendémicos y la presencia de importantes elementos plesiomorfos y paleoendémicos, sugiere que la diversidad mexicana de Papilionidae es única.

Un análisis preliminar del endemismo de los Pieridae de México revela porcentajes y características biogeográficas similares; lo mismo puede observarse en Hesperidae, Nymphalidae y Lycaenidae. El endemismo específico de Pieridae es mayor de 10% y un poco menor en las otras familias (véase la Figura 4.8). Entre las especies endémicas de los Pieridae están *Lieimix neblina*, *Euchloe guaymasensis*, *Euclidean socialis*, *Falcapica limonea*, *Heliochroma crocea*, *Prestonia clarki* y *Neophasia terlooti*.

La figura 4.2 ilustra la representación de los Papilionidae de México comparada con los Papilionidae del resto del mundo. De las cuatro subfamilias que forman los Papilionidae, en México existen dos: Baroniinae y Papilioninae; la presencia de Parnasiinae es dudosa. Se conocen los Praepapilioninae —extintos— por sus fósiles del Eoceno Medio en Colorado, EUA, Baroniinae, endémica del sur y sureste de México,

Tabla 4.3. Clasificación de las Papilionidae de México

<i>Baronia brevicornis</i>		<i>P. lycimenes lycimenes</i> Boi.	
<i>brevicornis</i> Salvin	E	<i>P. lycimenes</i>	
<i>B. brevicornis</i>		<i>septentrionalis</i> M. & D.	E
<i>rufodiscalis</i> W. y M.	E	<i>P. iphidamas</i>	
<i>Parnasius phoebus</i> subsp.?		<i>iphidamas</i> Fabricius	
<i>Protesilaus marcellus</i> Cra.		<i>P. sesostris zestos</i> Gray	C
<i>P. philolaus</i> Boi.	C*	<i>P. childrenae</i> Gray	
<i>P. oberthueri</i> R. y J.	C*	<i>P. eurimedes mylotes</i> Bat.	C
<i>P. epidaus epidaus</i> Do.	C*	<i>Pterourus esperanza</i> Beu.	E
<i>P. epidaus</i>		<i>P. palamedes</i>	
<i>fenochionis</i> G. y S.	E	<i>leontis</i> R. y J.	E
<i>P. epidaus tepicus</i> R. y J.	E	<i>P. glaucus glaucus</i> Linnaeus	
<i>P. phaon</i> Boi.		<i>P. alexiars</i>	
<i>P. branchus</i> Do.	C*	<i>alexiares</i> Hopffer	E
<i>P. belesis belesis</i> Bat.	C*	<i>P. alexiars</i>	
<i>P. belesis occiduus</i> Vaz.	E	<i>garcia</i> R. y J.	E
<i>P. thymbraeus</i>		<i>P. rutulus rutulus</i> Lucas	
<i>thymbraeus</i> Boi.	C*	<i>P. multicaudatus</i> Kirby	
<i>P. thymbraeus</i>		<i>P. pilumnus</i> Boi.	C*
<i>aconophos</i> Gray	E	<i>P. eurymedon</i> Lucas	
<i>P. agesilaus</i>		<i>Pyrrhosticta victorinus</i>	
<i>neosilaus</i> Hopffer	C*	<i>victorinus</i> Do.	C*
<i>P. agesilaus</i>		<i>P. victorinus</i>	
<i>fortis</i> R. y J.	E	<i>morelius</i> R. y J.	E
<i>P. macrosilaus</i>		<i>P. victorinus</i> subsp.	
<i>macrosilaus</i> Gray	C*	<i>P. diazi</i> Rac. y Sbo.	E
<i>P. macrosilaus</i>		<i>P. garamas garamas</i> Geyer	E
<i>penthesilaus</i> Felder	E	<i>P. garamas</i> subsp.?	
<i>Eurytides marchandi</i>		<i>P. abderus abderus</i> Hopffer	E
<i>marchandi</i> Boi.		<i>P. abderus electryon</i> Bat.	C*
<i>E. marchandi</i>		<i>P. abderus baroni</i> R. y J.	E
<i>occidentalis</i> Maza et al.	E	<i>Heraclides thoas</i>	
<i>E. lacandones</i>		<i>autocles</i> R. y J.	
<i>lacandones</i> Bat.		<i>H. cresphontes</i> Cra.	
<i>E. calliste</i>		<i>H. ornythion</i> Boi.	C*
<i>calliste</i> Bat.	C*	<i>H. ornythion</i> subsp.	
<i>E. salvini</i> Bat.	C*	<i>H. astyalus pallas</i> Gray	C
<i>Battus philenor</i>		<i>H. astyalus</i>	
<i>philenor</i> Linnaeus		<i>occidentalis</i> Br. & Fau.	E
<i>B. philenor orsua</i> G. & S.	E	<i>H. androgeus</i>	
<i>B. philenor</i> subsp.?		<i>epidaurus</i> G. & S.	C
<i>B. philenor</i>		<i>H. androgeus</i> subsp.?	
<i>acauda</i> Oberthr	E	<i>Troilides tolus</i>	
<i>B. polydamas</i>		<i>tolus</i> G. & S.	C*
<i>polydamas</i> Linnaeus		<i>T. tolus mazai</i> Beu.	E
<i>B. laodamas</i>		<i>Priamides pharnaces</i> Do.	C*
<i>copanae</i> Reakirt	C	<i>P. anchisiades</i>	
<i>B. laodamas procas</i> G. & S.	E	<i>idaeus</i> Fabricius	
<i>B. eracon</i> G. & S.	E	<i>P. rogeri</i> Boi	C*
<i>B. belus varus</i> Kollar	C	<i>P. erostratus</i>	

Tabla 4.3 (continúa)

<i>B. belus chaldeus</i> R. & J.	E	<i>erostratus</i> Westwood	C*
<i>B. lycidas</i> Cramer		<i>P. erostratus</i>	
<i>Parides alopius</i> G. & S.	C*	<i>vazquezae</i> Beu.	E
<i>P. montezuma</i> Westwood	C*	<i>P. erostratinus</i> Vas.	E
<i>P. photinus</i> Do.	C*	<i>Papilio polyxenes</i>	
<i>P. photinus</i> subsp.?		<i>asterius</i> Stoll	
<i>P. erithalion</i>		<i>P. polyxenes coloro</i> Wright	
<i>sadyattes</i> Druce	C	<i>P. bairdii</i> Edwards	
<i>P. erithalion</i>		<i>P. zelicaon zelicaon</i> Lucas	
<i>polyzelus</i> Felder	C	<i>P. zelicaon</i> Nitra.	
<i>P. erithalion</i>		<i>P. indra pergamus</i> Edwards	
<i>trichopus</i> R. & J.	E	<i>P. indra</i> subsp.?	

Esta clasificación se basa en las contribuciones de Hancock (1983) y Miller (1987). Los taxa se presentan en orden filogenético de plesiomorfias a apomorfias. Sin embargo, en el orden de los géneros de Papilionini se reconoce un mayor número de géneros que representan grupos distintos de especies, de modo que queden subrayados los caracteres diagnósticos, reflejando así las relaciones filogenéticas de esta tribu, como diseño de alas, planta huésped y patrones de distribución. No se identifican los subgéneros. No se aplicaron los mismos criterios en Leptocircini, donde el género *Protesilaus* tiene grupos distintos de especies, relativamente homogéneos entre sí. La disponibilidad de nombres está siendo examinada por K. Brown (comun. pers.). El signo de interrogación (?) a continuación de los nombres sugiere la posibilidad de una subespecie sin nombrar, así como la necesidad de estudios adicionales para confirmar su existencia en México. La clasificación supraespecífica precede a la enumeración de especies. En Papilionidae existen 3 subfamilias, 5 tribus, 6 subtribus, 12 géneros, 17 grupos de especies de Papilioninae, 57 (+ 1?) especies, 82 (+ 7?) subespecies.

**PAPILIONIDAE.** Baroniinae: Baroniini; *Baronia*. Parnasiinae: Parnasiini; *Parnassius*. Papilioninae: Leptocircini; *Leptocircina*, *Protesilaus*, *Eurytides*. Troidini; *Battina*, *Battus*, *Troidina*, *Parides*. Papilionini; *Pterourus*, *Pyrhositicta*, *Heraclides*, *Trollides*, *Priamides*, *Papilio*.

E, endémico, C, cuasiendémico o mesoamericano (con una área adicional en Centroamérica). El asterisco (\*) indica que la especie es considerada en esta categoría.

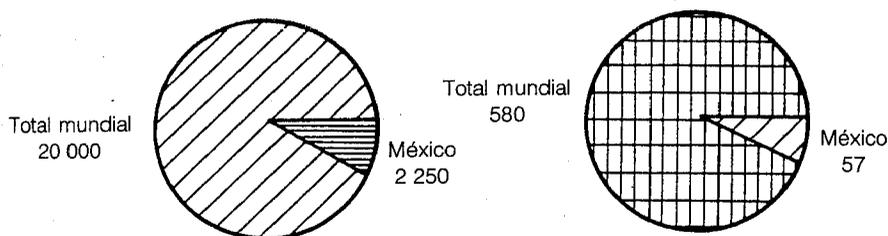


Figura 4.2. Totales para México y el mundo de Papilionoidea (izquierda) y Papilionidae (derecha).

es una familia monotípica y tiene más características plesiomorfias que *Praepapilio*. Los Papilioninae están representados por tres de las cuatro subtribus (Miller, 1987): Leptocircini, Troidini y Papilionini.

Los conceptos genéricos y subgenéricos varían de unos autores a otros (Hancock, 1983; Miller, 1987; Miller y Brown, 1981). La taxonomía adoptada aquí, menos conservadora, reconoce 10 géneros en Papilioninae: *Protesilaus*, *Eurytides*, *Battus*,

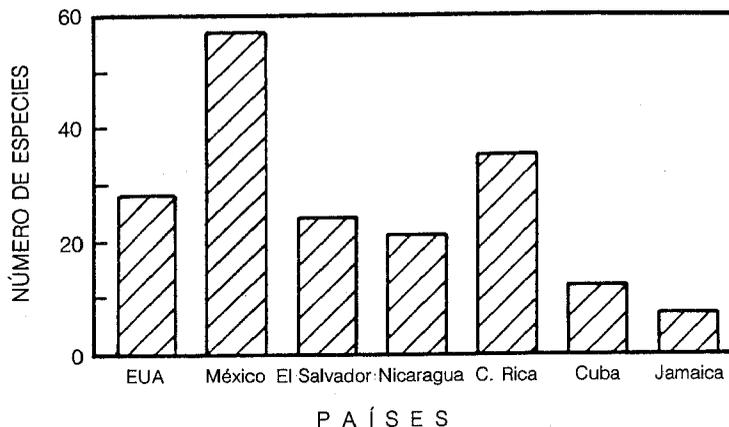


Figura 4.3. Número de especies de Papilionidae en México y países adyacentes. Según Collins y Morris, 1985.

*Parides*, *Pterourus*, *Pyrrhosticta*, *Heraclides*, *Troilides*, *Priamides* y *Papilio*.

De las 580 especies de Papilionidae que existen en el mundo, casi 10% se encuentran en México (Fig. 4.2). La figura 4.3 —que proporciona una comparación de la abundancia de especies en varios países de Norteamérica (región neártica, Mesoamérica y las Antillas)— indica claramente que México tiene la mayor abundancia. Collins y Morris (1985) han señalado que México ocupa el décimo lugar mundial en cuanto al número de especies y el séptimo en especies endémicas (Figuras 4.4 y 4.5 respectivamente). Sin embargo, los numerosos taxa cuasiendémicos reconocidos en México elevarían su rango en términos de la exclusividad de su lepidopterofauna (Tabla 4.4). La presencia en México de varias especies plesiomorfas y paleoendémicas (por ejemplo, *Baronia brevicornis*, *Parides alopius* y *Pterourus esperanza*) en hábitats de biotas relictas, refuerza —aún más— esta pretensión. Así, México se encuentra entre los países de mayor abundancia y diversidad de mariposas junto con Indonesia, Filipinas, China, Brasil, Madagascar e India. El número y porcentaje de especies endémicas y cuasiendémicas se encuentran en la tabla 4.4 y las figuras 4.6 y 4.7. El número de especies de las Antillas es bajo, pero el endemismo es relativamente alto. De los Papilionidae de México 47% son endémicos o cuasiendémicos, lo que hace que México ocupe en este renglón uno de los lugares más importantes de la región.

La figura 4.8 proporciona el número estimado de especies de las familias de Papilionidea de México, y del cual se obtuvo una evaluación preliminar del endemismo por familia. Ambas estimaciones, integradas en la figura 4.9, dan un total de 9.4% de Papilionidae endémicas de México. Otras familias de lepidópteros de México, a semejanza de Papilionidae, tienen grupos de géneros o de especies plesiomorfas que, como los paleoendémicos, habitan áreas de biotas relictas, principalmente áreas xéricas y mesofíticas de montañas intermedias (500-1 500 msnm) y altas (1 800-3 000 msnm). Ejemplos de ello son *Aegiale*, *Heliobroma*, *Prestonia*, *Eucbeira*, *Lieinix*, *Ane-*

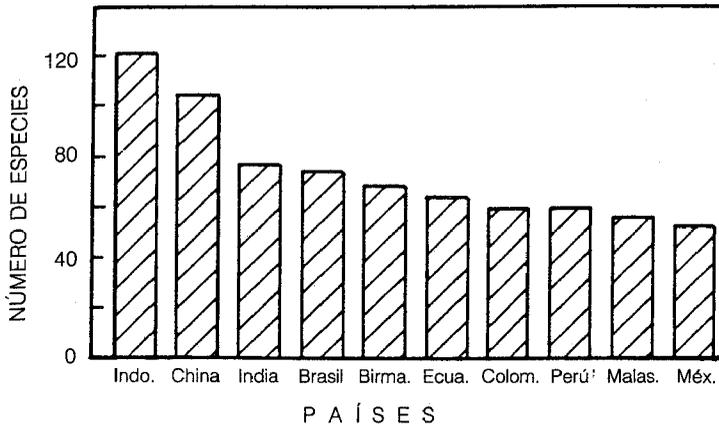


Figura 4.4. Número de especies de Papilionidae de los países con mayor diversidad en la familia. Según Collins y Morris, 1985.

*tia*, *Bolboneura*, *Cyclogramma*, *Manataria*, *Paramacera*, *Cyllopsis*, *Megisto*, *Pindis*, *Anemeca*, *Microtia*, *Caria*, *Apodemia*, *Emesis*, *Calephelis* y *Eumaeaus*. Estos taxa supraespecíficos han evolucionado principalmente —según definición de Halfter (1976, 1987)— en la zona de transición mexicana.

#### CONSIDERACIONES FILOGENÉTICAS

Durden y Rose (1978), por primera vez, descubrieron dos especies fósiles de Praepapilioninae (*Praepapilio colorado* y *P. gracilis*). Estos fósiles del Eoceno Medio (48 Ma) de Colorado presentan más características apomorfas que los Baroniinae —endémicos de México— lo cual indica que la diferenciación genérica y supragenérica de los Papilionidae puede remontarse hasta el Eoceno-Paleoceno (Miller, 1987); por lo tanto, la diferenciación de las familias de Papilionidae puede ubicarse, por lo menos, en el Paleoceno Superior.

La discusión de la historia evolutiva de los Papilionidae está basada en los estudios de Ford (1944), Ehrlich (1958) y Munroe (1961), y en el análisis filogenético y las clasificaciones subsecuentes de Hancock (1983), Igarashi (1984) y Miller (1987). Estos estudios sugieren que la morfología ancestral del grupo tuvo sus orígenes en *Baronia brevicornis*; la polarización de los estados de los caracteres en el análisis cladístico de los taxa supraespecíficos de los Papilionidae tiene su origen plesiomorfo en *Baronia*, género que —sin embargo— exhibe especializaciones.

Munroe (1961) consideró a los Parnasiinae y los Papilioninae como subfamilias hermanas. Se sabe con certeza que en México sólo existen Papilioninae, pues es dudoso el registro en Tamaulipas de *Parnasius phoebus* ssp.; si se encontrara esta especie, su presencia representaría la distribución marginal de un taxon apomorfo de los

Tabla 4.4. Endémicas y cuasiendémicas en México y países adyacentes

País	Total de especies	Endémicas		Cuasiendémicas	
		Núm.	%	Núm.	%
E.U.A.	28	1	3.6	8	28.5
México	57	6	10.5	21	36.8
El Salvador	24	0	0	0	0
Nicaragua	21	0	0	0	0
Costa Rica	35	0	0	0	0
Cuba	12	4	33.3	2	16.7
Jamaica	7	3	42.8	0	0

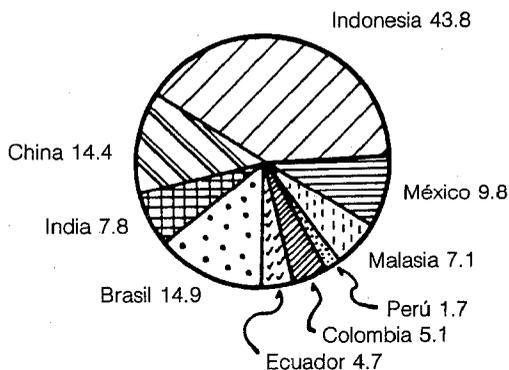


Figura 4.5. Porcentajes de endemismo de Papilionidae en países con la mayor diversidad en la familia. Según Collins y Morris, 1985.

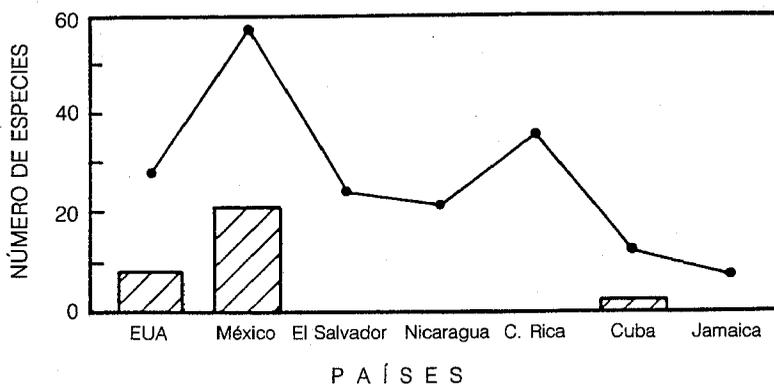


Figura 4.6. Número de especies y de especies endémicas de México y países adyacentes. Las barras indican endémicas.

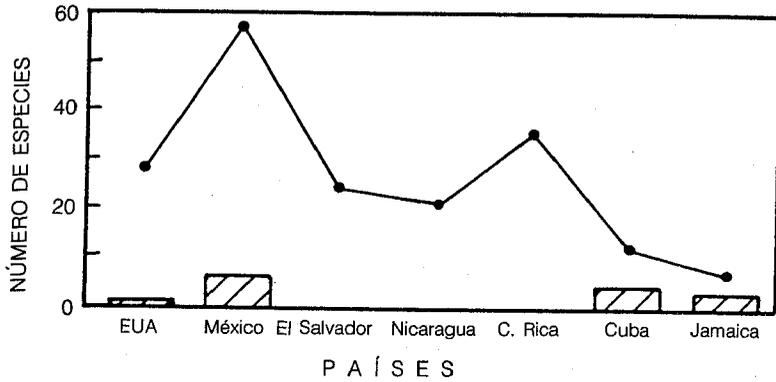


Figura 4.7. Número de especies y de especies cuasiendémicas de México y países adyacentes. Las barras indican cuasiendémicas.

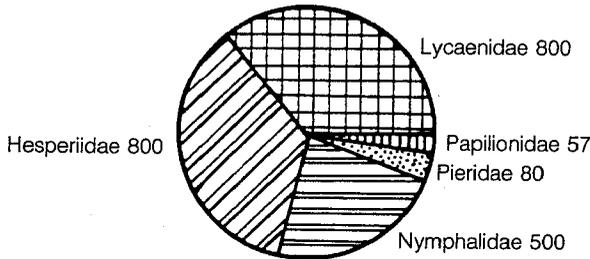


Figura 4.8. Número aproximado de especies de varias familias de Papilionoidea.

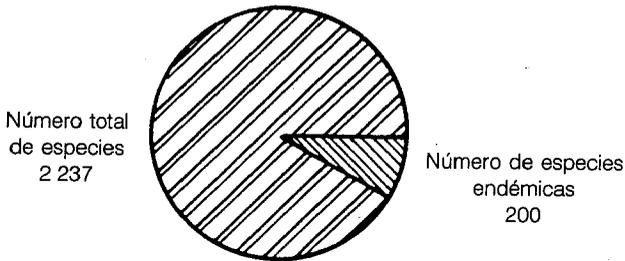


Figura 4.9. Número aproximado de especies endémicas de Papilionoidea en México.

Parnasiinae. Antes de la aparición de los trabajos de Hancock (1983) y Miller (1987), las relaciones filogenéticas de las tribus de Papilioninae se comprendían mal. Hancock reconoció tres tribus y Miller cuatro; todas las tribus de Hancock y tres de las de Miller existen en México (Tablas 4.1, 4.3).

De los diez grupos genéricos reconocidos de Leptocircini por Miller (1987), sólo existen en México aquéllos más plesiomorfos. En el caso de *Protesilaus*, se encuentran grupos de especies plesiomorfos que evolucionaron en Mesoamérica y especies derivadas de afinidad meridional (por ejemplo, del sur). Los *Eurytides* son grupos apomorfos de afinidad meridional, excepto tal vez *E. salvini* y *E. calliste*, que podrían ser considerados mesoamericanos.

Los dos subgrupos de Troidini son Battina y Troidina, ambos monotípicos. La segunda subtribu se compone de diez grupos genéricos, de los cuales uno —*Parides* apomorfo dentro de la subtribu— se presenta en México; sin embargo, hay conjuntos de especies plesiomorfos de evolución mesoamericana y grupos derivados de afinidad meridional. Un caso similar se presenta en *Battina*, con dos grupos de especies. En ambas subtribus, los taxa de evolución mesoamericana son menos numerosos que los que evolucionaron en el sur.

El único análisis filogenético de Papilionini —taxonómicamente menos conservador— identifica 11 grupos genéricos (Hancock, 1983); dicho análisis se basa, para la clasificación de la tribu, en criterios que expresan mejor los aspectos filogenéticos y biogeográficos. Estos criterios —aplicados mundialmente— reconocen más de 20 grupos genéricos de Papilionini. Seis de los grupos genéricos de esta tribu se encuentran en México (Tabla 4.3). En el cladograma de Hancock (1983) se observan los grupos más plesiomorfos (*Pterourus*, *Pyrrhosticta*, *Heraclides*, *Troilides* y *Priamides*) y uno de los más apomorfos (*Papilio*). Estos grupos de especies son de evolución mesoamericana (*Pterourus* y *Pyrrhosticta*), de evolución meridional (*Heraclides*, *Troilides* y *Priamides*) y una sección neártica de *Papilio*.

## PATRONES BIOGEOGRÁFICOS Y ORÍGENES

Varios linajes de los Papilionidae de México muestran patrones biogeográficos descritos por Halffter (1976, 1987); éstos incluyen los siguientes grupos.

1. Paleoamericano (*Baronia*).
2. Mesoamericano (los diversos grupos de especies de los géneros de Papilionini).
3. Neártico (*Papilio*).
4. Neotropical (varios Troidini y Leptocircini).

La carencia de evidencia fósil y de estudios genealógicos impide la interpretación de las relaciones cronológicas de los distintos clades. No obstante, se reconocen varios paleoendémicos y neoendémicos en varias comunidades, lo cual es significativo. Un buen ejemplo es *Baronia*; sus dos subespecies se encuentran en los bosques tropicales caducifolios de menor altitud, una en el sur de México —cuenca del Balsas—, la otra en el occidente de México —en Chiapas—, lo cual sugiere un antiguo proceso de vicarianza en estas comunidades. Sin embargo, el grado de diferenciación de estas poblaciones no amerita su reconocimiento como especies distintas. De distribución similar, *Parides alopius* habita en climas más templados en altitud.

tudes y latitudes mayores. En ambas comunidades, la edad de estos elementos data del Paleoceno. *Pterourus alexiaries* ssp. y *P. esperanza* pueden representar elementos de dos grupos de especies que convergieron en una comunidad compuesta por grupos originados en el norte, en el sur y localmente. Estas comunidades, que han subsistido —al menos desde el Oligoceno— como poblaciones relictas en bosques mesófilos de montaña, pudieron haber experimentado durante este tiempo procesos de vicarianza comparables a los de *Pyrrhosticta abderus* y *P. victorinus*. Durante el Pleistoceno, varios grupos de especies de filiación neotropical tal vez pudieron haberse diferenciado en los refugios del bosque tropical perennifolio en el sur y sureste de México (*Eurytides marchandi occidentalis*, *Battus laodamas procas*, *Parides erithalion trichopus*, *Battus eracon*, *Parides lycimenes septentrionalis*); las vicariantes de las primeras tres especies habitan en las áreas costeras del Golfo de México. Halfiter (1976) ha proporcionado otros ejemplos de los Papilionoidea y descrito otros patrones. Otros ejemplos pueden encontrarse en Dismorphiini (Llorente, 1983; Llorente y Luis, 1988). Algunos de los paleoendémicos más antiguos que se conocen de los bosques mesófilos de montaña y de los tropicales caducifolios (*sensu* Rzedowski, 1978) pueden, quizás, tener relaciones genealógicas más estrechas con relictos de las Antillas Mayores (Cuba y La Española). Los ejemplos incluyen *Pterourus*, *Heraclides* y *Parides* en *Papilioninae*, *Anetia* en *Danainae* y *Prestonia*, *Heliochroma* y *Apodemia* en otros grupos de Papilionoidea.

Es posible que la cronología y el grado de diferenciación de varios Papilionidae de la región estén relacionados con las edades geológicas locales: *Baronia*, en las zonas del Cretácico del sur y occidente de México, y en las montañas *Pterourus esperanza* tal vez date del Eoceno-Oligoceno. Las diversas provincias biogeográficas de México que unen las regiones neártica y neotropical —y que funcionan como corredor, o como barrera, para sus elementos bióticos— y la presencia de áreas disyuntas y con climas extremos (xéricos y mesofíticos), parecen, en general, haber propiciado el alto grado de especialización en estas áreas (Hancock, 1983; Llorente, 1983).

Proponer con certeza un "centro de origen" para cualquier grupo resulta difícil y cualquier intento se ve envuelto en controversias (Croizat, *et al.*, 1974; Nelson, 1978, 1983; Patterson, 1983). El problema se multiplica cuando el grupo en cuestión es muy antiguo, como en el caso de las familias y subfamilias de Papilionoidea. Algunos criterios para localizar centros de origen, por ejemplo, grupos más plesiomorfos y grupos más diferenciados (Collins y Morris, 1985), quedan invalidados por la eventual extinción diferencial de especies y clades. Varias áreas de origen de los Papilionidae propuestas por Shields y Dvorak (1979), Hancock (1983) y Collins y Morris (1985) son debatibles. Llama la atención que Miller (1987) —en función de un modelo de vicarianza basado en la tectónica de placas— no haya encontrado patrones biogeográficos en los cladogramas de áreas, lo cual puede sugerir que las extinciones no reconocidas de algunas especies en ciertas áreas han dificultado el intento de relacionar entre sí centros de paleoendemismo. Por el momento, parece razonable la sugerencia de Hancock (1983) de que la familia y sus grupos más plesiomorfos pudieron haberse originado en Laurasia (Collins y Morris, 1985). La distribución actual de Praepapilioninae, Baroniinae y los grupos primitivos de Papilioninae (*Pterourus* y *Bat-*

*tus*) y Parnassinae (*Archon* y *Sericinus*), señala al suroeste de la región neártica (Estados Unidos y México) como el más probable sitio de origen de la familia.

Los gradientes latitudinales de abundancia de especies de mariposas señalados por Slansky (1972) y Scriber (1973a) se han observado también en otras áreas continentales (Collins y Morris, 1985). El que la mayor diversidad de Papilionidae ocurra en dirección a los trópicos ha conducido a caracterizarla como "eminentemente tropical" (Collins y Morris, 1985). La diversidad —que conduce a esta generalización— puede deberse no sólo a una mayor diversificación sino también, quizás, a un menor índice de extinción en estas latitudes.

## ENDEMISMO Y ABUNDANCIA DE ESPECIES

De las 57 especies de Papilionidae, 25 tienen amplia distribución regional o continental; seis especies y 28 subespecies son endémicas de México (Tabla 4.3). Las áreas geográficas con el mayor número de taxa endémicos son las de bosque tropical caducifolio en el sur y occidente de México, las áreas mesofíticas de la Sierra Madre Oriental, la Sierra de Juárez, la Sierra Madre del Sur y las planicies costeras del Pacífico —en particular estas últimas— que contienen 53% de las subespecies endémicas.

En la tabla 4.5 se observa la distribución de taxa endémicos y sus áreas fisiográficas conocidas: Sierra Madre del Sur, cuenca del Balsas, Chiapas, Sierra de Juárez, Sierra Madre Oriental, planicies costeras del Pacífico, Península de Yucatán, islas Marías y costa del Golfo de México.

Las especies endémicas de Papilionoidea en particular las asociadas con las áreas desérticas, se encuentran en el norte de México, y en las áreas meridionales de EUA. Con frecuencia, algunos taxa endémicos —de Hesperiiidae, Pieridae, Nymphalidae y Lycaenidae— pueden encontrarse en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, las áreas semiáridas de Querétaro e Hidalgo, y en las áreas de matorral espinoso de Sonora y Sinaloa, así como en la Península de Baja California. Los datos pertinentes de estos taxa son, en todo caso, demasiado incompletos para que puedan proporcionar una imagen esquemática de su endemismo.

En general, las áreas de endemismo de otras familias de Papilionoidea coinciden con las de Papilionidae; como se mencionó, existen en estas familias otras zonas de endemismo en las áreas xéricas. Estas coincidencias en varios grupos de Papilionoidea sugieren patrones biogeográficos alcanzados —tal vez— a través de procesos históricos compartidos. La figura 4.10 muestra áreas de alto endemismo para los Papilionidae de México que incluyen poblaciones representativas de taxa cuasiendémicos. Se distinguen tres notables patrones biogeográficos de Papilionidae endémicos y cuasiendémicos de México, asociados con un patrón de diversificación por vicarianza; estas tres áreas pueden dividirse en subpatrones.

1. Patrones modernos a lo largo de las áreas costeras. Este patrón se caracteriza por poblaciones diferenciadas específica y subespecíficamente a lo largo de las franjas costeras, por ejemplo, *Protesilaus epidaus* (con poblaciones subes

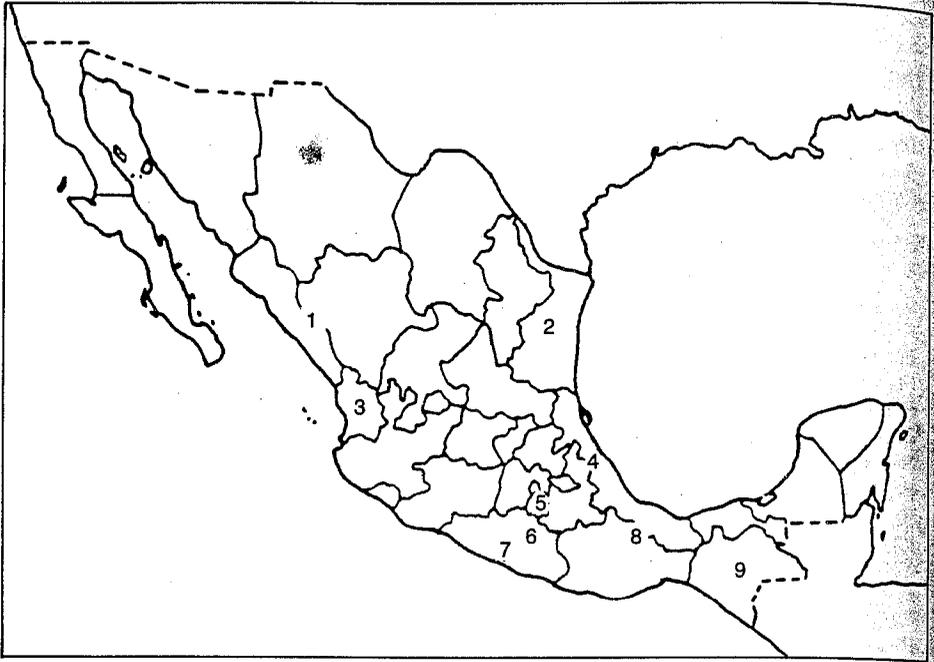
Tabla 4.5. Distribución de endémicos de Papilionidae mexicanas en las provincias fisiográficas

Taxa	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Baronia brevicornis brevicornis</i>		X							
<i>B. b. rufodiscalis</i>			X						
<i>Protesilaus epidaus fenochionis</i>	X	X				X			
<i>P. e. tepicus</i>					X				
<i>P. belesis occiduus</i>	X				X				
<i>P. thymbraeus aconophos</i>	X	X					X		
<i>P. agesilaus fortis</i>	X	X					X		
<i>P. macrosilaus penthesilaus</i>	X			X	X	X	X		X
<i>Eurytides marchandi occidentalis</i>	X					X			
<i>Battus philenor orsua</i>								X	
<i>B. p. acauda</i>						X			
<i>B. laodamas procas</i>	X	X				X			
<i>B. eracon</i>		X				X			
<i>B. belus chalceus</i>						X			
<i>B. e. trichopus</i>	X	X				X			
<i>Parides lycimenes septentrionalis</i>				X			X		X
<i>P. esperanza</i>				X					
<i>P. palamedes leontis</i>					X				
<i>P. alexiaries alexiaries</i>					X				
<i>P. a. garcia</i>					X				
<i>Pyrrhosticta victorinus morelius</i>	X	X				X			
<i>P. diazi</i>		X							
<i>P. abderus abderus</i>				X	X				
<i>P. a. baroni</i>	X					X			
<i>Heraclides astyalus occidentalis</i>						X			
<i>Troilides tolus mazai</i>		X				X			
<i>Priamides erostratus vazquezae</i>		X				X			
<i>P. erostratinus</i>					X				
Total	10	11	1	4	8	13	4	1	2

(1) Sierra Madre del Sur; (2) Cuenca del Balsas; (3) Interior de Chiapas; (4) Sierra de Juárez; (5) Sierra Madre Oriental; (6) Planicie costera del Pacífico; (7) Península de Yucatán; (8) Islas Marías; (9) Costa del Golfo de México.

pecíficas al norte y sur de la costa pacífica) o *Dismorphia amphiona* (Llorente, 1983).

2. Patrón mesomontano. En este patrón de elementos restringidos a bosques mesófilos de montaña, las poblaciones disyuntas encontradas en las grandes áreas fisiográficas (como la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Oriental, Sierra de Juárez y las montañas de Chiapas) están —con frecuencia— diferenciadas subespecíficamente, como algunos miembros de *Pterourus alexiaries*, *P. esperanza* y *Pyrrhosticta abderus*.
3. Patrón xérico-relictos. Este patrón se compone de elementos relictos asocia-



**Figura 4.10.** Áreas de endemismo alto en Papilionidae de México. 1. Límite Durango-Sinaloa. 2. Cañón del Novillo, Tamaulipas. 3. Sierra de San Juan, Nayarit. 4. Sur de la Sierra Madre Oriental. 5. Morelos. 6. Cañón del Zopilote, Guerrero. 7. Sierra de Atoyac, Guerrero. 8. Sierra de Juárez. 9. Interior de Chiapas.

dos con áreas de bosque tropical caducifolio y bosques de pino encino en el sur y occidente de México. Aquí están incluidas *Baronia brevicornis* y *Parides alopius*.

La caracterización ecológica de algunos de los elementos históricos en estos patrones es similar a la descrita por Halffter (1976) en sus patrones de dispersión (patrón neotropical típico, patrón mesoamericano de montaña y patrón paleoamericano).

La tabla 4.6 lista los estados de México y el número de especies que se encuentra en cada uno. Los números más altos se encuentran en los estados del sureste, Veracruz y Chiapas, con 41 cada uno; en un cercano segundo lugar, Oaxaca con 40. Estas especies abarcan 72% del total de México. Los estados de Guerrero y Puebla le siguen en número de especies, con 31 cada uno. Los estados del norte tienen menos Papilionidae, por lo regular, menos de diez, como en los casos de Baja California, Sonora, Chihuahua, Durango, Zacatecas y Coahuila. Los estados del noreste, Nuevo León y Tamaulipas, tienen respectivamente 23 y 24 especies. En los estados orientales de San Luis Potosí, Querétaro e Hidalgo, los números van de 7 a 27. En los estados centrales —México y Morelos— hay más de 20. La Península de Yucatán tiene

Tabla 4.6. Número de especies de Papilionidae en los estados mexicanos

<i>Estado</i>	<i>Núm. de especies</i>
Baja California	7
Baja California Sur	6
Sonora	7
Chihuahua	7
Coahuila	3
Nuevo León	23
Tamaulipas	24
Sinaloa	17
Durango	10
Zacatecas	2
San Luis Potosí	27
Nayarit	23
Jalisco	28
Aguascalientes	6
Guanajuato	9
Querétaro	7
Hidalgo	19
Colima	26
Michoacán	24
México	21
Distrito Federal	8
Tlaxcala	0
Guerrero	31
Morelos	24
Puebla	31
Veracruz	41
Oaxaca	40
Chiapas	41
Tabasco	28
Campeche	11
Yucatán	21
Quintana Roo	21

entre 11 y 21 especies. Los estados más abundantes en especies coinciden con los de vegetación más variable: resulta interesante que este factor es independiente de su extensión. Por ejemplo, Chihuahua es 30 veces mayor que Colima, pero tiene menos de un tercio de las especies de este último.

Los estados con bosques tropicales y mesófilos de montaña son los de mayor abundancia de especies, en particular aquéllos con climas más mesofíticos a lo largo de las franjas costeras, desde Chiapas a Sinaloa en el lado del Pacífico y desde Tabasco hasta Tamaulipas por el Golfo de México. En el centro de México, los estados de Morelos, México y Puebla tienen —donde se encuentran estos tipos de vegetación— un número considerable de especies. La escasez de Papilionidae en Zacatecas, Coahuila y Tlaxcala puede deberse a que en estos estados en general se ha colectado poco.

Tabla 4.7. Papilionidae en diversas áreas de México

Área	Núm. de especies	Porcentaje de especies en el área	Porcentaje de especies en el país
Monterrey	16	69.5	28.0
Cañón del Novillo	21	87.5	36.8
Sierra de San Juan	20	87.0	35.1
Huasteca potosina	16	59.3	28.0
Patla-Necaxa	26	84.0	45.6
San Nicolás Tolentino	16	76.2	28.0
Tepoztlán-Yautepec	20	83.3	35.1
Teocelo	20	48.8	35.1
Yanga-Tuxpango	25	61.0	43.9
Sierra de Atoyac	20	64.5	35.1
Sierra de Juárez	31	77.5	54.4
Los Tuxtlas	29	70.7	50.9
Boca del Chajul	26	63.4	45.6

La tabla 4.7 lista las 13 áreas geográficas de México mejor conocidas en cuanto a los Papilionidae (Figura 4.11). En este país las diez áreas de mayor abundancia de especies y de endemismos de Papilionidae son, de norte a sur y de oriente a occidente: (1) Cañón del Novillo, (2) el límite entre Durango y Sinaloa, (3) la Sierra de San Juan, (4) la Sierra de Atoyac, (5) algunas partes de Morelos que limitan con el estado de Guerrero, (6) la Barranca de Patla, (7) Los Tuxtlas, Veracruz, (8) la Sierra de Juárez, (9) el interior de Chiapas y (10) La Boca de Chajul.

La mayoría de los estudios acerca de la biología de Papilionidae —como de mimetismo, forrajeo y de gradientes de diversidad— no incluyen poblaciones o especies mexicanas. Los únicos estudios de fiar son los de Vázquez del decenio de los cincuenta y los recientes y relevantes esfuerzos de Paul Spade. No obstante, la falta de información relativa a los taxa mexicanos resulta significativa al compararla con la de EUA y Centroamérica: con frecuencia ni siquiera se conocen las plantas de las que son huéspedes originales, ejemplos de esto son *Pterourus multicaudata*, *P. alexiars*, *P. pilumnus* y *P. esperanza*. Mientras que estas especies mexicanas son apenas conocidas, *P. glaucus*, que es compartida con EUA, está bien estudiada en la bibliografía científica. No existen las contrapartes mexicanas de los estudios de De Vries (1987), Young (1985) y de Muysolndt y Muysolndt (1975) acerca de la biología de los Papilionidae de Costa Rica y El Salvador. Hasta hoy, los estudios de los Papilionidae de México se han concentrado más en los aspectos de variación, taxonomía y biogeografía. Es alentador que últimamente los Papilionidae de México hayan atraído la atención de los académicos, por ejemplo, Leptocircini, *Baronia*, (K. Brown, datos inéditos).

Resulta esencial tener información sistemática sobre la biología de los taxa endémicos y cuasiendémicos, en especial de áreas abundantes en especies o relictas. Es bien sabido que varias Papilionidae habitan en áreas sujetas a perturbación humana. *Baronia brevicornis*, que es huésped de *Acacia cymbispina* ("cubata"), prospera en

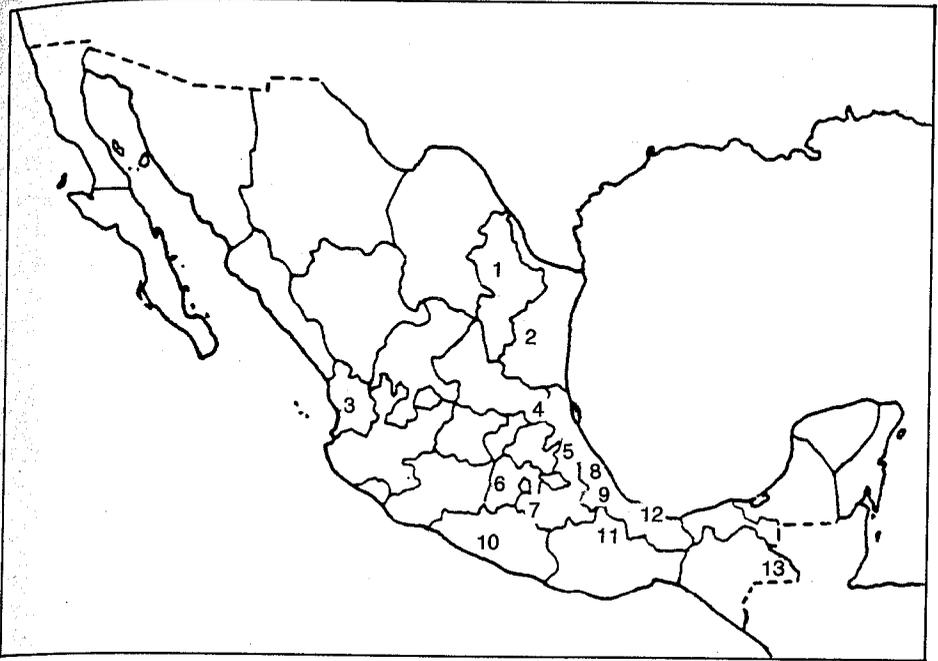


Figura 4.11. Papilionidae de México: áreas donde se ha estudiado este grupo. 1. Monterrey. 2. Cañón del Novillo. 3. Sierra de San Juan. 4. Huasteca potosina. 5. Patla-Necaxa. 6. San Nicolás Tolentino. 7. Tepoztlán-Yautepec. 8. Teocelo. 9. Yanga-Tuxpango. 10. Sierra de Atoyac. 11. Sierra de Juárez. 12. Los Tuxtlas. 13. Boca del Chajul. Véase la tabla 4.7 para los detalles.

áreas perturbadas —y abandonadas— del bosque tropical caducifolio. Se ha observado que en varias partes de México las plantaciones de aguacate (*Persea* spp.), naranja y otros cítricos (*Citrus* spp.) y chirimoya (*Annona* spp.) favorecen el crecimiento poblacional de *Pyrrhosticta*, *Heraclides*, *Priamides* y *Protesilaus*. Este conocimiento es clave para la restauración de especies mediante esfuerzos de reforestación.

No pueden generalizarse los aspectos ecológicos de los estudios de Papilionidae al resto de los Papilionoidea, ya que las interrelaciones fitófagas difieren entre las familias y con frecuencia son monófagas u oligófagas; es verosímil que los patrones de las estrategias de reproducción e historias de vida sean también distintos. Algunas de las diferencias observadas entre los grupos incluyen el comportamiento de forrajeo: por ejemplo, la mayor parte de las orugas de Papilionidae se alimentan de árboles, mientras que las de otras familias lo hacen de plantas rastreras y anuales. Cuando adultos, los Papilionidae dependen del néctar para su sustento o se alimentan de sales disueltas en el suelo húmedo, mientras que en otros grupos de Papilionoidea lo hacen de materia orgánica en descomposición (exudada o fermentada). Varios géneros de Pieridae y Nymphalidae como *Ehantia*, *Eucheira*, *Hamadryas* y *Bolboneura*, entre otras, han sido sujetos de estudio reciente.

## DIVERSIDAD Y SU CONSERVACIÓN

En la actualidad, se carece de datos —muy urgentes— acerca del mantenimiento de la diversidad de los Papilionidae de México. Puede decirse con certeza que la diversidad depende de un conjunto de delicadas interrelaciones en hábitats específicos; cualquier perturbación en este equilibrio natural conduce a posibles extinciones. Las mayores amenazas contra la conservación de la diversidad —no sólo de las mariposas (Collins y Morris, 1985), sino de comunidades bióticas completas— son la destrucción o alteración del hábitat por tala, ganadería, agricultura intensiva, urbanización e industrialización.

El comercio constituye una amenaza importante para la diversidad de las mariposas mexicanas. En primer lugar, este comercio no discierne entre especies raras, restringidas, amenazadas o paleoendémicas. El problema es grave, ya que con frecuencia la captura de ejemplares involucra una larga cadena de comerciantes locales que por lo regular son contratados por intermediarios que trabajan para colectores, negociantes o museos. Se emplea a niños y adultos desinformados que indiscriminadamente colectan estas muestras, tal como se ha observado en Oaxaca, Chiapas, Veracruz y Guerrero. En parte, puede remediarse esta situación —que es casi internacional— con un esfuerzo intensivo de educación acerca de los aspectos esenciales de este tráfico: valor real de los ejemplares, rareza de las especies, y otros; en el Apéndice se presenta una comparación de precios. En segundo lugar, los exportadores se ciñen a uno o dos itinerarios que incluyen un mínimo de dos o tres áreas y que se recorren durante cierto número de años (Escalante y González, com. pers.), lo cual los coloca en la punta de una pirámide de depredación mayor. De manera alarmante, algunos trabajos involucran este tipo de comercio —oculto bajo caretas de sociedades “científicas” o de instituciones conservacionistas— que es en realidad sólo de depredación encubierta que incluye especies vulnerables o en peligro de desaparecer. A la fecha, no existe ninguna legislación o reglamentación eficaz, hecho que ilustra por qué en México —siguiendo la ley de la oferta y demanda— los precios de las mariposas mexicanas son inferiores a los de otros países neotropicales, lo que indica que hay una gran oferta de ejemplares.

La conservación de hábitats es esencial para continuar el estudio de la biología de estos organismos, ya que ello conducirá a una mejor comprensión de los mecanismos mediante los cuales se mantiene la diversidad y de formas alternativas para conservar las biotas.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Como lo sugieren el endemismo específico y supraespecífico, México ha sido un importante escenario para la especiación de mariposas. El endemismo en los Papilionidae de México es de casi 9%, que es un buen indicador comparado con los Lepidoptera del país (25 000 especies). El bosque tropical y el caducifolio, las zonas semiáridas y —en algunos casos— el bosque de pino encino y mesófilo de montaña, son cen-

tros de paleoendemismo de mariposas y polillas. En los Papilionoidea, las áreas de endemismo alto son los bosques tropicales y mesófilo de montaña de la cuenca del Balsas, Sierra Madre del Sur, planicie costera del Pacífico y las sierras Madre Oriental y de Juárez. Las áreas con abundancia de especies son las de bosques tropical y mesófilo de montaña en el sur, sureste y occidente de México. Cerca de 25% de los Papilionidae de México se encuentran en alguna de estas áreas (Fig. 4.11). En general, las áreas con pronunciada heterogeneidad topográfica, climática y de vegetación, albergan un gran número de Lepidoptera. Las áreas de mayor abundancia en especies y con el mayor número de endemismos son los bosques mesófilos de las montañas más antiguas y en las franjas costeras del sur de México, entre 500 y 1 600 msnm (sierras de Juárez, de Atoyac y de Chiconquiaco). Las áreas de vegetación perturbada —y no las vírgenes— parecen albergar el mayor número de Papilionidae; pero se desconoce el grado de perturbación, más propicio en cuanto a la proporción de mariposas en cada tipo de vegetación, lo cual serviría para explicar la abundancia de especies y la permanencia de los taxa.

A pesar de los estudios realizados, existen vacíos en nuestro conocimiento, lo que resulta evidente en los estudios filogenéticos. La comprensión de la biología de varias especies plesiomorfas es preliminar. Se conocen poco los aspectos de la dinámica de poblaciones de especies y comunidades de Papilionidae. Entre los factores antropogénicos que contribuyen en gran medida a la alteración de los hábitats en áreas con abundancia de especies están la agricultura trashumante (de roza, tumba y quema), la tala de bosques, la ganadería, el comercio con biotas silvestres, la urbanización y la industrialización: todas estas prácticas continúan cobrando fuertes cuotas a la considerable riqueza genética. Por fortuna, en los estados con abundancia de especies, como Guerrero, Oaxaca y Chiapas, existen áreas susceptibles de ser recuperadas y restauradas. La conservación y el estudio de la diversidad deben avanzar codo con codo, de modo que la construcción de un sistema de áreas protegidas esté acompañado por investigaciones ecológicas, biogeográficas, taxonómicas y genéticas.

### Agradecimientos

Agradecemos a los doctores Lee D. Miller (Sarasota, Florida, EUA) y Frederick Rindge (Natural History Museum, Nueva York, N.Y.) las facilidades brindadas para el estudio de colecciones en sus instituciones respectivas. El doctor Jorge Soberón fue un importante participante en el inicio de este trabajo. Las especialistas Isabel Vargas (en Papilionidae) y Teresa Liljehult (en Pieridae) colaboraron de diversas maneras en la compilación de datos y los estudios aerográficos. Alejandro Peláez y Jorge Moreno asistieron en el uso del programa dBase III plus. Luis González Cota contribuyó con datos inéditos y nos permitió el acceso a su colección privada. Isolda Luna, además de procesar varias versiones del texto original, las revisó. El doctor K.S. Brown leyó críticamente una versión inicial e hizo valiosas sugerencias. Alejandro Martínez M. auxilió con la fotografía. La ayuda financiera provino de CONACYT, PSPA, UNAM, y la Facultad de Ciencias de la misma UNAM.

Apéndice. Lista de precios de las mariposas (Papilionidae)<sup>a</sup> mexicanas

	Costo				
	\$ 0.50-2.00	\$ 2-30	\$ 30-50	\$ 150-1 500	> \$ 1 500
<i>Baronia brevicornis</i> (rara <sup>b</sup> )	*				
<i>Parnassius phoebus</i>	*	*			
<i>Protesilaus marcellus</i>	*	*			
<i>P. philolaus</i>	*	*			
<i>P. oberthueri</i>					
<i>P. epidaus</i>	*				
<i>P. phaon</i>	*				
<i>P. branchus</i>	*	*			
<i>P. belesis</i>	*				
<i>P. thymbraeus</i>	*	*			
<i>P. agesilaus</i>	*				
<i>P. macrosilaus</i>	*				
<i>Eurytides marchandi</i>	*	*			
<i>E. lacandonens</i>	*	*			
<i>E. calliste</i>		*			
<i>E. salvini</i>		*			
<i>Battus philenor</i>	*				
<i>B. polydamas</i>	*	*			
<i>B. laodamas</i>	*	*			
<i>B. eracon</i>		*			*
<i>B. belus</i>	*				
<i>B. lycidas</i>	*	*			
<i>Parides alopius</i>		*			
<i>P. montezuma</i>	*	*			
<i>P. photinus</i>	*				
<i>P. erithalion</i>	*	*			
<i>P. lycimenes</i>	*	*			
<i>P. iphidamas</i>	*				
<i>P. sesostris</i>	*	*			
<i>P. childrenae</i>		*			
<i>P. eurymedes</i>	*				
<i>Pterourus esperanza</i> (vulnerable <sup>b</sup> )					
<i>P. palamedes</i>	*	*			
<i>P. gfaucus</i> <sup>c</sup>	*	*			
<i>P. alexiades</i>				*	*
<i>P. rutulus</i>	*	*			
<i>P. multicaudatus</i> <sup>c</sup>	*	*			
<i>P. pilumnus</i>		*			
<i>P. eurymedon</i>	*	*			
<i>Pyrrhosticta victorinus</i> <sup>c</sup>	*	*			
<i>P. diazi</i>					*
<i>P. garamas</i> <sup>c</sup>		*			
<i>P. abderus</i>		*	*		
<i>Heraclides thoas</i>		*			
<i>H. crespontes</i> <sup>c</sup>	*	*			
<i>H. ornythion</i>	*	*			
<i>H. astyalusc</i>	*				

## Apéndice (continúa)

	Costo				
	\$ 0.50-2.00	\$ 2-30	\$ 30-50	\$ 150-1 500	> \$ 1 500
<i>H. androgeus</i>	*	*			
<i>Troilides tolus</i>	*	*			
<i>Priamides pharnaces</i>	*				
<i>P. anchisiades<sup>c</sup></i>	*				
<i>P. rogeri</i>	*	*			
<i>P. erostratus</i>	*		*		
<i>P. erostratinus</i>	*		*		
<i>Papilio polyxenes</i>	*	*			
<i>P. bairdii</i>		*	*		
<i>P. zelicaon</i>	*	*			
<i>P. wicia</i>		*			

Más de un asterisco indica una fluctuación del precio debido a la demanda en el mercado o a que los precios varían según la forma, el sexo y la subespecie.

<sup>a</sup>Compilado de De La Maza (1978), Collins y Morris (1985), y de varias listas de precios de comerciantes de Europa y EUA

<sup>b</sup>Categoría de conservación, según IUCN.

<sup>c</sup>Por lo regular, criada en cautiverio.

## REFERENCIAS

A continuación se listan las referencias bibliográficas seleccionadas acerca de la historia del estudio de los Papilionidae de México. Las referencias marcadas con asterisco son las fuentes de la información utilizada en el análisis; las restantes se citan en el texto.

- \* Allyn, A.C., M. Rothschild y D.S. Smith. 1982. Microstructure of blue/green and yellow pigmented wing membranes in Lepidoptera, with remarks concerning the function of pterobilins. 1. Genus *Graphium*. Bull. Allyn Mus. 75:1-20.
- \* Anónimo. 1976. Zonas de interesante exploración lepidopterológica para 1976. Bol. Inf. Soc. Mex. Lep. 2(1):4-5.
- \* Balcázar, M.A. 1988. Fauna de mariposas de Pedernales, municipio de Tacámbaro, Michoacán (Lepidoptera: Papilionoidea y Hesperioidea). Tesis de licenciatura, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Mich.
- \* Barrera, A. y M.E. Díaz. 1977. Distribución de algunos lepidópteros de la Sierra de Nanchititla, México, con especial referencia a *Tisiphone maculata* Hopff. (Ins.: Lepid.). Rev. Soc. Mex. Lep. 3(1):17-28.
- \* Barrera, T. y L. Romero. 1986. Estudio faunístico de lepidópteros (superfamilia Papilionoidea) en un bosque mesófilo de montaña en Cascada Los Diamantes, San Rafael, Estado de México. Tesis de licenciatura, UNAM, México.
- \* Bates, H.W. 1864-1865. New species of butterflies from Guatemala and Panama collected by Osbert Salvin and F. du Cane Godman. Ent. Mon. Mag. 1(1):1-6, (2):31-35, (3):55-59, (4):81-85, (5):113-116, (6):126-131, (7):161-164, (8):178-180, (9):202-205.
- \* Beutelspacher, C.R.B. 1974. Reconsideración taxonómica de *Papilio tolus* G. & S. (Lep. Papilionidae) y descripción de una nueva subespecie. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat. 35:149-157.

- \* ———. 1975a. Una nueva especie de *Papilio* L. (Papilionidae). Rev. Soc. Mex. Lep. 1(1):3-6.
- \* ———. 1975b. Notas sobre el suborden Rhopalocera (Lepidoptera) de las Minas, Veracruz. Rev. Soc. Mex. Lep. 1(1):11-20.
- \* ———. 1976. Nuevas formas de papiliónidos mexicanos (Papilionidae). Rev. Soc. Mex. Lep. 2(2):61-70.
- \* ———. 1980. Mariposas diurnas del Valle de México. México, La Prensa Médica Mexicana.
- \* ———. 1981. Lepidópteros de Chamela, Jalisco, México. I. Rhopalocera. An. Inst. Biol. UNAM Serie Zool. 62(1):371-388.
- \* ———. 1983. Mariposas diurnas de "El Chorreadero" Chiapas (Insecta: Lepidoptera). An. Inst. Biol. UNAM Serie Zool. 53(1):341-366.
- \* ———. 1984. Mariposas de México, fascículo I. Introducción y generalidades, superfamilia Papilionoidea, familia Papilionidae. Ed. Científ., México, La Prensa Médica Mexicana.
- \* ———. 1986. Una nueva subespecie mexicana de *Papilio erostratus* Westwood (Insecta, Lepidoptera, Papilionidae). An. Inst. Biol. UNAM, serie zool. 56(1):241-244.
- Boisduval, J.B.A. 1836. Histoire naturelle des insectes. Species général Lépidoptères. Libr. Paris, Encyclopedia de Roret.
- \* Brower, L.P. 1958b. Larval food plant specificity in butterflies of the *Papilio glaucus* group. Lep. News. 12:103-114.
- \* ———. 1959a. Speciation in butterflies of the *Papilio glaucus* group I. Morphological relationship and hybridization. Evolution 13:40-63.
- \* ——— y J.V.Z. Brower. 1962. The relative abundance of model and mimic butterflies in natural population of the *Battus philenor* mimicry complex. Ecology 43:319-323.
- \* ———. J.V.Z. Brower, F.G. Stiles, H.J. Croze y A.S. Hower. 1964. Mimicry: differential advantage of color patterns in the natural environment. Science 144:183-185.
- Brown, F.M. y B. Heineman. 1972. Jamaica and its Butterflies. Londres, Classey.
- Brown, K.S. 1984. Species diversity and abundance in Jarú, Rondonia, Brasil. News Lep. Soc. 3:1-2.
- \* Clench, H.K. 1965. A collection of butterflies from Western Chihuahua, Mexico. Ent. News 76(6):157-162.
- \* ———. 1968. Butterflies from Coahuila, Mexico. J. Lep. Soc. 22(4):227-231.
- Collins, N.M. y M.G. Morris. 1985. Threatened Swallowtail Butterflies of the World. Gland (Suiza)/Cambridge, The IUCN Red data book.
- \* Comstock, J.A. 1958. Butterfly collecting in the Mexican tropics. J. Lep. Soc. 12(3-4):127-129.
- \* ——— y L.G. Vázquez. 1960. Estudios de los ciclos biológicos en lepidópteros mexicanos. An. Inst. Biol. UNAM serie zool. 31(1-2):349-448.
- Crozat, L., G. Nelson y D.E. Rosen. 1974. Centers of origin and related concepts. Syst. Zool. 23(2):265-287.
- D'Abrera, B. 1981. Butterflies of the Neotropical region. Part I. Papilionidae and Pieridae. Melbourne, Landowne Editions & E.W. Classey.
- \* D'Almeida, R.F. 1966. Catálogo dos Papilionidae Americanos. Soc. Brasileira Ent.
- \* D'Almeida, R.C. 1977. Mariposas de Tabasco. Bol. Inf. Soc. Mex. Lep. 3(1):5-7.
- \* De la Maza, J.E. 1977. Reconsideración taxonómica de *Papilio garamas baroni* R. y J., 1906 (Lepidoptera: Papilionidae). Rev. Soc. Mex. Lep. 3(2):74-84.
- \* ——— y A. Díaz. 1979. Notas y descripciones sobre la familia Papilionidae en México. Rev. Soc. Mex. Lep. 4(2):51-56.
- \* ———, J.L. White y A.L. White. 1987. Observaciones sobre el polimorfismo femenino de *Baronia brevicornis* Salv. (Papilionidae: Baroniinae) con la descripción de una nueva subespecie del estado de Chiapas, México. Rev. Soc. Mex. Lep. 11(1):3-13.
- \* ——— y R.E. de la Maza. 1976. Papiliónidos del Cañón del Novillo, Tamaulipas (Lepidoptera

- Papilionidae). Rev. Soc. Mex. Lep. 2(1):24-31.
- \* — y R.E. de la Maza. 1985a. La fauna de mariposas de Boca de Chajul, Chiapas, México (Rhopalocera). Parte I. Rev. Soc. Mex. Lep. 9(2): 21-44.
  - \* — y R. E. de la Maza. 1985b. La fauna de mariposas de Boca de Chajul, Chiapas, México (Rhopalocera). Parte II. Rev. Soc. Mex. Lep. 10(1):1-24.
  - \* — , R.E. de la Maza y R. de la Maza. 1982. Lepidópteros nuevos del estado de Guerrero, México (Papilionoidea). Rev. Soc. Mex. Lep. 7(1):2-14.
  - \* — , R. Moreno y E. Fernández. 1975. Excursiones. Bol. Inf. Soc. Mex. Lep. 1(2):3.
  - \* De la Maza, R.E. 1975. Notas sobre lepidópteros de Rancho Viejo y Tepoztlán, Morelos, México. Primera Parte: Papilionoidea. Rev. Soc. Mex. Lep. 1(2): 42-61.
  - . 1978. Los lepidópteros y su importancia como una explotación pecuaria. Tesis de licenciatura, UNAM, México.
  - \* — . 1979. Notas sobre los papiliónidos de México (Lep). VII. Área de Monterrey a Cola de Caballo, Nuevo León. Bol. Soc. Mex. Lep. 5(4):2-15.
  - \* — . 1980a. Las poblaciones centroamericanas de *Parides erithalion* (Boisd.). (Papilionidae: Troidini). Rev. Soc. Mex. Lep. 5(2):51-74.
  - \* — . 1980b. Notas sobre los Papilionidae en México (Lep). VIII. Área San Luis Potosí, S.L.P. Bol. Inf. Soc. Mex. Lep. 6(3):3-13.
  - \* — y A. Díaz F. 1978. Una nueva subespecie de *Parides lycimenes* Boisd. de México (Lepidoptera, Papilionidae). Rev. Soc. Mex. Lep. 4(1):7-14.
  - \* — y E. Olaya. 1979. Hallazgo de una población de *Papilio abderus* Hopf. en la Sierra de Álvarez, San Luis Potosí, México (Papilionidae). Bol. Inf. Soc. Mex. Lep. 5(2):9-12.
  - \* — y J.E. de la Maza. 1979. Confirmación de la existencia de *Parides lycimenes lycimenes* Boisd. en la región lacandona, Chiapas, México (Papilionidae). Rev. Soc. Mex. Lep. 4(2): 47-56.
  - \* — y J.E. de la Maza. 1981. Notas sobre los Papilionidae en México (Lep). IX. Sierra de Álvarez, S.L.P. Bol. Inf. Soc. Mex. Lep. 7(2):6-23.
  - \* — y R.R. de la Maza. 1978a. Notas sobre la familia Papilionidae en México. I. San Nicolás Tolentino, México. Bol. Inf. Soc. Mex. Lep. 4(2):3-7.
  - \* — y R.R. de la Maza. 1978b. Notas sobre la familia Papilionidae en México (Lep). IV. Área de Orizaba a Yanga, Veracruz. Bol. Inf. Soc. Mex. Lep. 4(5):15-30.
  - \* — y R.R. de la Maza. 1979. Notas sobre los papiliónidos en México. V. Zona de Los Tuxtlas, Veracruz. Bol. Inf. Soc. Mex. Lep. 5(3):2-18.
  - \* — y R. Turrent D. 1978. Notas sobre la familia Papilionidae en México (Lep). III Área del Valle de México. Bol. Soc. Mex. Lep. 4(4):5-14.
  - \* De la Maza, R.R. 1975. Colecta en el sureste. Bol. Inf. Soc. Mex. Lep. 1(5):2-5.
  - \* — . 1976a. Una interesante aberración de *Parides alopis* (Godman & Salvin) (Papilionidae). Rev. Soc. Mex. Lep. 2(1):5-7.
  - \* — . 1976b. Colecta del 14 al 23 de abril en los estados de Oaxaca y Chiapas. Bol. Inf. Soc. Mex. Lep. 2(2):6-7.
  - \* — . 1976c. Colecta en Sierra de Juárez, Oaxaca. Bol. Inf. Soc. Mex. Lep. 2(3):2-4.
  - \* — . 1976d. Colecta en el estado de Nuevo León, del 23 al 31 de julio de 1976. Bol. Inf. Soc. Mex. Lep. 2(4):2-3.
  - \* — . 1987. Mariposas mexicanas, guía para su colecta y determinación. México, FCE.
  - De Vries, P.J. 1987. The Butterflies of Costa Rica and their Natural History. Princeton, Princeton Univ. Press.
  - \* Díaz, A.F. 1975. Papiliónidos del valle de Tepoztlán, Morelos. Bol. Inf. Soc. Mex. Lep. 1(3):5-7.
  - y J.E. de la Maza. 1978. Guía ilustrada de las mariposas mexicanas. Parte I, familia Papilio-

- nidae. Publ. Esp. Soc. Mex. Lep. 3:1-15.
- \* Domínguez, Y. y J.L. Carrillo. 1976. Lista de insectos en la colección entomológica del Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas, SAG. Foll. Misc. Secr. Agr. Ganad. (México) 29.
- \* Doubleday, E. y W.C. Hewitson. 1846-1852. The Genera of Diurnal Lepidoptera. Vols. 1 y 2. Londres, Green & Longman.
- Durden, C.J. y H. Rose. 1978. Butterflies from the Middle Eocene: the earliest occurrence of fossil Papilionoidea (Lepidoptera). Pearce-Sellards Series (Texas Memorial Museum) 29:1-25.
- Ehrlich, P.R. 1958. The comparative morphology, phylogeny and higher classification of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea). Univ. Kans. Sci. Bull. 39(8):305-370.
- \* — y P.H. Raven. 1967. Butterflies and Plants. Ecology, Evolution and Population Biology. Reading from Scientific American. San Francisco, W.H. Freeman, pp. 131-138.
- \* Eisner, T.E., E. Plieske, M. Ikeda, D.F. Owen, L. Vázquez, H.R. Pérez, J.G. Framclemont y J. Meinwald. 1970. Defense mechanisms of arthropods xxvii. Osmeterial secretions of papilionid caterpillars (*Baronia*, *Papilio*, *Eurytides*). Ann. Ent. Soc. Amer. 63(3):914-915.
- \* Esper, E.J.C. 1784-1801. Die ausländischen oder die ausserhalb Europa zur Zeit in den übrigen Welttheilen vorgefundnen Schmetterlinge in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. Erlangen, Walther.
- \* Ferris, C. y J. Emmel. 1982. Discussion of *Papilio coloro* W.G. Wright (= *Papilio rudkini* F. & R. Chermock) and *Papilio polyxenes* Fabricius (Papilionidae). Bull. Allyn Mus. 76:13.
- Ford, E.B. 1944. Studies on the chemistry of pigments in the Lepidoptera with reference to their bearing on systematics. 4. The classification of the Papilionidae. Trans. R. Ent. Soc. Lond. 94(2):201-223.
- \* Gibson, W. y J. L. Carrillo. 1959. Lista de insectos en la colección entomológica de la oficina de estudios especiales, S.A.G. Foll. Misc. Secr. Agric. Ganad. (Méx.), vol. 9.
- \* Gilbert, L.E. y P.H. Raven (eds.). 1973. Coevolution of Animals and Plants. Austin, Univ. of Texas Press.
- \* Godman, F.D. y O. Salvin. 1879-1901. Biologia Centrali-Americana. Zoology: Insecta Lepidoptera-Rhopalocera. Londres, Taylor & Francis.
- \* González, L.C. 1977. Reporte de la colecta en La Ceiba, Puebla. Bol. Inf. Soc. Mex. Lep. 3(3):6-7.
- \* —. 1978. Notas sobre la familia Papilionidae (Lepidoptera) en México. Barranca de Patía, Puebla y alrededores. Bol. Inf. Soc. Mex. Lep. 4(1):3-15.
- \* Guzmán, P. 1976. Algunas observaciones sobre lepidópteros de Chalma, Estado de México. Rev. Soc. Mex. Lep. 2(1):49-51.
- Halfpter, G. 1976. Distribución de los insectos en la zona de transición mexicana: relaciones con la entomofauna de Norteamérica. Folia Entomol. Mex. 35:1-64.
- . 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. Ann. Rev. Entomol. 32:95-114.
- Hancock, D.L. 1983. Classification of the Papilionidae (Lepidoptera): a phylogenetic approach. Smithersia 2:1-48.
- \* Hernández V., H., I. Martínez G. y S. Rodríguez N. 1981. Lepidópteros en la colección entomológica de la Dirección General de Sanidad Vegetal. Parte I. Fitófilo 84:15-17.
- \* Hodges, R.W. (ed.). 1983. Checklist of the Lepidoptera of America North of Mexico. Londres, Classey.
- \* Hoffmann, C.C. 1940. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los lepidópteros mexicanos. Primera parte: Papilionoidea. An. Inst. Biol., UNAM, serie zool. 11(2):639-739.
- \* Holland, R. 1972. Butterflies of middle and Southern Baja California. J. Res. Lep. 11(3):147-160.
- \* Howe, W.H. 1973. The Butterflies of North America. Nueva York, Doubleday.
- \* Hübner, J. y C. Geyer. 1796-1838. Sammlung Europäischer Schmetterlinge, Augsburg. Pu.

- blicación del autor.
- \* — y C. Geyer. 1808-1837. Zütrage zur Sammlung Exotischer Schmetterlinge. Vols. 1-5. Augsburg.
  - Igarashi, S. 1984. The classification of the Papilionidae mainly based on the morphology of their immature stages. *Ty To Ga* 34(2):41-96.
  - \* Kathain, D.G. 1971. Estudio taxonómico y datos ecológicos de especies del suborden Rhopalocera (Insecta, Lepidoptera) en un área del Pedregal de San Ángel, D.F., México. Tesis de licenciatura, UNAM, México.
  - \* Kendall, R.O. y W. McGuire. 1984. Some new and rare records of Lepidoptera found in Texas. *Bull. Allyn Mus.* 86:49.
  - \* Lamas, G.M. 1983b. How many butterfly species are in your backyard? *News Lep. Soc.* 4:1-2.
  - \* — (ed.). 1985. Proceedings of the second symposium on neotropical Lepidoptera, Arequipa, Perú, 1983. *J. Res. Lep. (Suppl. 1)*:1-104.
  - \* Latreille, P.A. y J.B. Godart. 1819-1824. *Encyclopédie Méthodique. Histoire Naturelle des Insectes.* París, vol. 9.
  - Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae.* Vol. 1. Regnum Animale. Holmiae: Impensis Salvii. 10a. ed.
  - Llorente J. 1983. Sinopsis sistemática y biogeográfica de los Dismorphiinae de México con especial referencia al género *Enantia* Huebner (Lepidoptera: Pieridae). *Folia Entomol. Mex.* 58:1-207.
  - \* — . 1988. Notas y comentarios sobre las mariposas de Cuba: 1. Algunos aspectos nomenclaturales y clasificatorios. Inédito.
  - y A. Luis. 1988. Nuevos Dismorphiini de México y Guatemala (Lepidoptera: Pieridae). *Folia Entomol. Mex.* 74:159-178.
  - \* — , A. Garcés y A. Luis. 1986. Las mariposas de Jalapa-Teocelo, Veracruz. *Teocelo* 4:14-37.
  - \* Luis, M. A. 1987. Distribución altitudinal y estacional de los Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera), en la Cañada de los Dínamos, Magdalena Contreras, D.F. Tesis de licenciatura, UNAM, México.
  - Maes, J.M., J.P. Desmedt, V. Hellebuyk y J.C. Gantier. 1988. Catálogo de los Lepidoptera de Nicaragua. 1. Papilionidae. *Rev. Nica. Ent.* 2, en prensa.
  - Miller, J.S. 1987. Phylogenetic studies in the Papilioninae (Lepidoptera: Papilionidae). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 186(4):365-512.
  - \* — y P. Feeny. 1983. Effects of benzilisoquinoline alkaloids on the larvae of polyphagous Lepidoptera. *Oecologia* 58:332-339.
  - Miller, L.D. y F.M. Brown. 1981. A catalogue/checklist of the butterflies of America, North of Mexico. *Mem. Lep. Soc.* 2:1-280.
  - Munroe, E. 1961. The classification of Papilionidae (Lepidoptera). *Can. Entomol. (Suppl.)* 17:1-51.
  - Muysholndt, A. y A. Muyshondt, Jr. 1975. Notes on the duration of the pupal stage of some swallowtails of El Salvador (Lepidoptera: Papilionidae). *Entomol. Rec. J. Var.* 87(2):45-47.
  - Nelson, G. 1978. From Candolle to Croizat: comments on the history of biogeography. *J. Hist. Biol.* 11:269-305.
  - . 1983. Vicariance and cladistics, historical perspectives with implications for the future. *In* R.W. Sims, J.H. Price y P.E.S. Whalley (eds.), *Evolution, Time and Space, the Emergence of the Biosphere.* Nueva York, Academic Press, pp. 469-492.
  - Patterson, C. 1983. Aims and methods in biogeography. *In* R.W. Sims, J.H. Price y P.E.S. Whalley (eds.), *Evolution, Time and Space, the Emergence of the Biosphere.* Vol. 23. The Systematic Association. Nueva York, Academic Press, pp. 1-28.
  - \* Pérez, H.R. 1969. Quetotaxia y morfología de la oruga de *Baronia brevicornis* Salv. (Lepidoptera, Papilionidae, Baroninae). *An. Inst. Biol. UNAM, serie zool.* 40(2):227-244.

- \* ———, 1971. Algunas consideraciones sobre la población de *Baronia brevicornis* Salv. (Lepidoptera, Papilionidae, Baroninae) en la región de Mezcala, Guerrero. An. Inst. Biol. UNAM, serie zool. 42(1):63-72.
- . 1977. Distribución geográfica y estructura poblacional de *Baronia brevicornis* Salv. (Lepidoptera, Papilionidae, Baroninae) en la República Mexicana. An. Inst. Biol. UNAM, serie zool. 48:151-164.
- y R.S. Sánchez. 1986. Algunos aspectos demográficos de *Baronia brevicornis* Salv. (Lepidoptera: Papilionidae, Baroniinae) en dos localidades de México. An. Inst. Biol. UNAM, serie zool. 57(1):191-198.
- \* Platt, A.P., R.P. Coppinger y L.P. Brower. 1971. Demonstration of the selective advantage of mimetic *Limnitis* butterflies presented to caged avian predators. Evolution 25(4):692-701.
- \* Powell, J.A. 1958. Additions to the knowledge of the butterfly fauna of Baja California Norte. Lep. News 12(1-2):26-32.
- \* Racheli, T. y V. Sbordoni. 1975. A new species of *Papilio* from Mexico (Lepidoptera, Papilionidae). Frag. Entom. 11(2): 175-183.
- \* Rivera, L. 1975. Colecta de material entomológico en el estado de Veracruz. Bol. Inf. Soc. Mex. Lep. 1(6):7-8.
- \* Rodríguez, S. 1982. Mariposas del suborden Rhopalocera (Lepidoptera) de Acatlán de Juárez, Jalisco y alrededores. Tesis de licenciatura, UNAM, México.
- Rosenzweig, M.L. 1975. On continental steady states of species diversity. In M.L. Cody y J.M. Diamond (eds.), Ecology and Evolution of Communities. Cambridge, Belknap Press, pp. 121-140.
- \* Ross, G.N. 1967. A distributional study of the butterflies of the Sierra de Tuxtla in Veracruz, Mexico. Tesis doctoral, Louisiana State Univ.
- \* ———. 1964a. Life history studies on Mexican butterflies. I. Notes on the early stages of four Papilionids from Catemaco, Veracruz. J. Lep. Soc. 3(1):9-18.
- \* ———. 1964b. Life history studies on Mexican butterflies. III. Nine Rhopalocera (Papilionidae; Nymphalidae; Lycaenidae) from Ocotlán, Chico, Veracruz. J. Lep. Soc. 3(4):207-229.
- \* ———. 1975. An ecological study of the butterflies of the Sierra de Tuxtla in Veracruz, México. J. Res. Lep. 14(2):103-124.
- Rothschild, W. y K. Jordan. 1906. A revision of the American Papilios. Novit. Zool. 13:412-752.
- \* Routledge, C. 1977. El suborden Rhopalocera (Lepidoptera) del estado de Tabasco. Su lista, frecuencia, diversidad y distribución. Rev. Soc. Mex. Lep. 3(2):57-73.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. México, Limusa.
- \* Salvin, O. 1893. Description of a new genus and species of Papilionidae from Mexico. Trans. ent. Soc. Lond. 41(4):331-332.
- Scott, J.A. 1986. The Butterflies of North America. A Natural History and Field Guide. Stanford, Stanford Univ. Press.
- \* Scriber, J.M. 1972. Confirmation of a disputed of *Papilio glaucus* (Papilionidae). J. Lep. Soc. 26(4):235-236.
- \* ———. 1973a. Latitudinal gradients in larval feeding specialization of the world Papilionidae (Lepidoptera). Psyche 80(4):355-373.
- \* ———. 1973b. Latitudinal Gradients in Larval Feeding Specialization of the World Papilionidae (Lepidoptera). A Supplementary Table of Data. Publicado por el autor.
- \* ———. 1978. The effects of larval feeding specialization and plant growth form on the consumption and utilization of plant biomass and nitrogen: an ecological consideration. Ent. Exp. Appl. 24:694-710.
- \* ———. 1979a. The effects of sequentially switching foodplants upon biomass and nitrogen

- utilization by polyphagous and stenophagous *Papilio* larvae. Ent. Exp. Appl. 25:203-215.
- \* ———. 1979b. Effects of leaf-water supplementation upon post-ingestive nutritional indices of forb-, shrub-, vine-, and tree-feeding Lepidoptera. Ent. Exp. Appl. 25:240-252.
  - \* ———. 1982a. Food plants and speciation in the *Papilio glaucus* group. Proc. 5th. Int. Symp. Insect-Plant Relationships. Londres, Wageningen, pp. 307-314.
  - \* ———. 1982b. The behavior and nutritional physiology of southern armyworm larvae as a function of plant species consumed in earlier instars. Ent. exp. y appl. 31:359-369.
  - \* ———. 1983. Evolution of feeding specialization, physiological efficiency, and host races in selected Papilionidae and Saturniidae. In R.F. Denno, y M.S. McClure (eds.), Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems. Nueva York, Academic Press, pp. 373-412.
  - \* ———. 1984a. Larval foodplant utilization by the world Papilionidae (Lepidoptera): latitudinal gradients reappraised. Tokurana (Acta Rhopaloc.) 6-7:1-50.
  - \* ———. 1984b. Host-plant suitability. Chem. Ecol. Insects 7:159-202.
  - \* ——— y F. Slansky, Jr. 1981. The nutritional ecology of immature insects. Ann. Rev. Ent. 26:183-211.
  - \* ——— y M. Finke. 1978. New foodplant and oviposition records for the eastern black swallowtail, *Papilio polyxenes* on an introduced and native Umbellifer. J. Lep. Soc. 32(3):236-238.
  - \* ——— y P. Feeny. 1979. Growth of herbivorous caterpillars in relation to feeding specialization and to the growth form of their plants. Ecology 60(4):829-850.
  - \* ———, G.L. Lintereur y M.H. Evans. 1982. Foodplant suitabilities and new oviposition record for *Papilio glaucus canadiensis* (Lepidoptera: Papilionidae) in Northern Wisconsin and Michigan. Great Lakes Entomol. 15(1):39-46.
  - \* ——— y R.C. Lederhouse. 1982. Temperature as a factor in the development and feeding ecology of tiger swallowtail caterpillars, *Papilio glaucus* (Lepidoptera). Oikos 40(1):95-102.
  - \* ———, R.C. Lederhouse y L. Contardo. 1975. Spicebush, *Lindera benzoin*, a little known foodplant of *Papilio glaucus* (Papilionidae). J. Lep. Soc. 29(1):10-14.
- Seitz, A. (ed.). 1907-1935. Die Grossschmetterlinge der Erde. Vols. 1, 5, 9 y 13. Stuttgart, Alfred Kernen.
- Serrano, F. y M.E. Serrano. 1972. Las mariposas de El Salvador. Primera parte, Papilionidae. Comunicaciones (segunda época) 1:48-79.
- Shields, O. y S.K. Dvorak. 1979. Butterfly distribution and continental drift between the Americas, the Caribbean and Africa. J. Nat. Hist. 13:221-250.
- Slansky, F. 1972. Latitudinal gradients in species diversity of the New World swallowtail butterflies. J. Res. Lep. 11(4):201-218.
- \* ——— y J.M. Scriber. 1982. Selected bibliography and summary of quantitative food utilization by immature insects. Entom. Soc. Am. Bull. 28(1):43-55.
  - \* Southwood, T.R.E. 1978. The components of diversity. In Diversity Insect Faunas. Symposium of The Royal Entomological Society of London No. 9. Oxford, Blackwell Scientific Publication, pp. 19-40.
  - \* Taylor, L.R. 1978. Bates, Williams, Hutchinson — a variety of diversities. In Diversity Insect Faunas. Symposium of The Royal Entomological Society of London No.9. Oxford, Blackwell Scientific Publications, pp. 1-18.
- Tyler, H.A. 1975. The Swallowtail Butterflies of North America. Healdsburg, Natural Publ. Naturegraph.
- \* Vane-Wright, R.I. 1978. Ecological and behavioral origins of diversity in butterflies. In Diversity Insect Faunas. Symposium of The Royal Entomological Society of London No.9. Oxford, Blackwell Scientific Publications, pp. 56-70.

- \* Vázquez, L.G. 1942. Observaciones faunísticas de los lepidópteros de Izúcar de Matamoros Puebla. An. Inst. Biol. UNAM, serie zool. 13(2):547-553.
  - \* ———. 1947. Papilios nuevos de México. An. Inst. Biol. UNAM Serie Zool. 18(1):249-256.
  - \* ———. 1953. Observaciones sobre papilios de México con descripciones de algunas formas nuevas. An. Inst. Biol. UNAM, serie zool. 23:257-267.
  - \* ———. 1954. Notas sobre lepidópteros mexicanos. I. Papilionidae y Pieridae de la Mesa de San Diego, Puebla y sus alrededores. An. Inst. Biol. UNAM, serie zool. 25:391-416.
  - \* ——— y H.R. Pérez. 1961. Observaciones sobre la biología de *Baronia brevicornis* Salvin (Lepidoptera: Papilionidae-Baroninae). An. Inst. Biol. UNAM, serie zool. 32:295-311.
  - \* ——— y ———. 1967. Nuevas observaciones sobre la biología de *Baronia brevicornis* Salvin. An. Inst. Biol. UNAM, serie zool. 37:(1-2):195-204.
  - \* Vázquez, N.R. 1982. Mariposas diurnas del Altiplano Potosino en la Colección entomológica del Instituto de Investigación de Zonas Desérticas. Resúmenes del Sexto Congreso Nacional de Zoología; U.A.S. Soc. Mex. Zool.
  - \* Velázquez, C.A. 1976. Reporte de un viaje de colecta a los estados de Michoacán, Jalisco, Colima y Oaxaca. Bol. Inf. Soc. Mex. Lep. 2(4):6.
  - \* Velázquez, N.V. de y C.A. Velázquez M. 1975. Viaje de colecta a Jalisco y Colima. Bol. Inf. Soc. Mex. Lep. 1(4):6-7.
  - \* White, J.L. y A.L. White. 1980. Notas sobre los Papilionidae en México (Lep.) VI. Área de la Huasteca Potosina. Bol. Inf. Soc. Mex. Lep. 6(1):10-35.
- Wilson, E.O. (ed.). 1988. Biodiversity. Washington, DC, National Academic Press.
- \* Young, A.M. 1973. Notes on the life cycle and natural history of *Parides arcas mylotes* (Papilionidae) in Costa Rica premontane wet forest. Psyche 30(1-2):1-22.
  - \* ———. 1977. Studies on the biology of *Parides iphidamas* (Papilionidae: Troidini) in Costa Rica. J. Lep. Soc. 31(2):100-108.
  - \* ———. 1979. Oviposition of the butterfly *Battus belus varus* (Papilionidae). J. Lep. Soc. 33(1):56-57.
  - \* ———. 1985. Notes of the natural of *Papilio victorinus* Doubl. (Papilionidae) in Northeastern Costa Rica. J. Lep. Soc. 38 (38(3):237-242.
  - \* ———, M.S. Blum y Z. Brian. 1986. Natural history and ecological chemistry of the neotropical butterfly *Papilio anchisiades* (Papilionidae). J. Lep. Soc. 40(1):36-53.