



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

**LOS RHOPALOCERA DE LA REGIÓN DE CALAKMUL,
CAMPECHE: MÉTODOS DE ESTUDIO, FENOLOGÍA Y
SU USO COMO INDICADORES DE DISTURBIO**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

P R E S E N T A

MARÍA DEL CARMEN POZO DE LA TIJERA

DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE ENRIQUE LLORENTE BOUSQUETS

MÉXICO, D. F.

MARZO, 2006



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

RECONOCIMIENTOS

El desarrollo de esta tesis se llevó a cabo gracias al apoyo recibido a través de los proyectos J-112 y Q-049 financiados por La Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad (CONABIO) y al financiamiento de DGAPA PAPIIT IN212006-3

Agradezco a los miembros del comité tutorial, quienes aceptaron participar en la elaboración, revisión y corrección de este trabajo: Dr. Jorge Enrique Llorente Bousquets, Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, Dr. Carlos Galindo Leal y Dr. Manuel Artemio Balcázar Lara.

DEDICATORIA

A Benjamín, Santiago y Rodrigo por los momentos compartidos, por darme la oportunidad de formar una familia,

y a mi familia extendida: mis papás, hermanos y hermanas, cuñadas y cuñados, sobrinas y sobrinos, tías y tíos y a mis primas y primos por que como familia siempre he contado con su apoyo.

En especial dedico esta tesis a todas las madres mexicanas que trabajan tanto en su hogar como fuera de él, por que su esfuerzo se vea gratificado por un futuro mejor para sus hijos y por un México más equitativo.

AGRADECIMIENTOS

Al comité tutorial: Dr. Jorge E. Llorente Bousquets, Dr. Carlos Galindo Leal, Dr. Jorge A. Meave del Castillo y Dr. Manuel A. Balcázar Lara, su apoyo, su ánimo y su discusión académica me dieron la oportunidad de desarrollar esta tesis.

A los miembros de mi comité de examen predoctoral: Dr. Alejandro Velásquez Montes, Dr. Jorge Soberón Mainero, Dr. Harry Brailovsky Alperowitz, Dr. Francisco Espinosa García y Dr. Jorge A. Meave del Castillo, las preguntas planteadas por ellos en el examen escrito, así como sus sugerencias a mi protocolo de tesis fueron de gran valor.

A los miembros del jurado: Dr. Gonzalo Halffter Salas, Dr. Carlos Cordero, Dr. Jorge L. León Cortés y Dr. Zenón Cano Santana, sus sugerencias y aportaciones permitieron una mejor discusión y presentación de esta tesis.

A Armando Luís Martínez, por que además de brindarme su amistad a lo largo de tantos años, ha compartido conmigo sus conocimientos y su gusto por el estudio de las mariposas; las discusiones académicas con él y su apoyo en diversos trámites para la obtención del grado, fueron de gran utilidad para lograr esta meta.

A Olivia Yáñez Ordóñez e Isabel Vargas Fernández, por su amistad y ayuda desinteresada en la obtención de literatura y manejo de archivos, así como en otros tantos tramites escolares durante el desarrollo de mi doctorado.

A CONABIO por el apoyo a los proyectos que dieron lugar al trabajo de campo de esta tesis. A ECOSUR por su apoyo en mi superación académica, por el apoyo logístico y en particular a Rosario Sosa por su ayuda en la administración de los proyectos, a Rosario Reyes por los trámites para las salidas de campo y a Gabriela Zacarías por su excelente habilidad en conseguir artículos de difícil localización.

A Janneth A. Padilla Saldivar, por la elaboración de mapas y a Pedro Ramírez, Salvador Harrando y Héctor Hernández Arana por su ayuda y valiosos comentarios en los análisis estadísticos.

A mis compañeros del Museo de Zoología de ECOSUR Noemí Salas Suárez, Enrique Escobedo Cabrera, Emigdio May Uc, Alejandro Tuz Novelo, Aixchel Maya Martínez, Blanca Prado Cuellar, Pablo Beutelspacher y Sophie Calmé, su ayuda en el trabajo de campo y de gabinete fue esencial para la elaboración de esta tesis.

A mis amigas Esther Lara Elorduy, Adriana Souza Morán, Lourdes Vásquez Yeomans, Aurora Beltrán Torres, América Castañeda Sortibrán y Ana Minerva Arce Ibarra, su apoyo durante mis salidas de campo y visitas a México D.F. hizo más fácil mi trabajo. También a Rosario Pozo de la Tijera y Jean Martin Pozo por su apoyo en la recta final para la presentación de mi examen de grado.

A mi gran familia, hermanas, hermanos, cuñadas, cuñados, sobrinas y sobrinos, pero en especial a mi papá: Miguel Pozo Mariscal y a mi mamá: Carmen de la Tijera y Durán, porque todos ellos me alentaron siempre a seguir luchando por mis ideales.

A mis tíos José Antonio Arellano Fernández, Jorge Esteinou Velasco y Felipe Ramos Rodríguez, cada uno de ellos apporto algo en mi formación como persona para que pudiera alcanzar este nivel de estudios.

A la Presidencia del Municipio de Calakmul, a la Dirección de la Reserva de la Biosfera de Calakmul, al INE y al INAH por los permisos de colecta y la entrada a sitios Arqueológicos.

A Dios por las bendiciones recibidas a lo largo de mi vida.

CONTENIDO

RESUMEN.....	ii
ABSTRACT.....	iii
I. INTRODUCCIÓN.....	1
<i>1.1. El conocimiento de los lepidópteros en el Neotrópico mexicano</i>	<i>4</i>
<i>1.2. El uso de las especies de mariposas como indicadores biológicos en México.....</i>	<i>8</i>
II. MÉTODOS.....	10
2.1. Área de estudio.....	10
2.2. Diseño de muestreo.....	11
2.3. Técnicas de muestreo.....	12
2.3.1. Inventario.....	12
2.3.2. Monitoreo.....	15
2.4. Análisis de datos.....	16
III. RESULTADOS.....	17
3a. Pozo, C., A. Luis-Martínez, S. Uc-Tescum, N. Salas-Suárez y A. Maya-Martínez. 2003. Butterflies of Calakmul, Campeche, Mexico. The Southwestern Naturalist. 48 (4): 505-525	18
3b. Pozo, C., J. Llorente-Bousquets, A. Luis, I. Vargas y N. Salas. 2005. Reflexiones acerca de los métodos de muestreo para mariposas en las comparaciones biogeográficas. 203-215 pp. Llorente-Bousquets, J.B. y J.J. Morrone (Eds.) 2005. Regionalización biogeográfica de Iberoamérica y tópicos afines: Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES XII.I-CYTED). UNAM.....	40
3c. Seasonality and phenology of butterflies in Calakmul Biosphere Reserve.....	54
3d. Las mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea) como indicadores para el monitoreo enfocado a la conservación: la región de Calakmul como estudio de caso.....	97
IV. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	127
V. REFERENCIAS.....	136

RESUMEN

Se realizaron muestreos de mariposas diurnas (Rhopalocera) en Calakmul, Campeche, de 1997 a 1999, con el objetivo de conocer las mariposas presentes en la región, determinar su fenología y seleccionar las especies que pueden funcionar como indicadoras de etapas sucesionales de selva mediana subperennifolia y selva baja subcaducifolia. Los muestreos se realizaron contemplando las tres estaciones del año, aplicando los métodos de búsqueda dirigida y de transectos y utilizando las técnicas trampa Van Someren Rydon y con red entomológica aérea. Se registraron 423 especies de las familias Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae, Lycaenidae y Hesperidae que, junto con datos encontrados en colecciones científicas y en la literatura, suman un total de 428 especies para la región de Calakmul. La fenología presenta dos picos de riqueza, el primero y menor entre febrero y abril y el mayor entre junio y diciembre, con una disminución en septiembre. Las especies que marcan estos picos de riqueza son las 183 especies raras (con menos de 10 registros por especie en los tres años), mientras que las especies abundantes hacen posible diferenciar las comunidades de mariposas para cada una de las tres estaciones climáticas. Se seleccionaron 41 especies indicadoras: Trece especies indican un hábitat conservado y 28 uno perturbado. De las 22 especies indicadoras de primer nivel (con correlaciones altas) sólo una (*Polygonus manueli manueli*) pertenece a la familia Hesperidae, todas las demás son de la familia Nymphalidae (3 Morphiinae, 4 Satyrinae, 5 Charaxinae, 2 Nymphalinae, 5 Limenitidinae, 2 Heliconiinae). Se hizo un análisis comparativo de los métodos y técnicas de muestreo para el registro de mariposas tropicales y se obtuvieron estándares de las combinaciones y esfuerzos óptimos para diferentes objetivos de muestreo. Se recomienda el uso de transectos con trampas para el monitoreo de especies indicadoras y para el registro de especies comunes se demuestra que es suficiente de siete a diez días de esfuerzo durante cualquier temporada del año.

ABSTRACT

From 1997 to 1999 samplings of diurnal butterflies (Rhopalocera) were conducted in Calakmul, Campeche, to document the butterflies in the region, determine their phenology, and to select the indicator species of successional stages of medium tropical semi-evergreen forest and low tropical semi-deciduous forest. 423 species of the families Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae, Lycaenidae, and Hesperiiidae were recorded, wich together with the data found in scientific collections and in the literature yielded 428 species for the region of Calakmul. The phenology presents two richness peaks, the first and smaller one between February and April, and the major from June to December, with a decrease in September. The species marking these richness peaks are the 183 rare species (with less than 10 records in the three years), while the abundant species make it possible to differentiate the butterflies' communities for each one of the three seasons. Forty-one indicator species were selected; 13 species indicate a conserved habitat and 28 a disturbed one. Of the 22 indicator species of first level (with high correlation), only one (*Polygonus manueli manueli*) belongs the family Hesperiiidae, all others are in the Nymphalidae family (3 Morphiinae, 4 Satyrinae, 5 Charaxinae, 2 Nymphalinae, 5 Limenitidinae and 2 Heliconiinae). A comparative analysis of the sampling methods and techniques for tropical butterflies was consuacted. Standards of the combinations and efforts required for different samples goals were obtained. The use of transects with bait traps were recommended for the monitoring of indicators species. For the recording of common species, it was proved that with seven to ten days of effort during any season of the year they can be recorded.

I. INTRODUCCIÓN

Cada día es más evidente la importancia de conservar el conjunto de la diversidad de la vida para lograr el mantenimiento de las funciones de los ecosistemas y, por lo tanto, del mantenimiento de los servicios e insumos que requiere la humanidad para su supervivencia (Tilman, 2000). La preocupación sobre la forma en que se están modificando los procesos en los ecosistemas se ha incrementado de acuerdo a como han sido impactados éstos por las actividades humanas. Estos procesos se originan de los mismos ecosistemas y los mantienen (Mooney *et al.*, 1996). Esta preocupación es aún mayor si nos percatamos de la falta de respuestas a preguntas básicas como ¿qué fuerzas, mecanismos y procesos han permitido la evolución y la permanencia de tantas especies en el planeta? Y ante la acelerada deforestación de los trópicos, ¿cuáles son los efectos por los cuales la pérdida de la biodiversidad impacta al funcionamiento de los ecosistemas?, y ¿qué tan generales son estos efectos y mecanismos y qué tan importante es la biodiversidad en relación con otros factores, como los abióticos, que también afectan el funcionamiento del ecosistema? (Tilman, 2000).

Conocemos algunos patrones globales de la biodiversidad (gradientes latitudinales o altitudinales en la riqueza de especies, riqueza de especies vs precipitación anual, áreas de endemismos, entre otros), aunque invariablemente se encuentran variaciones o excepciones a dichos patrones (Gaston, 2000). Con base en este tipo de conocimiento, desde hace algunas décadas se han utilizado distintas estrategias de conservación, como la creación de áreas protegidas y ordenamientos ecológicos. Pero estas estrategias han sido sólo un pequeño freno a la pérdida de la biodiversidad y, por ende, el efecto sobre la naturaleza, a causa de los diversos usos del suelo que se desarrollan en nuestro planeta continúa avanzando. Para conocer este efecto debemos evaluar la biodiversidad relacionada con los

diferentes tipos de hábitat, antes y después de determinado uso. Sin embargo, existe el problema de recursos humanos y económicos insuficientes que permitan realizar dicha tarea. En este contexto es que surge el concepto de '*especie indicadora*'.

Aunque el uso de especies indicadoras data de hace más de 30 años (Allred, 1975, con invertebrados terrestres, citado por Spellerberg, 1991; Bauerle, 1975, con serpientes), no es sino hasta la década de 1990 cuando surgen estudios en los que se intenta mostrar la importancia del uso de indicadores biológicos en contextos muy variados. Así es como aparecen definiciones distintas para el término de especie indicadora. En algunos casos se usa como "sustitutos medibles, altamente sensibles, que dan información de la condición del ambiente" (Noss, 1990; Spellerberg, 1991; Stork y Samways, 1995), además de responder de manera predecible a parámetros ambientales (Oliver y Beattie, 1996).

También se ha relacionado directamente con la situación de otros taxones, esperando que su respuesta represente los patrones o el estatus biológico de todos los demás taxones en ese lugar (Pearson y Cassola, 1992). Finalmente, Brown (1997) concentró las distintas ideas mencionadas, con la diferencia de que habla de grupos de especies, los cuales, a través de sus mediciones de presencia/ausencia, abundancia, distribución y otras características, proporcionan una idea del estado de un grupo más amplio o de otra comunidad en ese ecosistema.

La definición más sencilla describe al indicador como una "especie que muestra la condición de un ambiente" (Spellerberg, 1991). Esta definición contiene la palabra clave 'condición', la cual podemos clasificar en tres grandes categorías: buena, regular o mala. Al conocer cómo se comportan las poblaciones de una o varias especies, en sitios que presenten cada uno de estos intervalos de condiciones, su monitoreo nos podrá dar información extrapolable al ecosistema bajo investigación. Es importante tener en cuenta el

grado de sensibilidad de las especies indicadoras a cambios en el ambiente que no son fácilmente detectables por nosotros o por otras especies, aunado a que tal sensibilidad se traduzca en una respuesta rápida y clara en su estructura poblacional.

Los motivos principales del uso de especies indicadoras son: (1) obtener resultados de manera rápida y eficiente con posibilidades de extrapolación a otros niveles, gremios o taxones, y (2) reducir costos para la evaluación de la ‘salud’ de un ecosistema (Pearson y Cassola, 1992; Stork *et al.*, 1997; Halffter, 1998).

Se han descrito muchas características convenientes que un grupo indicador debe presentar para que cumpla con dicha función; estas características se presentan en el Cuadro 1 (Noss, 1990; Brown, 1991, 1996, 1997; Sparrow *et al.*, 1994; Stork, 1994; Favila y Halffter, 1997). Por ejemplo, se ha sugerido que un solo grupo de especies no puede reflejar la complejidad del ecosistema, y por ello se ha propuesto el uso de comunidades de especies de diferentes gremios (Kremen, 1992). De esta manera, la respuesta se evalúa de manera holística, con un grupo de indicadores complementarios en diferentes niveles jerárquicos (Noss, 1990).

Aunque el grupo de los insectos ha sido propuesto como indicador por los ‘servicios’ que dan en los ecosistemas (Brown, 1996), no todos pueden utilizarse como indicadores. Los más recomendados dadas sus características de un buen indicador han sido las hormigas (Belshaw y Bolton, 1993), las termitas (Lawton *et al.*, 1998), los coleópteros (Pearson y Cassola, 1992; Watt *et al.*, 1997) y las mariposas (Brown, 1991; Kremen, 1992, 1994; Hill y Hamer, 1998).

Las mariposas diurnas han sido reconocidas como indicadores biológicos potenciales, muy valiosos para distintas regiones del mundo. La dependencia del estado larvario sobre una planta huésped específica (o a un grupo limitado de especies huésped),

combinado con los papeles que juegan los adultos como polinizadores de otras plantas, una fuerte relación a las mariposas con la diversidad y la salud de sus hábitats (Gilbert, 1984; Murphy y Wilcox 1986; Brown, 1991; Kremen, 1992, 1994; Sparrow *et al.*, 1994; Beccaloni y Gaston, 1995; Hill *et al.*, 1995; Hamer *et al.*, 1997). Además, las mariposas con su historia de vida de tipo holometábolo se exponen a una amplia gama de influencias ambientales. Son altamente sensibles a cambios en temperatura, humedad y niveles de luz, parámetros que son típicamente afectados con el disturbio del hábitat (Sparrow *et al.*, 1994).

1.1. El conocimiento de los lepidópteros en el Neotrópico mexicano.

El grupo de las mariposas es uno de los grupos faunísticos mejor estudiados a lo largo de la historia bajo diversos enfoques, como son el taxonómico, el biogeográfico, el ecológico y el bioconservacionista, entre otros. El conocimiento de las superfamilias de los Lepidoptera desde 1758 hasta 1990 indica que la región Neotropical es la que exhibe un mayor número de especies, alcanzando 31.4% de las especies descritas (Heppner, 1991) y que de las 24 superfamilias presentes en esta región tan sólo tres agrupan 71% de dichas especies. Entre esas tres superfamilias se encuentran las llamadas mariposas diurnas (Papilionoidea *sensu* Heppner (1991)). Scoble (1995) confirmó a los Hesperoidea como superfamilia aparte, distinto a los conceptos de Kristensen (1975). Si sólo consideramos a las mariposas diurnas, también denominadas Rhopalocera (Scoble, 1995), el porcentaje para las especies presentes en la región Neotropical asciende a 42% (Lamas, 2000).

Cuadro 1. Características deseables para que un taxón se considere como indicador.

Característica	Factores logísticos	Factores ecológicos	Factores sociales
Altamente diversificados taxonómica y ecológicamente (muchas especies en cada localidad o sistema).		X	
Especies con alta fidelidad ecológica.		X	
Relativamente sedentarias.		X	
Especies con endemismo estrecho o si es amplio, bien diferenciadas (local o regionalmente).		X	
Taxonómicamente bien conocidas, fáciles de identificar.	X		
Bien estudiadas (genética, conductual, bioquímica, ecológica y biogeográficamente).	X	X	
Abundantes, no furtivas, fáciles de encontrar en el campo. Diferenciables de las especies cosmopolitas.	X		
Fluctuaciones frenadas, (siempre presentes). Capaces de proporcionar evaluaciones continuas sobre un amplio espectro de perturbación.		X	
Se obtienen fácilmente grandes muestras de especies y variedades.	X		
Funcionalmente importante en el ecosistema.		X	
Responde a disturbios de manera predecible, rápida, sensible y analizable.		X	
Fuertemente relacionadas con indicadores de otras especies y con recursos específicos.		X	
Los estudios son facilitados por observaciones sencillas, de tal manera que estudiantes y no profesionistas pueden ser capacitados rápidamente para colaborar.	X		
El taxón presenta un área de distribución geográfica amplia y en gran número de hábitats de tal forma que se pueden tener diseños experimentales y comparaciones.	X		
Los patrones observados en el indicador son reflejados por otros taxones relacionados y no relacionados.		X	
El taxón incluye especies con importancia económica potencial, de modo que políticos y científicos del tercer mundo, donde la ciencia pura o básica no es apoyada, se pueden convencer de la importancia de dedicarle recursos económicos y humanos.	X		X
Capaces de diferenciar entre ciclos o tendencias naturales y aquellos inducidos por perturbaciones antropogénicas.		X	
Fáciles y económicos de medir, recolectar, probar y/o calcular.	X		
Reconocida importancia para la agricultura, el ambiente y la conservación.			X

La historia del estudio de la lepidopterología en México ha sido tratada de manera directa o indirecta en diversos trabajos (de la Maza, 1976; Lamas, 1981, 1986, 1992; 2000; Beutelspacher, 1989; Luis-Martínez y Llorente-Bousquets, 1990; Llorente-Bousquets *et al.*, 1993; Llorente-Bousquets *et al.*, 1996; Luis-Martínez *et al.*, 2000; Michán *et al.*, 2004). Llorente-Bousquets *et al.* (1993) sintetizaron la historia del conocimiento científico de las mariposas de México en siete etapas. Las más significativas por su aportación a la lepidopterofauna mexicana se extienden desde finales del Siglo XVIII hasta mediados del Siglo XX. Las obras de Godman y Salvin (1869-1901), Seitz (1906-1924) y Hoffmann (1940, 1941) intituladas “*Biologia Centrali-Americana*”, “*Die Gross-Schmetterlinge der Erde*” y el “Catálogo Sistemático y Zoogeográfico de los Lepidópteros Mexicanos”, respectivamente, son las que sientan las bases para los estudios que se desarrollaron durante la segunda mitad del Siglo XX.

Para México se reconocen 1816 especies de mariposas diurnas (Rhopalocera), que corresponden a 13.1% de las especies del mundo (Llorente-Bousquets *et al.*, 1996). Se ubica como el segundo país en América Latina en cuanto al número de colecciones (3) y especialistas (>5) después de Brasil (>6 colecciones y >6 especialistas) y seguido por Colombia y Costa Rica (Lamas, 2000).

Las áreas geográficas mejor estudiadas corresponden a las que se encuentran en las rutas de las vías de comunicación que existían a finales del siglo XVIII, es decir, del puerto de Veracruz a la ciudad de México y de ésta al puerto de Acapulco. Desde entonces fueron sitios de interés y se continuó su estudio por los especialistas que recorrieron el país desde la segunda mitad del Siglo XX. Otras áreas estudiadas fueron elegidas por su riqueza y probables endemismos (Luis-Martínez *et al.*, 2000). Es así como se inician o continúan estudios en estados del sureste del país: Veracruz (Raguso y Llorente-Bousquets, 1997;

Luis-Martínez *et al.*, 1995); Oaxaca (Luis-Martínez *et al.*, 1991); Chiapas (De la Maza y De la Maza 1985a, b; De la Maza y De la Maza, 1993); Quintana Roo (De la Maza y Gutiérrez, 1992), en la vertiente del Pacífico: Guerrero (Vargas-Fernández *et al.*, 1992); Jalisco (Vargas-Fernández *et al.*, 1996b); Michoacán (Balcázar, 1988); Colima (Warren *et al.*, 1998) y en el norte del país: Baja California y Baja California Sur (Brown *et al.*, 1992). El conocimiento de las mariposas de México es muy heterogéneo debido a la condición de vías de acceso a distintos sitios y a la búsqueda dirigida de lugares con alta riqueza y endemismos, por lo que aún existen regiones por estudiar (Luis-Martínez *et al.*, 2000).

Para el estado de Campeche no existe estudio sistemático alguno referente a su lepidopterofauna. El registro más antiguo corresponde a *Eurema दौरा eugenia* citado por Felder (1869). En la obra “*Biologia Centrali Americana*”, Godman y Salvin (1869-1901) únicamente citan dos especies, la mencionada por Felder y la especie *Anaea troglodyta aidea*. De las 22 citas bibliográficas donde se registra alguna especie presente en el estado de Campeche, sólo 15 incluyen nuevos registros de especies para el estado (Felder, 1869; Godman y Salvin, 1869-1901; Field, 1939; Hoffmann 1940, 1941; Johnson y Comstock, 1941; Forbes, 1943; Bell y Comstock, 1948; Comstock y Brown, 1950; Freeman, 1967; Welling, 1973; Jenkins, 1983, 1984, 1990; Beutelspacher y Howe, 1984; Kendall y McGuire, 1984; De la Maza y Turrent, 1985; De la Maza, 1987; Balcázar, 1988; Beutelspacher, 1991; Vargas *et al.*, 1996a y Llorente-Bousquets *et al.*, 1997). De éstos, los estudios más importantes son los de Field (1939), quien citó 20 especies de Papilionoidea, y los de Hoffmann (1940, 1941), quien citó 39 especies de Papilionoidea y 15 de Hesperiiidae. En la literatura se registran 74 especies de mariposas diurnas para el estado de Campeche.

Al consultar la base de datos del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, la cual incluye la información de ejemplares de México depositados en más de 15 museos y colecciones de México y el mundo, encontramos siete colecciones en donde existen registros de 162 especies con sitios de recolecta dentro de territorio campechano (AMNH = American Museum of Natural History (Nueva York, NY), USNM = United States National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (Washington, D. C.), SDNHM = San Diego Natural History Museum (San Diego, CA), Nevada = Nevada Natural History Museum (Las Vegas, NV), CNIN = Colección Nacional de Insectos (México, D. F.), CAS = California Academy of Science (San Francisco, CA) AME = Allyn Museum of Entomology, Florida Museum of Natural History (Sarasota, FL) y MZFC = Museo “Alfonso L. Herrera”, Fac. Ciencias, UNAM (México, D. F.)). A partir de dichos registros y los publicados en la literatura, se obtiene un total de 164 especies de mariposas recolectadas en el estado de Campeche, previamente a este trabajo. En particular para la región de Calakmul, se tenían antecedentes de 47 especies, 10 provenientes de la revisión bibliográfica y 37 especies a partir de ejemplares depositados en diferentes colecciones.

1.2. El uso de las especies de mariposas como indicadores biológicos en México

En México los estudios que se han hecho con mariposas como indicadoras son sólo dos: Raguso y Llorente-Bousquets (1991) y De la Maza y Soberón (1998), por lo que este enfoque es novedoso. Para ropalóceros de México se han registrado más de 2297 citas bibliográficas, en donde se abarcan diversos temas como son ecología, etología, ciclos de vida y otros (Gutiérrez, 1999). Este acervo bibliográfico, junto con un gran número de especímenes en colecciones nacionales y extranjeras, permite tener respaldo para la

interpretación de estudios en los que se utilizan mariposas diurnas como indicadores biológicos. Las mariposas nocturnas no cuentan con un panorama tan alentador, y de hecho no son recomendadas para utilizarse como indicadoras, ya que en general el conocimiento de sus historias de vida es incompleto o desconocido (Brown, 1991). Además, no son fácilmente observables en la naturaleza. Sin embargo, para las mariposas nocturnas de la familia Sphingidae ya se ha demostrado que son representativas de condiciones climáticas particulares (León-Cortés, 2000).

Dada la importancia de estudiar el efecto de la erosión de la biodiversidad en los procesos que mantienen a los ecosistemas, y considerando la escasez de trabajos sobre especies indicadoras del efecto del disturbio en ambientes neotropicales, el presente trabajo tiene como objetivo general hacer un análisis de la lepidopterofauna (Papilionoidea y Hesperioidea) de la región de Calakmul para seleccionar, con ‘rigor ecológico’, especies de mariposas que puedan considerarse indicadoras de distintos grados de perturbación o conservación de los ecosistemas dominantes de la región de Calakmul. Las condiciones particulares de esta región originaron una pregunta central: en un ambiente con alta heterogeneidad ambiental, como se presenta en Calakmul, y en donde dicha heterogeneidad se presenta muy imbricada, ¿es posible el uso de mariposas como indicadoras de disturbio? Si la respuesta es afirmativa, ¿se puede proponer un grupo de especie en particular que permitan reconocer ambientes alterados en una matriz de ambientes conservados y viceversa? Para responder estas preguntas, se plantearon los siguientes objetivos particulares:

1. Ampliar la información de la distribución de las mariposas del sureste mexicano, con datos de un área no estudiada anteriormente: región de Calakmul (capítulo 3a).

2. Establecer las bases del monitoreo de la diversidad de mariposas de las selvas de la Península de Yucatán, comparando la eficiencia de distintas técnicas de muestreo (trampa vs red con recorridos de transecto o búsquedas dirigidas) (capítulo 3b).
3. Conocer la fenología de la lepidopteroфаuna para determinar los periodos óptimos del año para realizar el muestreo, así como el efecto de la variación estacional en la diversidad (capítulo 3c).
4. Determinar las especies que pueden utilizarse como indicadoras de disturbio en las selvas de la región de Calakmul (capítulo 3d).
5. Conocer la intensidad del esfuerzo de recolecta requerido para detectar las especies indicadoras seleccionadas, con el propósito de optimizar el monitoreo (capítulo IV).

II. MÉTODOS

2.1. Área de estudio.

La Reserva de la Biosfera de Calakmul (RBC) fue decretada en 1989. Se encuentra en el estado de Campeche (México), y ocupa un área de 723,186 ha. Posee una ubicación estratégica en el sistema de áreas protegidas de la región, lo que permite el enlace entre las zonas protegidas del sureste de Chiapas, de El Petén en Guatemala y de otras áreas protegidas de la Península de Yucatán (Galindo-Leal, 1997). Se localiza en la Meseta de Zoh-Laguna, con una altitud de entre 100-300 m snm (Fig. 1). El clima de la Reserva es cálido subhúmedo; la precipitación anual es de 600-1200 mm y el promedio de temperatura es de 24.6 °C. La estación de lluvias va de junio a octubre (INEGI, 1996). Dentro de la RBC se encuentran siete tipos de vegetación: selva alta subperennifolia, selva mediana subperennifolia, selva mediana subcaducifolia, sabana, selva baja subperennifolia, selva

baja subcaducifolia y selva baja subcaducifolia inundable (Martínez y Galindo-Leal, 2002), siendo la selva mediana subperennifolia y la selva baja subcaducifolia las que presentan mayor cobertura de la superficie dentro de la RBC.

La Reserva está prácticamente dividida en una porción norte y una sur que se unen por una faja angosta, la que a su vez es cruzada por la carretera Escárcega-Chetumal. La reserva se encuentra rodeada por más de 22 ejidos que colindan con ella.

2.2. Diseño de muestreo

Para el monitoreo se eligieron los tipos de vegetación más representativos de la región: la selva mediana subperennifolia (SMS) y la selva baja subcaducifolia (SBS); para el inventario, además se muestreó en selva alta subperennifolia (SAS) y selva baja inundable con tasistales (SBI). En SMS y SBS se muestrearon tres condiciones: selva primaria y dos estados sucesionales (perturbación hace menos de 10 años y perturbación hace más de 10 años). En cada condición se muestrearon réplicas, de modo que se obtuvo un total de 18 transectos para el primer año y 12 para el segundo y para el tercer año (Cuadro 1). Con ayuda de un experto, el botánico Esteban Martínez, se establecieron los sitios donde se ubicaron los transectos representativos de cada subtipo de vegetación y de cada estado sucesional. Cada transecto tuvo una longitud de 500 m.

Cuadro 1. Número de transectos en cada tipo de vegetación por año.

Tipo de vegetación	Primaria			Acahual < 10 años			Acahual >10 años		
	1997	1998	1999	1997	1998	1999	1997	1998	1999
Selva mediana	3	2	2	3	2	2	3	2	2
Selva baja	3	2	2	3	2	2	3	2	2
Total	6	4	4	6	4	4	6	4	4

Los sitios de muestreo están localizados dentro de la RBC y en cinco ejidos colindantes (Cristóbal Colón, Dos Naciones, Narciso Mendoza, Nuevo Becal y Zoh-Laguna); éstos se agruparon en once zonas que se distribuyen en la parte norte y sur de la Reserva (Cuadro 2, Fig. 1).

En el primer año el muestreo fue estacional, con cuatro muestras por temporada en cada localidad. Para el segundo año, con base en los resultados del primer año, se seleccionaron los meses de mayor abundancia de especies (de junio a noviembre) y para el tercer año, con fines de obtener un registro completo de su fenología, se hizo de manera mensual para todas las localidades durante un día por localidad por mes.

2.3. Técnicas de muestreo.

2.3.1. Inventario. Las recolectas se hicieron recorriendo caminos abiertos y los transectos establecidos para el monitoreo. Se utilizaron redes entomológicas aéreas y se colocaron trampas Van Someren-Rydon con fermento de plátano macho (*Musa paradisiaca*), piña (*Ananas comosus*) y cerveza. El horario de muestreo generalmente inició a las 07:30 y duró hasta las 17:00 h; este horario se cubrió por tres o cuatro personas, disminuyendo el esfuerzo durante las horas de muestreo orientado al monitoreo; éste fue realizado por dos personas, de tal forma que una o dos personas muestrearon, para el inventario, durante todo el periodo de tiempo establecido. Se tomaron datos de sitio de recolecta, recolector, fecha, hora y hábitat. Los especímenes se guardaron en bolsas de papel glacinne y algunos se montaron en el laboratorio siguiendo las técnicas de preparación y rotulación específicas (Howe, 1975; Llorente-Bousquets *et al.*, 1990). El ordenamiento filogenético y la nomenclatura utilizada se hizo de acuerdo con las últimas

revisiones publicadas de los subtaxones de Papilionoidea (*v.gr.* Kristensen; 1975; Scott, 1986) y también se siguió a Lamas (2004).

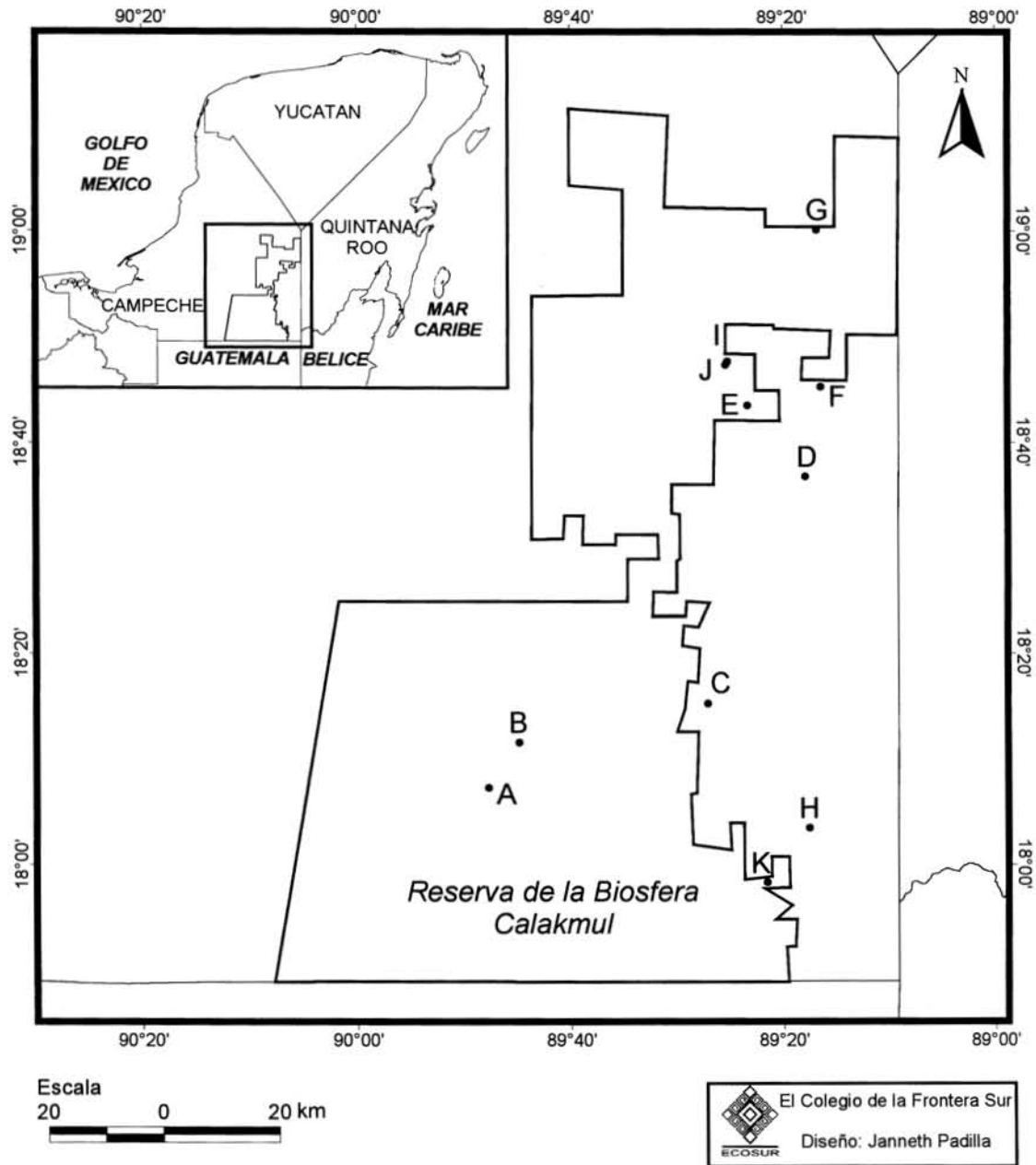


Figura 1. Localización de la Reserva de la Biosfera de Calakmul. Se indican las zonas de muestreo seleccionadas para el monitoreo y el inventario (A = Zona Arqueológica de Calakmul, B = Carretera a la Zona Arqueológica de Calakmul, C = Ejido Narciso Mendoza, D = Nuevo Becal, E = Entrada a El Papagayo, F = Brecha a Flores Magón, G = Norte de la Mancolona, H = Ejido Plan de Ayala, I = Oeste del Ejido de El Refugio-McI, J = Oeste del Ejido de El Refugio-BcI y K = Dos Naciones). Ver Cuadro 2 para caracterización ecológica de cada sitio.

Cuadro 2. Relación del subtipo de vegetación y de los transectos para cada zona.

Zona	Localidad	Transecto	Vegetación
SUR			
A	Zona Arqueológica de Calakmul	Mc1	Selva mediana subperennifolia primaria
A	Reserva de la Biosfera de Calakmul	Bc2	Selva baja subcaducifolia primaria
A	Reserva de la Biosfera de Calakmul	Bc4	Selva baja subcaducifolia primaria
B	Carretera a la Zona Arq. Calakmul	Mc3	Selva mediana subperennifolia primaria
B	Carretera a la Zona Arq. Calakmul	Mc5	Selva mediana subperennifolia primaria
B	Carretera a la Zona Arq. Calakmul	Bc5	Selva baja subcaducifolia primaria
C	Ejido Narciso Mendoza	Ba1	Selva baja subcaducifolia sec. <10 años (acahual)
C	Ejido Narciso Mendoza	Ba4	Selva baja subcaducifolia sec. <10 años (acahual)
C	Ejido Narciso Mendoza	Ba6	Selva baja subcaducifolia sec. <10 años (acahual)
H	Ejido Plan de Ayala	Ninguno	Selva alta subperennifolia
K	Dos Naciones	Ninguno	Selva alta subperennifolia
NORTE			
D	Nuevo Becal	Mb1	Selva mediana subperennifolia sec. >10 años (acahual)
D	Nuevo Becal	Mb3	Selva mediana subperennifolia sec. >10 años (acahual)
D	Nuevo Becal	Mb6	Selva mediana subperennifolia sec. >10 años (acahual)
E	Entrada a “El Papagayo”	Bb1	Selva baja subcaducifolia sec. >10 años (acahual)
E	Entrada a “El Papagayo”	Bb3	Selva baja subcaducifolia sec. >10 años (acahual)
E	Entrada a “El Papagayo”	Bb5	Selva baja subcaducifolia sec. >10 años (acahual)
F	Brecha a Flores Magón	Ma1	Selva mediana subperennifolia sec. <10 años (acahual)
F	Brecha a Flores Magón	Ma4	Selva mediana subperennifolia sec. <10 años (acahual)
F	Brecha a Flores Magón	Ma5	Selva mediana subperennifolia sec. <10 años (acahual)
G	Norte de la Mancolona	Ninguno	Selva baja inundable con tasistales
I	Oeste del Ejido “El Refugio”	McI	Selva mediana subperennifolia
J	Oeste del Ejido “El Refugio”	BcJ	Selva baja subcaducifolia

Las determinaciones se hicieron con la ayuda de libros y claves ilustradas (Howe, 1975; Jenkins, 1983, 1984; De la Maza, 1987, DeVries, 1987). Para los especímenes de difícil determinación se contó con la ayuda de Jorge Llorente Bousquets, Armando Luis Martínez, ambos del MZFC, de Andrew D. Warren y de George Austin, este último del Museo de Historia Natural de Nevada, EUA.

Los datos de cada ejemplar se capturaron en el Banco de Datos de la Colección Lepidopterológica del Museo de Zoología de ECOSUR/Chetumal y los ejemplares se depositaron en la misma colección (registro del INE: QNR.IN.018.0497). También se depositaron duplicados en la colección del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias, UNAM (MZFC).

2.3.2. Monitoreo. Se emplearon dos técnicas complementarias: trampas Van Someren-Rydon y censos visuales (con redes entomológicas) (Sparrow *et al.*, 1994). En cada transecto se colocaron las trampas cada 50 m alternando el lado izquierdo con el lado derecho hasta completar diez trampas por transecto. Las trampas se colgaron a una altura de entre 1.5 y 3 m del suelo y en ellas se colocó fermento de plátano macho, piña y cerveza.

Cada transecto se muestreó en diferentes horarios para cada año con la finalidad de compararlos y elegir el más adecuado según las especies seleccionadas como indicadoras (Cuadro 3). El personal de campo o recolectores se rotaron por día para evitar sesgos y cada uno llevó una ‘guía rústica’, que consiste en alas enmicadas de las especies que son difíciles de determinar. Cada recolector permaneció en cada trampa durante 10 min, registrando las especies encontradas dentro de la trampa y las que se observaron por método visual.

Los datos se anotaron en hojas de registro diseñadas específicamente para este muestreo (Fig. 2). Los ejemplares determinados se liberaron y los que no se pudieron

determinar se recolectaron en bolsas de papel glacinne para su determinación posterior en el laboratorio.

2.4. Análisis de datos

La información recabada en los formatos de datos de campo del monitoreo fue capturada en hojas de cálculo con el programa EXCEL. Los datos obtenidos a través de los ejemplares recolectados fueron capturados en el catálogo escrito y en la base de datos de la Colección Lepidopterológica del Museo de Zoología de ECOSUR, que se maneja con el programa ACCESS. A partir de dichas bases de datos se generaron diversas matrices dependiendo del tipo de análisis a realizar. Para los detalles véase el análisis de datos correspondiente a cada manuscrito de los resultados. También el uso de paquetes estadísticos o de ‘software’ se especifica en cada uno de dichos capítulos.

Cuadro 3. Horario establecido para el muestreo de monitoreo durante cada año y temporadas en las que se realizó.

Año	1997	1998	1999
Horario	10:00 a 12:00 16:00 a 18:00	10:00 a 12:00 16:00 a 18:00	15:00 a 17:00
Días empleados	4 días por zona	10 días por zona	Un día por zona
Zonas muestreadas	Tres zonas por salida	Una zona cada salida	Todas las zonas por salida
Temporada del muestreo	Ocho salidas repartidas a lo largo del año (estacional).	Seis salidas de agosto a enero de 1999 (Lluvias y Nortes)	Una salida durante cada mes del año (de febrero de 1999 a enero de 2000).

MARIPOSAS						
Zona:						
Transecto:		Fecha:		Condición climática:		
Hora de inicio:			Observador			
:						
Hora de término						
:						
Trampa	Especie	Registro V o T	Número de Catálogo	Hora	Actividad	Comentarios Estado del tiempo.

Figura 2. Formato para la captura de datos de campo de monitoreo de mariposas.

III. RESULTADOS

Se obtuvieron 21,726 ejemplares como resultado de los muestreos para el inventario y monitoreo de las mariposas de Calakmul. Los ejemplares se depositaron en la Colección de Mariposas del Museo de Zoología ECOSUR, unidad Chetumal y en la Colección de Mariposas del Museo “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Con los datos del monitoreo se formaron tres bases de datos en Excel, una por año. En la base de 1997 se capturaron 12,083 registros de mariposas; para 1998 fueron 31,156 registros y para 1999 existen 9,206. El análisis de esta información dio origen a cuatro manuscritos que integran esta tesis, siguiendo una secuencia lógica en función de los objetivos planteados. El formato utilizado para cada capítulo de resultados obedece a los requerimientos editoriales de las revistas a las que se sometió o se enviará el artículo en cuestión.

3a. Pozo, C., A. Luis-Martínez, S. Uc-Tescum, N. Salas-Suárez y A. Maya-Martínez. 2003. Butterflies of Calakmul, Campeche, Mexico. *The Southwestern Naturalist*. 48 (4): 505-525

BUTTERFLIES (PAPILIONOIDEA AND HESPERIOIDEA) OF CALAKMUL,
CAMPECHE, MÉXICO

CARMEN POZO,* ARMANDO LUIS MARTINEZ, SANTIAGO UC TESCUM, NOEMÍ SALAS SUÁREZ,
AND AIXCIEL MAYA MARTINEZ

Museo de Zoología-ECOSUP, El Colegio de la Frontera Sur, A.P. 424, C.P. 77000, Chetumal, Q. Roo, México
(CP, SLT, NSS, AMM)

Museo de Zoología "Alfonso I. Herrera," Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México,
(Ciudad Universitaria, A.P. 70-399, C.P. 04510, México, D. F. (A.L.M.)

*Correspondent: cpozo@ecosup-qroo.mx

ABSTRACT—We collected 428 species of diurnal butterflies (Rhopalocera) during 250 days of observations from March 1997 through January 2000 in the region of Calakmul, Campeche, Mexico. We present a list of 428 species recorded for Calakmul. This is the first reported list of butterflies for the state of Campeche, and it includes 290 new records for the state, 374 new records for Calakmul, and 1 new record for Mexico. *Monca telata*. Museum records were found for 5 additional species: *Caria melino*, *Cissia lebe*, *Trochus echion*, *Emesis lupina lupina*, and *Calephelis azteca*. The accumulation curve of species estimates that 457 species should be present in Calakmul, which suggests the list presented is 93% complete. We found that medium, tropical, semi-evergreen forest is the richest (371 species); more than a quarter of the butterflies of the Calakmul region were found exclusively in this forest. We also found the southern area slightly more abundant in species (82%) than the northern area (79%). Additionally, a comparison was made of the list generated for Campeche to lists from previous studies for Quintana Roo, Tikal-Guatemala National Park, and Belize. The comparison shows that 70%, 58%, and 54% of the butterfly species in Calakmul also are found in Tikal, Quintana Roo, and Belize, respectively.

RESUMEN—Recolectamos 428 especies de mariposas diurnas (Rhopalocera) de la región de Calakmul, en el estado de Campeche, México, desde marzo de 1997 a enero del 2000 completando 250 días de muestreo. Se presenta una lista de 428 especies registradas para Calakmul. Esta es la primera lista reportada de mariposas para el estado de Campeche y en ella se presentan 290 nuevos registros para este estado, 374 nuevos registros para la región de Calakmul y un nuevo registro para México: *Monca telata*. Cinco especies más fueron encontradas en ejemplares de museos: *Caria melino*, *Cissia lebe*, *Trochus echion*, *Emesis lupina lupina* y *Calephelis azteca*. Se presenta una curva de acumulación de especies con un número teórico de especies esperadas de 457. De acuerdo con este cálculo, la lista presentada está completa en un 93%. Encontramos que la selva tropical, mediana subperennifolia es mayor en riqueza específica (371), incluso más de un cuarto de las especies reportadas aquí para Calakmul se encontró exclusivamente en este tipo de vegetación. También encontramos que el sur es ligeramente más rico en especies (82%) que la región del norte de Calakmul (79%). Adicionalmente, se hizo una comparación con listas de especies encontradas en el estado de Quintana Roo, en el Parque Nacional Tikal-Guatemala y en Belice, donde se muestra que el 70%, 58% y 54% de las especies de Calakmul se comparten con Tikal, Quintana Roo y Belice, respectivamente.

The Calakmul Biosphere Reserve (CBR) was designated in 1989 to protect both biological and cultural heritage. With 723,185 ha, CBR is the largest protected tropical forest in Mexico. The area also includes extensive Mayan archaeological sites. After the collapse of the Mayan culture, the area was sparsely occupied. It

was not until 1940 that the logging of mahogany (*Swietenia macrophylla*) and cedar (*Cedrela odorata*) led to the settlement of Zoh-Laguna, which is located in the center of the region. From 1960 to the present, the area has become accessible by road and many settlements have started as a consequence of the government

strategy to encourage land settlement of the area (Weber, 1999). The settlements are in and around CBR, and the predominant economic activities for this region are agriculture and forestry. Preliminary results indicate that the Biosphere Reserve supports significant biological diversity. The area is comprised of 7 tropical ecosystems, representing a diverse fauna of vertebrates (Aranda, 1991; Smith et al., 2001; Calderon et al., 2003), invertebrates (Pozo y Cedeño-Vázquez, 1998), and plants (Martínez et al., 2001). The growth of the human community and the need for more usable land has produced a mosaic landscape of primary forest, second-growth forest, and agricultural fields (Martínez and Galindo-Leal, 2002).

There are no works reporting organized inventories of butterflies in Campeche. The study on Mexican butterflies by Godman and Salvin (1879–1901) cited only 2 species of butterflies for Campeche: *Eurema daira eugenia* and *Anaea troglodyta aidea*. *Eurema daira eugenia* had also been previously cited by Felder (1869). Of the few works that report species for Campeche, the most important works are those by Field (1939), who reported 20 species of Papilionoidea, and Hoffmann (1940, 1941), who reported 39 species of Papilionoidea and 15 of Hesperidae. This study represents the first organized inventory of butterflies for Campeche. The purpose of our investigation was to monitor amphibians, reptiles, and butterflies of the Calakmul area. In this paper, we present the butterfly inventory.

METHODS—Study Area—The Calakmul region (19°15' to 17°50'N, 90°20' to 89°00'W) is located in Mexico in the southern part of the Yucatan Peninsula, which extends from the Gulf of Honduras to the Términos Lagoon (Miranda, 1958). Calakmul is in the state of Campeche and borders the El Peten area of Guatemala (Fig. 1). This region is characterized by a flat lowland landscape with no important terrain elevations (100 to 250 m). Soils are shallow and calcareous and overlie a limestone platform (Stedman-Edwards, 2000). Precipitation is highly seasonal. A rainy season extends from June to November and a dry season from December to May. Annual precipitation varies from an average of 550 mm to 1,634 mm, producing dry and wet years. Although flooding occurs during the rainy season, once the rain stops, little water remains on the surface (Galindo-Leal, 2001). The mean annual temperature is 24.6°C.

The forest in this region is transitional between

the dryer scrub forest of the north of the Yucatan Peninsula to the humid tropical forest of the south in El Peten, Guatemala (Stedman-Edwards, 2000). The CBR has 50% medium tropical semi-evergreen forest, 35% low tropical semi-evergreen forest, and 5% high tropical evergreen forest, with the remainder of the habitats as grasslands and wetlands (INE y CONABIO, 1995; García-Gil et al., 2001). In the high tropical evergreen forest (H), located south of the CBR, the canopy can be higher than 25 m and some trees reach 40 m. The trees that dominate this forest belong to the family Sapotaceae. The most common species are *Manihara zapota*, *M. chicle*, *Pouteria zapota*, *P. amygdalina*, *P. campechiana*, and *P. reticulata* (Galindo-Leal, 2001). In the medium tropical semi-evergreen forest (M), the canopy reaches 15 to 25 m, and 25 to 50% of these trees are deciduous. The commonest species are *Brosimum alicastrum*, *M. zapota*, and *Pouteria reticulata*. In some areas, trees lose almost 75% of their leaves. In this case, the most common species are *Guaiaacum sanctum*, *Esenbeckia* (Rutaceae), *Bucarea pliabilis*, and *Thouinia paucidentata*. In the low tropical semi-evergreen forest (L), the canopy never reaches more than 15 m, and 75% of these trees are deciduous. This forest is dominated by *T. paucidentata*, *B. pliabilis*, *G. sanctum*, *Lonchocarpus yucatanensis*, *Bursera simaruba*, *Haenatoxylum campechianum*, *Ceiba schottii*, *Pseudobombax ellipticum*, and *Maytenus schippi*.

Literature and Collections—We consulted the computerized database at the Museum of Zoology, Facultad de Ciencias (MZFC) at the Universidad Nacional Autónoma de México. The database includes data from Mexican butterfly specimens examined in foreign and Mexican museums and collections, as well as data from the literature.

Sampling Protocol—The inventory effort began in March 1997 and ended in January 2000, with a total of 250 days in the field. This is part of a larger study in which we conducted standardized surveys for long-term monitoring in both disturbed and protected habitats with a sampling protocol similar to Austin et al. (1996) in Tikal National Park, Guatemala. We chose 6 localities within or near the northern portion of the CBR and 5 more within or near of southern portion (Fig. 1). To attract some species, we used 35 Van Someren-Rydon traps (Rydon, 1964) baited with banana, pineapple, and beer. We also used hand nets and visual identification when possible. During the first year, we collected in the wet and dry season, the second year we collected only during the wet season, and the third year we visited the localities on a monthly basis. Of all the individuals captured, about 30% were collected and placed in glassine bags labeled with date, collector, locality, and vegetation type. For specimens with difficult identification, we were advised by J. Llorente-Bousquets from MZFC, A. D. Warren from Oregon State

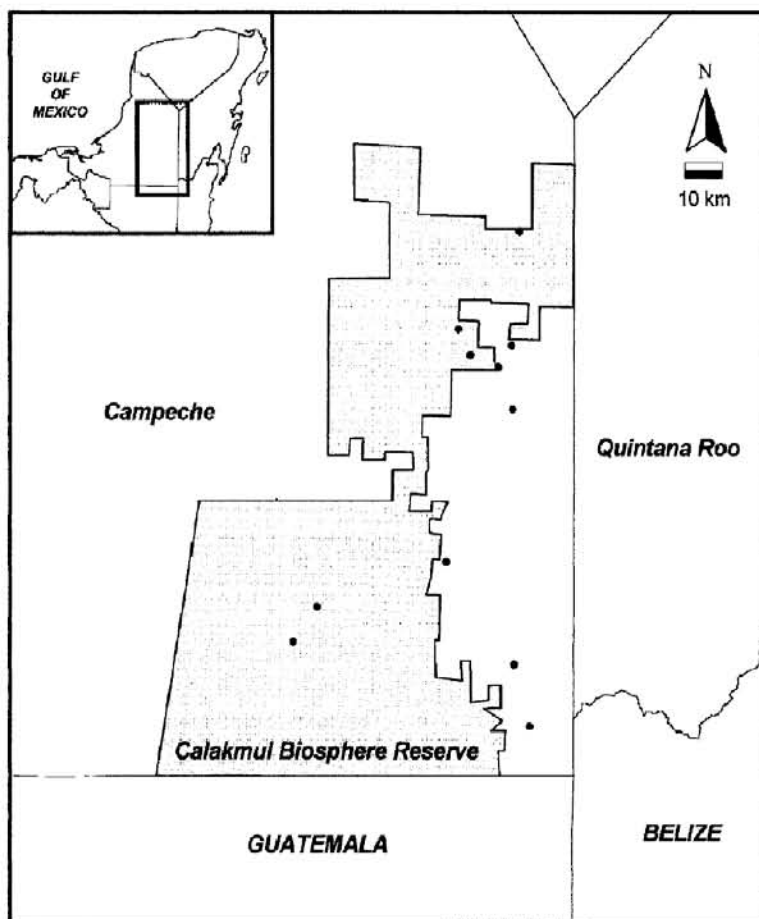


FIG. 1.—Map of the Calakmul Biosphere Reserve, México. Study sites indicated by a black circle. Longest distance between northern sites and southern sites was 112.5 km.

University, and G. Austin from the Nevada Natural History Museum. Specimens are currently stored at the Museum of Zoology at El Colegio de la Frontera Sur-Chetumal, Mexico. Duplicate specimens are deposited at MZFC, Mexico.

Analysis.—We combined data from the literature, museum records, and the data we obtained in the field to construct a table in which we specified the new records for the Calakmul region, for the state

of Campeche, and for Mexico. We also reported the vegetation type and the area of distribution for each species we recorded. The species recorded 3 or fewer times in a year were considered rare, whereas common species were those recorded in at least 25% of the study sites and during 25% of the sampling days (Sparrow et al., 1994). Our species list follows the phylogenetic classification by Lamas et al. (pers. comm.). We checked the adequacy of our inventory

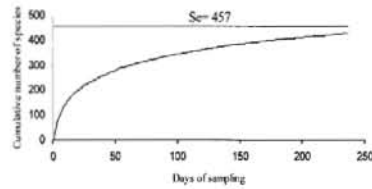


FIG. 2—Species cumulative curve for butterflies in all vegetation types surveyed in Calakmul Biosphere Reserve, México. Asymptote calculated by Clench method. Number of species expected (Se) for study area is 457.

by generating a species accumulation curve using the EstimateS 5 software (Colwell, 1997). We calculated the theoretical species number for this area using the method described by Clench (1979).

RESULTS—We recorded in the field a total of 65,385 individuals, representing 423 species of butterflies from southwestern Campeche, including 230 genera in 20 subfamilies and 5 families in the superfamilies Hesperioidea and Papilionoidea. Only 5 species were not collected, but were found in museums. These are *Caria mulino*, *Cissia labe*, *Tmolus echion*, *Emesis lupina lupina* (Colección Nacional de Insectos. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México CNIN), and *Calephelis azteca* (American Museum of Natural History). Of the 423 species collected, only 129 had been previously reported or collected for Campeche, and only 47 for the Calakmul region. We report 290 species in Campeche for the first time. For the Calakmul area, 374 species are new records. One species, *Monca telata*, is a new record for Mexico. The theoretical species number calculated for this area was 457 species (Fig. 2). We present a list of 428 species of butterflies from the Calakmul region (Appendix 1). The list includes 231 genera in 20 subfamilies.

We found the medium semi-evergreen tropical forest the richest (371 species), representing 88% of the total species recorded in the Calakmul area. We found 27% of the species in Calakmul only in the M forest (Fig. 3). In the H forest, we found 22% of the species. Six species (*Philaethria diatonica*, *Castilia ofella*, *Tigridia acasta* ssp., *Mechanitis menapis doryssus*, *Mechanitis polymnia lycidica*, and *Zizula cyna cyna*) are restricted to this forest type. The L forest

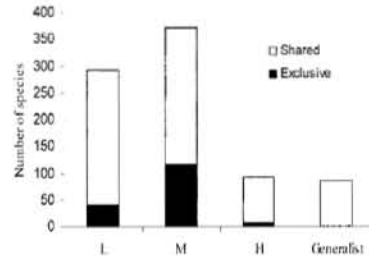


FIG. 3—Species richness of butterflies found in each type of vegetation in Calakmul Biosphere Reserve, México. Species shared among 3 forest types referred to as Generalist. L = low, tropical, semi-evergreen forest; M = medium, tropical, semi-evergreen forest; H = high, tropical, evergreen forest. See text for description of forest types.

shared 86% of species with the M forest. The majority of species restricted to 1 type of vegetation were Hesperidae (84 species) followed by lycaenid species (53 species). These were restricted to the L and M forest (Fig. 4).

About 60% of the species were distributed in the entire region. The remaining species were found exclusively in the south (21%) or the north (18%). The south had a slightly more abundant representation. When comparing our list with other studies for Quintana Roo, Tikal-Guatemala National Park, and Belize, we found that 70% of the butterflies listed for Calakmul can be also found in Tikal. The numbers of species shared with Quintana Roo and Belize are much less, with 58% and 54% shared, respectively (Table 1).

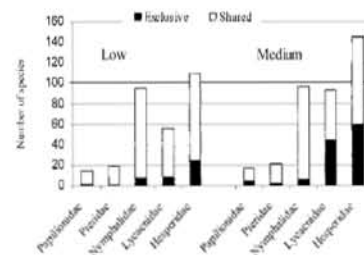


FIG. 4—Richness of butterfly species shared by and exclusive to the low, tropical, semi-evergreen forest and medium, tropical, semi-evergreen forest by family.

TABLE 1.—Distribution of species recorded from Calakmul (CAL; this study), contiguous state of Quintana Roo (QROO; de la Maza and Gutiérrez, 1992), country of Belize (BEL; Meerman, 1993, 1999), and the park of Tikal, Guatemala (TIKAL; Austin et al., 1996), showing percentages of Calakmul species unique to each region. Numbers in parentheses are the number of the species exclusively from Calakmul.

CAL total	CAL-TIKAL	CAL-QROO	CAL-BEL	CAL-QROO-BEL-TIKAL
428 (66)	298	249	230	158
100% (15%)	70%	58%	54%	37%

DISCUSSION—According to the theoretical species total ($SE = 457$) calculated for Calakmul, we sampled 93% of its total butterfly fauna. Based on these calculations, our list is almost a complete species list of this region; however, it is important to point out that the main study effort was made in 2 types of vegetation in the region: the L forest and M forest. There are some places in the south with patches of H forest, but these areas are difficult to reach in the rainy season. We think some of the species reported by Austin et al. (1996) for Tikal might also be found in these inaccessible H forest patches in southern Calakmul. If we are correct, this could increase our list of species to 665.

The proportion of the species shared between L and M forests is similar to the proportion of the tree species shared between those forests (Pérez-Salicrup, in press) in the Calakmul region (86% versus 82%, respectively). Also, the proportion of the species endemic to the L forest (9%) is the same for the tree species (Pérez-Salicrup, in press).

Fifteen percent of the fauna recorded in Calakmul has not been recorded in Quintana Roo, the border region of Belize, or the Tikal area in Guatemala. The species lists reported for Belize (Meerman, 1993, 1999) and Quintana Roo (de la Maza-Elvira and Gutiérrez, 1992) were obtained through a shorter time and with a different survey method. We believe that increasing the sampling effort at Quintana Roo likely would increase the number of species for Quintana Roo, thus increasing the

number of species shared between Calakmul and Quintana Roo. This is especially true for the southern part of Quintana Roo, where the landscape is similar to Calakmul. The case of Belize is different, because it has habitats not present in Calakmul. The study by Meerman (1999) included butterflies recorded in localities of the Maya Mountains. This is the richest area for butterfly species in Belize (Meerman, 1999), and it has a cloud forest that is not found in any other area of the Yucatan Peninsula.

Regarding the 5 species found in museums and not observed in our field work, we know that *Tmolus echiom*, found in the CNIN collection for the Calakmul region, was reported in abundance in Quintana Roo (de la Maza-Elvira and Gutiérrez, 1992), and it also is reported for Tikal (Austin et al., 1996) and Belize (Meerman, 1999). In Tikal, *T. echiom* is found in the L forest, the same kind of habitat that we surveyed in the region of Calakmul 35 km south of X-Pujil. We cannot explain why we did not find *T. echiom* in Calakmul. *Emesis lupina lupina* was reported for the north and center of Quintana Roo, and in Corozal and the Maya Mountains in Belize. The species *Caria melino* is rare in the southern part of Quintana Roo. *Cissia labe* and *Calephelis azteca* are only found in the Maya Mountains in Belize, making it likely that we would not find either of these 2 species in Calakmul (even considering a greater survey effort for Quintana Roo or Belize).

The species distribution among the 5 families is similar to those reported for Tikal Park by Austin et al. (1996): 4.2% of Papilionidae, 4.9% of Pieridae, 25.7% of Nymphalidae, 25% of Lycaenidae, and 40.2% of Hesperidae. These proportions are also similar to those reported by Llorente-Bousquets et al. (1996) for Mexico, but are somewhat different from those reported by Heppner (1991) for the Neotropical butterfly fauna. In our list, hesperiids and papilionids are over-represented. It is necessary to continue the systematic collection and documentation of the butterflies in all the states of Campeche and Quintana Roo, and also in the country of Belize.

We are grateful to the following people for their help in identifying certain species in the following groups, Hesperidae: A. Warren (Oregon State University); Theclinae: R. K. Robbins (USNM); and Ly-

caenidae: G. T. Austin (Nevada Natural History Museum). We thank A. T. Novelo for his highly professional and meticulous work in the field, and J. A. Padilla-Saldivar for the elaboration of the map. We also thank J. Llorente-Bousquets, M. Balcázar Lara, and C. Galindo Leal for their constructive comments on the manuscript and S. Kismann and J. J. Morrone Lupi for the English review. Funding for this study was provided by CONABIO (projects J112 and Q049), CONACyT (32002), Pronatura Península de Yucatán, The Nature Conservancy, and AICAS.

LITERATURE CITED

- ARANDA, M. 1991. Mamíferos de Calakmul. Reporte para PRONATURA, Península de Yucatán, A.C. México.
- AUSTIN, G. T., N. M. HADDAD, C. MÉNDEZ, T. D. SISK, D. D. MURPHY, A. E. LAUNER, AND P. R. EHRLICH. 1996. Annotated checklist of the butterflies of the Tikal National Park Area of Guatemala. *Tropical Lepidoptera* 7:21–37.
- BALCÁZAR, M. A. 1988. Fauna de mariposas de Pedernales, Municipio de Tacámbaro, Michoacán (Lepidoptera: Papilionoidea y Hesperioidea). Unpublished thesis, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Escuela de Biología, Morelia, Michoacán, México.
- BELL, E. L., AND W. P. COMSTOCK. 1948. A new genus and some new species and subspecies of American Hesperidae (Lepidoptera, Rhopalocera). *American Museum Novitates* 1379:1–23.
- BEUTELSPACHER, C. R. 1991. Estado taxonómico actual en México del complejo *Eurema daiva* (Lepidoptera: Pieridae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (Zoología)* 62:115–128.
- BEUTELSPACHER, C. R., AND W. H. HOWE. 1984. Mariposas de México. I. Introducción y generalidades. Superfamilia Papilionoidea. La Prensa Médica Mexicana, México.
- CALDERON, R., J. R. CEDENO-VAZQUEZ, AND C. POZO. 2003. New distributional records for amphibians and reptiles from Campeche on the Yucatán Peninsula, Mexico. *Herpetological Review* 34:269–272.
- CLENCH, H. K. 1979. How to make regional lists of butterflies: some thoughts. *Journal of the Lepidopterists' Society* 33:216–231.
- COLWELL, R. K. 1997. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples, version 5, user's guide and application. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- COMSTOCK, W. P., AND F. M. BROWN. 1950. Geographical variation and subspeciation in *Heliconius charitonius* Linnaeus (Lepidoptera, Nymphalidae). *American Museum Novitates* 1467:1–21.
- DE LA MAZA, R. 1987. Mariposas mexicanas. Guía para su colecta y determinación. Fondo de Cultura Económica, México.
- DE LA MAZA, R., AND R. TURRENT. 1985. Mexican Lepidoptera. Eurytelinae I. México. *Sociedad Mexicana de Lepidopterología* 4:1–144.
- DE LA MAZA-ÉLVIRA, R. G., AND D. GUTIÉRREZ. 1992. Rhopaloceros de Quintana Roo, su distribución, origen y evolución. *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología* 15:1–44.
- FELDER, R. 1869. Diagnosen neuer von dem k. k. Oberlieutenant H. v. Hedemann in México in den Jahren 1865–1867 gesammelter Lepidopteren. *Verhandlungen der Kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien* 19:465–580.
- FIELD, D. 1939. Distribution notes and comments upon a collection of Mexican Lepidoptera, part I: Rhopalocera. *University of Kansas Science Bulletin* 5:339–354.
- FORBES, T. M. 1943. Revisional notes on the Danaeae (supplement). *Journal of the New York Entomological Society* 51:295–303.
- FREEMAN, H. A. 1967. *Polyctor polyctor* (Prittwitz) in México (Hesperiidae). *Journal of Research on the Lepidoptera* 6:195–196.
- GALINDO-LEAL, C. 2001. Calakmul: seeing the forest through the trees. *Wildflower, North America's Magazine of Wild Flora* 17:28–31.
- GARCÍA-GIL, G., I. MARCH-MISUT, AND M. A. CASTILLO-SANTIAGO. 2001. Transformación de la vegetación por cambio de uso del suelo en la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche. *Investigaciones Geográficas. Boletín del Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México* 46:45–57.
- GODMAN, F. D., AND O. SALVIN. 1879–1901. *Biología Central-Americana. Zoología, Insecta, Lepidoptera, Rhopalocera*, volumes I, II, III. Taylor & Francis, London, United Kingdom.
- HEPNER, J. B. 1991. Faunal regions and the diversity of Lepidoptera. *Tropical Lepidoptera* 2(supplement 1):1–85.
- HOFFMANN, C. C. 1940. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los lepidópteros mexicanos. Primera parte: Papilionoidea. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 11:639–739.
- HOFFMANN, C. C. 1941. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los lepidópteros mexicanos. Segunda parte: Hesperioidea. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 12:237–294.
- JENKINS, D. W. 1983. Neotropical Nymphalidae I. Revision of *Hamadryas*. *Bulletin of the Allyn Museum* 81:1–146.
- JENKINS, D. W. 1984. Neotropical Nymphalidae II. Revision of *Myscelia*. *Bulletin of the Allyn Museum* 87:1–64.

- JENKINS, D. W. 1990. Neotropical Nymphalidae VIII. Revision of *Eunica*. Bulletin of the Allyn Museum 131:1–177.
- JOHNSON, F., AND W. P. COMSTOCK. 1941. *Anaea* of the Antilles and their continental relationships with descriptions of new species, subspecies and forms (Lepidoptera, Rhopalocera, Nymphalidae). Journal of the New York Entomological Society 49: 301–345.
- KENDALL, R. O., AND W. W. MCGUIRE. 1984. Some new and rare records of Lepidoptera found in Texas. Bulletin of the Allyn Museum 86:1–50.
- LLORENTE-BOUSQUETS, J., M. A. LUIS, I. VARGAS, AND J. SOBERÓN. 1996. Papilionoidea (Lepidoptera). In: Llorente-Bousquets, J., A. N. Garcia, and E. González, editors. Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento. Universidad Nacional Autónoma de México, México. Pp. 531–548.
- LLORENTE-BOUSQUETS, J., L. ONATE, M. A. LUIS, AND I. VARGAS. 1997. Papilionidae y Pieridae de México: distribución geográfica e ilustración. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Facultad de Ciencias (Universidad Nacional Autónoma de México), México.
- MARTÍNEZ, E., AND C. GALINDO-LEAL. 2002. La vegetación de Calakmul: descripción, composición y distribución. Boletín de la Sociedad Botánica de México 71:7–32.
- MARTÍNEZ, E., M. SOUSA, AND C. H. RAMOS-ÁLVAREZ. 2001. Listados Florísticos de México: XXII. Región de Calakmul, Campeche. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- MEERMAN, J. C. 1998. Checklist of the butterflies of the Shipstern Nature Reserve. Occasional Papers of the Belize Natural History Society 2:37–46.
- MEERMAN, J. C. 1999. Lepidoptera of Belice. Journal of Tropical Lepidoptera 10(supplement 1):1–32.
- MIRANDA, F. 1958. Estudios acerca de la vegetación. In: Beltrán, E., editor. Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México. Pp. 213–272.
- PÉREZ-SALICRUP, D. R. In press. Forest types and their implications. In: Turner, B. L., II, J. Geoghegan, and D. R. Foster, editors. Integrated land-change science and tropical deforestation in the southern Yucatán: final frontiers. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- POZO, C., AND R. CEDEÑO-VÁZQUEZ. 1998. Inventario y monitoreo de anfibios, reptiles y mariposas. In: Herrera-MacBryde, O., editor. Maya forest biodiversity workshop: inventoring and monitoring. Smithsonian Institution, Washington, D.C. Pp. 72–81.
- RYDON, A. 1964. Notes on the use of butterfly traps in East Africa. Journal of the Lepidopterists' Society 18:51–58.
- SMITH, A. L., J. SALGADO-ORTIZ, AND R. J. ROBERTSON. 2001. Distribution patterns of migrant and resident birds in successional forest of the Yucatan Peninsula, Mexico. Biotropica 33:153–170.
- SPARROW, H. R., T. D. SISK, P. R. EHRLICH, AND D. D. MURPHEY. 1994. Techniques and guidelines for monitoring Neotropical butterflies. Conservation Biology 8:800–809.
- STEDMAN-EDWARDS, P. 2000. México: Calakmul Biosphere Reserve. In: Wood, A., P. Stedman-Edwards, and J. Mang, editors. The root causes of biodiversity loss. Earthscan Publications, London, United Kingdom. Pp. 231–254.
- WEBER, M. 1999. Calakmul: una región, una reserva y un enorme reto. ECOfronteras Gaceta bimensual ECOSUR 8:12–28.
- WELLING, E. C. 1973. A massive migration of *Kricogonia* (Pieridae) in Campeche, México. Journal of the Lepidopterists' Society 27:154–155.

Submitted 14 December 2001. Accepted 16 December 2002.
Associate Editor was Steven Goldsmith.

APPENDIX 1—List of butterflies of Calakmul, the list includes 5 families, 4 of the superfamily Papilionoidea and 1 of the Hesperioidea. See text for description of vegetation types.

Taxon	New records ¹	Literature records ²	Museums ³	Vegetation type ⁴	Area ⁵
PAPILIONIDAE (18 species)					
<i>Battus philenor acacida</i> (Oberthür, 1879)	C			M	S/r
<i>Battus polydamas polydamas</i> (Linnaeus, 1758)	C			G	B
<i>Battus laodamas copanae</i> (Reakirt, 1863)	CK	4	AMNH	L-M	B
<i>Parides sesostris zestos</i> (Gary, [1853])	CK	4, 13		L-M	S
<i>Parides erithalion polyzelus</i> (C. Felder & R. Felder, 1865)	C			L-M	S
<i>Parides iphidamas iphidamas</i> (Fabricius, 1793)	CK		CNIN	G	B
<i>Protographium epidaus epidaus</i> (Doubleday, 1846)	CK	4, 13	AMNH	L-M	B
<i>Protographium philolaus philolaus</i> (Boisduval, 1836)	CK	13	AMNH, GNIN	L-M	B
<i>Protographium ageslaus neosilaus</i> (Hopffer, 1865)	CK	4, 13	AMNH	G	B
<i>Protosilaus macrosilaus penthesilaus</i> (C. Felder & R. Felder, 1865)	C			M	B
<i>Priamides rogeri</i> (Boisduval, 1836)	C			G	B
<i>Priamides anchisiades idaeus</i> (Fabricius, 1793)	C			L-M	S
<i>Troilides torquatus mazai</i> (Beutelspacher, 1977)	C			M	S/r
<i>Heracles thoas autoeles</i> (Rothschild & Jordan, 1906)	CK	3, 13	AMNH	G	B
<i>Heracles eresphontes</i> (Cramer, 1777)	CK	3, 13	AMNH	G	B
<i>Calais orysthion orysthion</i> (Boisduval, 1836)	C			L-M	B
<i>Calais astyaltus pallas</i> (Cray, [1853])	CK	4	AMNH	M	S/r
<i>Pterourus menatius victorinus</i> (Doubleday, 1844)	C			L	B
PIERIDAE (21 species)					
<i>Anteos doridae</i> (Godart, [1824])	C			G	B
<i>Anteos maerula</i> (Fabricius, 1775)	CK		CNIN	G	B/c
<i>Phoebis agarithe agarithe</i> (Boisduval, 1836)	CK	3	SDNHM, CNIN	G	B/c
<i>Phoebis argante</i> ssp.	CK	3, 21	USNM, CNIN	G	B
<i>Phoebis philea philea</i> (Linnaeus, 1763)	CK		AMNH, CNIN	G	B/c
<i>Phoebis sewnae marcellina</i> (Cramer, 1777)	CK	3	CNIN	G	B
<i>Rhabdodryas trite</i> ssp.	C			M	S/r
<i>Aphrissa statira statira</i> (Cramer, 1777)	CK	21	SDNHM, CNIN	L-M	B
<i>Abaeis nicippe</i> (Cramer, 1779)	CK		CNIN	L-M	B
<i>Pyrisitia dina westwoodi</i> (Boisduval, 1836)	CK	21	USNM, CNIN	L-M	B
<i>Pyrisitia lisa centralis</i> (Herrich-Schäffer, 1865)	CK	3	AMNH, CNIN	M	N/r

APPENDIX 1—Continued.

Taxon	New records ¹	Literature records ²	Museums ³	Vegetation type ⁴	Area ⁵
<i>Pyrisitia nise nephe</i> (R. Felder, 1869)			AMNH, Nevada, CNIN	G	B/c
<i>Pyrisitia proterpia proterpia</i> (Fabricius, 1775)	CK	3	CNIN	G	B
<i>Eurema albula celata</i> (R. Felder, 1869)	CK		AMNH	G	B
<i>Eurema arbela boisduvaliana</i> (C. Felder & R. Felder, 1865)	CK		CNIN	L-M	B
<i>Eurema daira eugenia</i> (Wallengren, 1860)	CK	1, 2, 20	CNIN	G	B
<i>Kricogonia lyside</i> (Godart, 1819)	CK	11, 21	AMNH, CNIN	G	B/c
<i>Glutophrissa drusilla tenuis</i> (Lamas, 1891)	CK		SDNHM	G	B/c
<i>Pieriballia viardi viardi</i> (Boisduval, 1836)		21	AMNH, CNIN	G	B/c
<i>Ascia monuste monuste</i> (Linnaeus, 1764)	CK	3	Nevada	G	B
<i>Ganyra josephina josepha</i> (Salvin & Godman, 1868)	CK	3, 21	AMNH, CNIN	L-M	B
NYMPHALIDAE (110 species)					
<i>Philaethria diatonica</i> (Fruhstorfer, 1912)	C			H	S/r
<i>Dione juno huascuma</i> (Reakirt, 1866)	C				B
<i>Agraulis vanillae incarnata</i> (Riley, 1926)	CK		AMNH, Nevada	G	B
<i>Dryadula phaetusa</i> (Linnaeus, 1758)	CK	3	AMNH	G	B
<i>Dryas iulia moderata</i> (Riley, 1926)	CK		USNM, AMNH	G	B/c
<i>Eueides aliphera gracilis</i> Stichel, 1903	CK		CNIN	G	B
<i>Eueides isabella eoa</i> (Fabricius, 1793)	CK		AMNH, CNIN	G	B
<i>Heliconius charitonia vazquezae</i> W. P. Comstock & F. M. Brown, 1950	CK	9	USNM, AMNH, CNIN	G	B/c
<i>Heliconius erato petiveranus</i> Doubleday, 1847			USNM, AMNH, CNIN	G	B/c
<i>Euploietia claudia dauvinsii</i> (Herbst, 1798)	CK		CNIN	L-M	B
<i>Euploietia hegesia hoffmanni</i> Stichel, 1958	C			G	B
<i>Anartia amathia fatima</i> (Fabricius, 1793)	CK		SDNHM	G	B/c
<i>Anartia jatrophae luteipicta</i> Fruhstorfer, 1907	CK	3	CNIN	G	B/k
<i>Siproeta epaphus epaphus</i> (Latreille, [1813])	C		CNIN	M	N/r
<i>Siproeta stelenes bipagiata</i> (Fruhstorfer, 1907)	CK	4	CAS	G	B/c
<i>Junonia evarete</i> ssp.	CK		AMNH, CNIN	M-H	B
<i>Chlosyne erodyte erodyte</i> (H. W. Bates, 1864)	CK			M	S

APPENDIX 1—Continued.

Taxon	New records ¹	Literature records ²	Museums ³	Vegetation type ⁴	Area ⁵
<i>Chlosyne gaudialis gaudialis</i> (H. W. Bates, 1864)	CK		MZFC	L	S
<i>Chlosyne janais janais</i> (Drury, 1782)	C			G	B
<i>Chlosyne lacinia lacinia</i> (Geyer, 1837)	CK		Nevada, CNIN	G	B
<i>Thessalia theona</i> Ménétriés, 1855			Nevada, CNIN	G	B/c
<i>Phycodes phaon</i> (W. H. Edwards, 1864)	C			L-M	B
<i>Anthanassa argentea</i> (Godman & Salvin, 1882)	C			L-M	B/r
<i>Anthanassa frisia tulcis</i> (H. W. Bates, 1864)	C			G	B/c
<i>Castilia myia myia</i> (Hewitson, [1864])			AMNH	C	B
<i>Castilia ofella</i> (Hewitson, [1864])	C			H	S/r
<i>Historis odius dionis</i> Lamas, 1995	C			G	B/c
<i>Historis acheronta acheronta</i> (Fabricius, 1775)	C			L-M	B
<i>Smyrna blomfieldia datis</i> Fruhstorfer, 1980	C			L-M	B
<i>Colobura dirce dirce</i> (Linnaeus, 1758)	C			C	B
<i>Tigridia aesta</i> ssp.	C			H	S/r
<i>Biblis hyperia aganisa</i> Boisduval, 1836			AMNH	L-M	B/c
<i>Mestra dorcas amymone</i> (Ménétriés, 1857)			AMNH, Nevada, CNIN	L-M	B/c
<i>Myscelia cyaniris cyaniris</i> Doubleday, [1848]	CK		CNIN	L-M	B
<i>Myscelia ethusa ethusa</i> (Doyère, [1840])	CK	14		L	B/c
<i>Catonephele mexicana</i> Jenkins & R. G. Maza, 1985	C			L	S/r
<i>Catonephele numilia esite</i> (R. Felder, 1869)	CK	16		L-M	B
<i>Nessaia aglaura aglaura</i> (Doubleday, [1848])	C			L-M	B
<i>Eunica alemena alemena</i> (Doubleday, [1847])			AMNH	C	B
<i>Eunica monima</i> (Stoll, 1782)	CK		Nevada	L-M	B
<i>Eunica tatila tatila</i> (Herrich-Schäffer, [1855])		17, 19	AMNH, CNIN,	G	B/c
<i>Hamadryas amphinome mexicana</i> (Lucas, 1853)	C			M	S/r
<i>Hamadryas februa ferentina</i> (Godart, [1824])	CK	12	CNIN	G	B/c
<i>Hamadryas feronia farinulenta</i> (Fruhstorfer, 1916)	C			L-M	B
<i>Hamadryas guatemalena guatemalena</i> (H. W. Bates, 1864)		4, 12	CNIN	C	B
<i>Hamadryas julitta</i> (Fruhstorfer, 1914)	C			L-M	B/c
<i>Pyrrhogyra neaerea hypsenor</i> Godman & Salvin, 1884	C			C	B
<i>Pyrrhogyra otolais otolais</i> H. W. Bates, 1864	CK	16		L-M	N
<i>Temenis laothoe hondurensis</i> Fruhstorfer, 1907	C			L-M	B

APPENDIX I—Continued.

Taxon	New records ¹	Literature records ²	Museums ³	Vegetation type ⁴	Area ⁵
<i>Nica flavilla bachiana</i> (R. G. Maza & J. Maza, 1985)			AMNH	L-M	B/c
<i>Dynamine dyonis</i> Ceyer, 1857	C			L-M	B
<i>Dynamine theseus</i> (C. Felder & R. Felder, 1861)	C			M	N/r
<i>Dynamine postverta mexicana</i> d'Almeida, 1952		16	AMNH, CNIN	G	B
<i>Callicore texa titania</i> (Salvin, 1869)	C			L	S/r
<i>Adelpha basiloides basiloides</i> (H. W. Bates, 1865)	C			L-M	B
<i>Adelpha fessonia fessonia</i> (Hewitson, 1847)	CK	4	AMNH	L-M	B
<i>Adelpha iphicles iphicleola</i> (H. W. Bates, 1864)			AMNH	G	B
<i>Adelpha ixia leucas</i> Fruhstorfer, 1915	C			L-M	B
<i>Adelpha naxia epiphila</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)	C			L-M	B
<i>Adelpha phylaca phylaca</i> (H. W. Bates, 1866)	C			L	S/r
<i>Adelpha serpa massilia</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)	C			G	B/c
<i>Marpesia chiron marius</i> (Cramer, 1779)	CK		AMNH	G	B/c
<i>Marpesia petreus</i> ssp.	C			L-M	B
<i>Archacoprepona demophon centralis</i> (Fruhstorfer, 1905)		17	CNIN	L-M	B/c
<i>Archacoprepona demophon gulina</i> (Fruhstorfer, 1904)			CNIN	G	B/c
<i>Prapona laertes octavia</i> Fruhstorfer, 1905	CK		CNIN	L-M	B
<i>Prapona pylaeus philetas</i> Fruhstorfer, 1904	C			L-M	B
<i>Zaretis callidryas</i> (R. Felder, 1869)	C			L-M	B
<i>Siderone galanthis</i> ssp.	C			L-M	B
<i>Anaea troglodyta aidea</i> (Guérin-Ménéville, [1844])	CK	2, 3, 5	AMNH, CNIN	L-M	B/c
<i>Consul electra electra</i> (Westwood, 1850)	CK		AMNH	G	B
<i>Fountainea eurpyle confusa</i> (A. Hall, 1929)			CNIN	L-M	B/c
<i>Fountainea glycerium yucatanum</i> (Witt, 1980)	C			L-M	B
<i>Memphis artacaena</i> (Hewitson, 1869)	CK		CNIN	M	B/r
<i>Memphis forsteri</i> (Godman & Salvin, 1884)	CK		AMNH, CNIN	L-M	B/c
<i>Memphis hedemanni</i> (R. Felder, 1869)	C			L-M	B
<i>Memphis phila boisduvali</i> W. P. Comstock, 1961	C			L-M	B/c
<i>Memphis pithyusa</i> (R. Felder, 1869)		3	AMNH, CNIN	G	B
<i>Asterocampa idylla argus</i> (H. W. Bates, 1864)	C			G	B
<i>Doxoecopa laura laura</i> (Drury, 1773)			AMNH, SDNHM, CNIN, Nevada	G	B
<i>Doxoecopa pavon theodora</i> (Lucas, 1857)	CK		AMNH	G	B
<i>Morpho achilles montezuma</i> Guenée, 1859		3, 4	AMNH, CNIN	L-M	B/c
<i>Opsiphanes inwiraefabricsii</i> Boisduval, 1870)	CK	3	AMNH, CNIN	G	B

APPENDIX I—Continued.

Taxon	New records ¹	Literature records ²	Museums ³	Vegetation type ⁴	Area ⁵
<i>Ophisphaeus quiteria quirinus</i> Godman & Salvin, 1881	C			L-M	B
<i>Caligo atreus uranus</i> Herrich-Schäffer, 1850	C			G	B
<i>Caligo teucer memnon</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)	C			M-H	B
<i>Eryphanis aesacus aesacus</i> (Herrich-Schäffer, 1850)	C			M	B/r
<i>Manataria maculata</i> (Hopffer, 1874)	C			L	S
<i>Cepheptychia glaucina</i> (H. W. Bates, 1864)	CK	4		G	B
<i>Cissia labe</i> (Butler, 1870)	N ⁶		CNIN		
<i>Cissia pseudoconfusa</i> Singer, DeVries & Ehrlich, 1983	C			G	B/c
<i>Cissia</i> sp.		4	AMNH, CNIN	L-M	B
<i>Cyllopsis</i> sp.	C			L	B/r
<i>Hermeuptychia hermes hermes</i> (Fabricius, 1775)		3	CNIN	G	B/c
<i>Magneuptychia libye</i> (Linnaeus, 1767)			CNIN	L-M	B
<i>Pareuptychia binocula metaleuca</i> (Boisduval, 1870)	C			G	B
<i>Pareuptychia ocirrhoe</i> ssp.			AMNH, CNIN	L-M	B/c
<i>Taygetis virgilia</i> (Cramer, 1776)	C			G	B/c
<i>Taygetis thamyra</i> (Cramer, 1779)	C			L-M	B
<i>Vareuptychia usitata pieria</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)			CNIN	G	B/c
<i>Vareuptychia similis</i> (Butler, 1867)			CNIN	G	B/c
<i>Ypthimoides renata</i> (Stoll, 1780)			CNIN	G	B/c
<i>Danaus eresimus montezuma</i> Talbot, 1943	CK	7	USNM, CNIN	G	B
<i>Danaus gilippus thersippus</i> (H. W. Bates, 1863)	CK		CNIN	G	B
<i>Danaus plexippus plexippus</i> (Linnaeus, 1758)	CK	3	AMNH	G	B
<i>Lycorea halia ategatis</i> Doubleday, [1847]	C			M-H	S/r
<i>Mechanitis menapis doryssus</i> H. W. Bates, 1864	C			H	S/r
<i>Mechanitis polymnia lycidice</i> H. W. Bates, 1864	C			H	S/r
<i>Pteronymia cotylo cotyto</i> (Guérin-Ménéville, [1844])	CK		CNIN	G	B
<i>Libytheana carinenta mexicana</i> Michener, 1943	CK		CNIN	G	B
LYCAENIDAE (107 species)					
<i>Eusdasia chrysippe</i> (H. W. Bates, 1866)	C			M	N/r
<i>Eusdasia sergia sergia</i> (Godman & Salvin, 1885)	C			L-M	N/r
<i>Eusdasia mystica</i> (Schaus, 1913)	C			M	N/r
<i>Eusdasia aurantiaca aurantiaca</i> (Salvin & Godman, 1868)	C			M	N/r
<i>Eusdasia</i> sp.				M	N
<i>Meseomia tetrica</i> (Stichel, 1910)			AMNH, CNIN	G	B

APPENDIX 1—Continued

Taxon	New records ¹	Literature records ²	Museums ³	Vegetation type ⁴	Area ⁵
<i>Nopua umbra umbra</i> (Boisduval, 1870)	C			L-M	B
<i>Phytus arcus thia</i> (Morisse, 1858)	C			G	B
<i>Phytus perivader naevatus</i> Stichel, 1910	C			M	N
<i>Nothene erosa</i> ssp.	C			M	N/r
<i>Catephelis umighti</i> Holland, 1930	C			L-M	B
<i>Catephelis fulvipes</i> Stichel, 1910	C			L-M	N
<i>Catephelis stallingsi</i> McAlpine, 1971	C			L-M	S
<i>Catephelis maya</i> McAlpine, 1971	C			L-M	B
<i>Catephelis antea</i> McAlpine, 1971	N		AMNH		
<i>Catephelis yucatepecensis</i> R. G. Maza & Turrent, 1977	C			L-M	B
<i>Catephelis brownei</i> McAlpine, 1971	C			L-M	B
<i>Catephelis tibet</i> Austin, 1993	C			L-M	B
<i>Catephelis</i> sp.				G	B/c
<i>Choris zama</i> H. W. Bates, 1868			GNIN	L-M	B
<i>Carya lvo medicata</i> Schaus, 1890	C			M	S
<i>Carya stillaucia</i> Dyar, 1912	C			M	S/r
<i>Carya meimo</i> Dyar, 1912	N		GNIN		
<i>Carya mantinea lampeto</i> Godman & Salvin, 1886	C			M	S
<i>Bacotus zonata zonata</i> R. Felder, 1869	C			G	B
<i>Bacotus sulphurea macularia</i> (Boisduval, 1870)	C			M	S/r
<i>Melanis pize pize</i> (Boisduval, 1836)	CK		GNIN	L-M	B
<i>Mesene sibirica</i> Godman & Salvin, 1873	C			M	N/r
<i>Mesene</i> sp.				L-M	N
<i>Symnacha accusatrix</i> Westwood, [1851]	C			M	N/r
<i>Scrota psarus psarus</i> Godman & Salvin, 1886	C			M	N/r
<i>Asteros curvatus curvatus</i> Westwood, [1851]	C			L-M	S
<i>Calydna sturnula hegias</i> R. Felder, 1869	C			L-M	B
<i>Enesis aurimma</i> (Boisduval, 1870)	C			L-M	B
<i>Enesis mandana furor</i> Butler & H. Druce, 1872	C			G	B
<i>Enesis tenedia tenedia</i> C. Felder & R. Felder, 1861			AMNH, GNIN	L-M	B
<i>Enesis lupina lupina</i> Godman & Salvin, 1885	N		GNIN		
<i>Enesis onesia</i> (Hewitson, 1857)	C			G	B
<i>Enesis tegula</i> Godman & Salvin, 1886	C			L-M	B
<i>Argyrogrammaena stilbe holasticta</i> (Godman & Salvin, 1878)			GNIN	M	N

Taxon	New records ¹	Literature records ²	Museums ³	Vegetation type ⁴	Area ⁵
<i>Pseudonymphidia clearista</i> (Butler, 1871)	C			M	S
<i>Apodemia hypoglauca hypoglauca</i> (Godman & Salvin, 1878)	C			M	N
<i>Thisbe irenea belides</i> Stichel, 1910	C			L-M	B
<i>Thisbe lycorias lycorias</i> (Hewitson, [1853])	C			M	B
<i>Lemonias agave agave</i> Godman & Salvin, 1886	C			M	S/r
<i>Juditha molpe molpe</i> (Hübner, [1808])			AMNH, CNIN	G	B/c
<i>Synargis calyce mycone</i> (Hewitson, 1865)	C			L-M	B
<i>Pandemos godmani</i> (Dewitz, 1877)	C			L-M	B/r
<i>Theope virgilius</i> (Fabricius, 1793)	C			M	B
<i>Theope eupolis</i> Schaus, 1890	C			M	S/r
<i>Theope publius incompositus</i> J. Hall, 1999			AMNH	M	N/r
<i>Calociasma litina</i> (Butler, 1870)	C			L-M	B
<i>Leptotes cassius striata</i> (W. H. Edwards, 1877)			AMNH, CNIN	G	B/c
<i>Zinula cyna cyna</i> (W. H. Edwards, 1881)	C			H	S/r
<i>Hemiargus ceraunus</i> Hübner, [1818]	CK		USNM, CNIN	L-M	B
<i>Everes comyntas</i> (Godart, [1824])			CNIN	G	B
<i>Celastrina argiolus gazora</i> (Boisduval, 170)	C			L	N/r
<i>Eumaeus toxea</i> (Godart, 1824)			USNM, CNIN	G	B/c
<i>Brangas getus</i> (Fabricius, 1787)	C			L-M	B
<i>Evenus regalis</i> (Cramer, 1775)	CK		CNIN	L-M	B
<i>Theda heraclides</i> (Godman & Salvin, 1887)	C			L	S/r
<i>Atlides halesus</i> (Cramer, 1777)	C			L-M	B
<i>Atlides gawmeri</i> (Godman, 1901)	C			L-M	B
<i>Atlides polybe</i> (Linnaeus, 1763)	C			L-M	B
<i>Atlides carpasia</i> (Hewitson, 1868)	C			M	S
<i>Pseudolycaena damo</i> (H. Druce, 1875)	C			C	B
<i>Theritas heimon</i> (Cramer, 1775)	C			M	S/r
<i>Cyanophrys fusius</i> (Godman & Salvin, 1887)	C			M	S/r
<i>Cyanophrys herodotus</i> (Fabricius, 1793)	C			M	S/r
<i>Cyanophrys longula</i> (Hewitson 1868)	C				
<i>Rekoa meton</i> (Cramer, 1779)	CK		CNIN	G	B
<i>Rekoa palegon</i> (Cramer, 1780)			CNIN	L-M	B
<i>Rekoa marius</i> (Lucas, 1857)	C			L-M	B
<i>Arauwacus sito</i> (Boisduval, 1836)			CNIN	G	B

APPENDIX 1—Continued.

Taxon	New records ¹	Literature records ²	Museums ³	Vegetation type ⁴	Area ⁵
<i>Arumaeus jada</i> (Hewitson, 1867)	C			L-M	B/r
<i>Thecla ligurina</i> (Hewitson, 1874)	C			L	B
<i>Thecla lyde</i> (Godman & Salvin, 1887)	C			L	B
<i>Magnastigma dsa</i> (Hewitson 1877)	C			M	B
<i>Chlorostrymon simaethis</i> (Drury, 1775)	C			M	N/r
<i>Celmia conoveria</i> (Schaus, 1902)	C			M	N/r
<i>Allosmailia strophius</i> (Godart, 1824)	C			L	N
<i>Lamprospilus callucia</i> (Hewitson, 1877)	C			M	S/r
<i>Thecla galliena</i> (Hewitson, 1877)	C			M	N/r
<i>Electrostrymon sangala</i> (Hewitson, 1868)	CK	CNIN		M	S/r
<i>Calycopis isobeon</i> (Butler & H. Druce, 1872)		CNIN		M	N
<i>Strymon melinus</i> (Hübner, 1813)	C			L	S/r
<i>Strymon yojoa</i> (Reakirt, 1867)	C			G	B
<i>Strymon mulucha</i> (Hewitson, 1867)	C			G	S/r
<i>Strymon cestri</i> (Reakirt, 1867)	C			M	S/r
<i>Strymon olea</i> (Godman & Salvin, 1887)	C			M	B/r
<i>Strymon bebrycia</i> (Hewitson, 1868)	C			M	S/r
<i>Strymon istapa</i> (Reakirt, 1867)	C			L-M	B
<i>Strymon bazochii</i> (Godart, 1824)	CK	USNM		M	S
<i>Strymon serapio</i> (Godman & Salvin, 1887)	C			M	B/r
<i>Strymon megarus</i> (Godart, 1824)	C			M	S/r
<i>Strymon ziba</i> (Hewitson, 1868)	CK	CNIN		M	S/r
<i>Timolus echion</i> (Linnaeus, 1767)	N	CNIN			
<i>Ministrymon azia</i> (Hewitson, 1873)	C			L	N/r
<i>Ministrymon una</i> (Hewitson, 1873)	C			M	N/r
<i>Ostrinotes keila</i> (Hewitson, 1869)	C				
<i>Panhiades bitias</i> (Cramer, 1777)	C			L-M	B
<i>Panhiades bathildis</i> (C. Felder & R. Felder, 1865)		CNIN		M	N/r
<i>Panhiades phaleros</i> (Linnaeus, 1767)	C			L-M	B
<i>Thecla echelta</i> (Hewitson, 1867)	C			M	S/r
<i>Parrhasius polibetes</i> (Stoll, 1781)	C			M	N
<i>Michaelus ira</i> (Hewitson, 1867)	C			L	S
<i>Chalybs janias</i> (Cramer, 1779)	C			M	N

December 2003

Pazo et al.—Butterflies of Calakmul, Campeche, Mexico

519

Taxon	New records ¹	Literature records ²	Museums ³	Vegetation type ⁴	Area ⁵
HESPERIIDAE (172 species)					
<i>Pyrrhopyge mullei</i> (Bell, 1934)	C			M	B/r
<i>Elbella seylla</i> (Ménétriés, 1855)	C			M	S/r
<i>Myseles amystis hages</i> (Godman & Salvin, 1893)	C			L-M	B
<i>Phocide spalemon lilea</i> (Reakirt, [1867])	C			L-M	B
<i>Phocides belus</i> Godman & Salvin, 1893	CK	3, 6		M	B
<i>Phocides pignation pignation</i> (Cramer, [1779])	CK	6		M	S
<i>Phanus marshalli</i> Kirby, 1880	C			L-M	B
<i>Udravomia kikkawai</i> (Weeks, 1906)	C			L	S/r
<i>Proteides mercurius mercurius</i> (Fabricius, 1787)	C			L-M	B
<i>Epargyreus exadeus cruzi</i> Evans, 1952	C			L-M	N
<i>Epargyreus spina spina</i> Evans, 1952	C			L-M	B
<i>Epargyreus</i> sp.				M	B
<i>Polygonus manueli manueli</i> Bell & W. P. Comstock, 1948	CK	8		L-M	B/c
<i>Chioides catillus albofasciatus</i> (Hewitson, 1867)	C			M	S
<i>Chioides zilpa</i> (Butler, 1872)	C			M	S/r
<i>Aguna asander asander</i> (Hewitson, 1867)	C			L-M	B/r
<i>Aguna claxon</i> Evans, 1952	C			L	S
<i>Aguna aurunce hyposonius</i> (Plötz, 1880)	C			M	N/r
<i>Aguna metophis</i> (Latreille, [1824])	C			L-M	B
<i>Aguna codoides</i> Austin & Mielke, 1997	C			L	S/r
<i>Typhedanus unuddatus</i> (Hewitson 1867)	C			M	N/r
<i>Typhedanus ampyx</i> (Godman & Salvin, 1893)	C			L-M	B
<i>Typhedanus salas</i> H. A. Freeman, 1977	C			L-M	B
<i>Polythrix octomaculata</i> (Sepp, 1848)	C		L-M	B/r	
<i>Polythrix asine</i> (Hewitson, 1867)	C		L-M	B	
<i>Codatractus carolos</i> Evans, 1952	C		M	S/r	
<i>Codatractus alcaeus</i> (Hewitson, 1867)	C		L-M	B	
<i>Codatractus yucatanus</i> H. A. Freeman, 1977	C		L-M	S	
<i>Codatractus melon</i> (Godman & Salvin, 1893)	C		M	S/r	

APPENDIX 1—Continued.

Taxon	New records ¹	Literature records ²	Museums ³	Vegetation type ⁴	Area ⁵
<i>Ridens allyni</i> H. A. Freeman, 1979	C			M	B/r
<i>Urbanus proteus proteus</i> (Linnaeus, 1758)	C			L-M	B
<i>Urbanus viterboana</i> (Ehrmann, 1907)	C			L-M	N/r
<i>Urbanus belli</i> (Hayward, 1935)	C			M	N/r
<i>Urbanus esmeraldus</i> (Butler, 1877)	C			L	B/r
<i>Urbanus evona</i> Evans, 1952	C			L-M	B
<i>Urbanus doranias doranias</i> (Stoll, [1790])	C	L-M		B	
<i>Urbanus teleus</i> (Hübner, 1821)	C	L-M		B	
<i>Urbanus tanna</i> Evans, 1952	C	L-M		B	
<i>Urbanus simplicius</i> (Stoll, [1790])	C	M		N/r	
<i>Urbanus proeus</i> (Plötz, 1881)	C	L-M		B/r	
<i>Urbanus doryssus doryssus</i> (Swainson, 1831)	C	L-M		B	
<i>Urbanus albimargo albimargo</i> (Mabille, 1875)	C			L	N
<i>Astroptes fulgurator azul</i> (Reakirt, [1867])	C			L-M	B
<i>Astroptes egregius</i> (Butler, 1870)	CK	6		L-M	B
<i>Astroptes enotrus</i> (Stoll, [1781])	C			L-M	S/r
<i>Astroptes alardus latia</i> Evans, 1952	C			L	S/r
<i>Astroptes alectar hopfferi</i> (Plötz, 1882)	C			L-M	B
<i>Astroptes anaphus annetta</i> Evans, 1952	C				B
<i>Narcosius parisi helen</i> (Evans, 1952)	C			L-M	S
<i>Narcosius</i> sp.				L-M	S
<i>Calliades zeutus</i> (Möschler, 1879)	C			L-M	B/r
<i>Autochton longipennis</i> (Plötz, 1882)	C			MM	N
<i>Autochton zarex</i> (Hübner, [181])	C			M	N/r
<i>Autochton</i> spp.				M	N
<i>Thessia jalapus</i> (Plötz, 1882)	C			M	B
<i>Achalarus albociliatus albociliatus</i> (Mabille, 1877)	C			M	N/r
<i>Achalarus toxeus</i> (Plötz, 1882)	C			L-M	B
<i>Cabares potrillo potrillo</i> (Lucas, 1857)	C			L-M	B
<i>Nascus phocus</i> (Cramer, [1777])	C			M	N/r

APPENDIX I—Continued.

Taxon	New records ¹	Literature records ²	Museums ³	Vegetation type ⁴	Area ⁵
<i>Ocyba calathana calanus</i> (Godman & Salvin, 1894)	C			L-M	B
<i>Celaenorrhinus stola</i> Evans, 1952	C			L-M	B/r
<i>Saphilepia clonius</i> (Cramer, [1775])	C			L-M	B
<i>Cogia calchas</i> (Herrich-Schäffer, 1869)	C			L-M	B
<i>Arteurotia trachipennis trachipennis</i> Butler & H. Druce, 1872	CK	6, 15		M	S/r
<i>Polyctor cleta</i> Evans, 1953	CK	6, 10		M	N/r
<i>Nisoniades godma</i> Evans, 1953	C			L-M	B
<i>Nisoniades rubescens</i> (Möschler, 1877)	C			L	N/r
<i>Nisoniades</i> sp.				L-M	B
<i>Fellicia arina</i> Evans, 1953	C			L-M	B
<i>Fellicia dimidiata</i> Herrich-Schäffer, 1870	C			L	N
<i>Pachyneuria</i> spp.	C			L-M	B
<i>Stephytus vulgata</i> (Möschler, 1879)	C			M	N/r
<i>Stephytus lenis</i> Steinhauser, 1989	C			L-M	B/r
<i>Gorythion begga pyralina</i> (Möschler, 1877)	C			L-M	B
<i>Gorythion vox</i> Evans, 1953	C			M	N/r
<i>Zera</i> spp.	C			L-M	B
<i>Quadrus certalis</i> (Stoll, [1782])	C			M	N
<i>Quadrus contubernalis</i> (Mabille, 1883)	C			M	N/r
<i>Quadrus lugubris lugubris</i> (R. Felder, 1869)	C			L-M	B
<i>Sostrata nordica</i> Evans, 1953	CK	6		L-M	B
<i>Paches toxus zonula</i> (Mabille, 1889)	CK	6		M	N/r
<i>Atornes sallii</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)	C			M	N/r
<i>Mylon menippus</i> (Fabricius, 1777)	C			L-M	B
<i>Mylon pelopidas</i> (Fabricius, 1793)	CK	6		M	N
<i>Carrhenes canescens canescens</i> (R. Felder, 1869)	C			M	S/r
<i>Xenophanes tryxus</i> (Stoll, [1780])	C			M	B/r
<i>Antigonus nearchus</i> (Latreille, [1817])	C			M	S/r
<i>Antigonus erosus</i> (Hübner, [1812])	C			L-M	B
<i>Systasea pulverulenta</i> (R. Elder, 1869)	C			L-M	S
<i>Aethilla lavochrea</i> Butler, 1872	C			L-M	B

APPENDIX 1—Continued.

Taxon	New records ¹	Literature records ²	Museums ³	Vegetation type ⁴	Area ⁵
<i>Achlyodes busirus heros</i> Ehrmann, 1909	CK	6		L-M	N/r
<i>Eantis thaso</i> (Hübner, [1807])	C			M	N/r
<i>Eantis tanenund</i> (W. H. Edwards, [1871])	C			M	S
<i>Grasis stigmaticus stigmaticus</i> (Mabille, 1885)	C			L	S/r
<i>Timochares trifasciata trifasciata</i> (Hewitson, [1868])	CK	6		G	B
<i>Timochares ruptifasciatus ruptifasciatus</i> (Plötz, 1884)	C			M	S/r
<i>Anastrus sempilervus sempilervus</i> (Butler & H. Druce, 1872)	C			M	N/r
<i>Anastrus neareris</i> (Möschler, 1879)	C			M	S/r
<i>Ebrictas</i> sp.				M	S
<i>Ebrictas anaevon</i> (Stüding, 1876)	C			M	S/r
<i>Cycloglypha thrasibulus</i> (Fabricius, 1793)	C			M	N/r
<i>Helias cama</i> Evans, 1953	C			M	S/r
<i>Camptopleura theraenes</i> Mabille, 1877	C			M	S
<i>Chiomara georgina georgina</i> (Reakirt, 186)	C			M	N/r
<i>Chiomara mithrax</i> (Möschler, 1879)	CK	6		L	S/r
<i>Gesta invisus</i> (Butler & H. Druce, 1872)	C			L	S/r
<i>Fryxus adepta</i> Plötz, 1884	C			G	B
<i>Fryxus philetas</i> W. H. Edwards, 1881	C			M	N/r
<i>Fryxus oileus</i> (Linnaeus, 1767)	C			G	B
<i>Heliopterus macaira</i> (Reakirt, [1867])	C			L-M	B
<i>Heliopterus arsalte</i> (Linnaeus, 1758)	CK	3		G	B
<i>Heliopterus alana</i> (Reakirt, 1868)	C			L-M	B
<i>Synapte pectea</i> Eans, 1955	C			L-M	B
<i>Zariaspes mys</i> (Hübner, [1808])	C			L-M	B
<i>Anthoptus insignis</i> (Plötz, 1882)	C			M	N/r
<i>Anthoptus epictetus</i> (Fabricius, 1793)	C			M	N
<i>Corticea corticea</i> (Plötz, 1883)	C			L-M	B/r
<i>Corticea lysias</i> (Plötz, 1883)	C			L-M	B
<i>Vinivus tryhana</i> (Kaye, 1914)	C			M	B
<i>Callimormus juvenis</i> Scudder, 1872	C			L-M	B
<i>Callimormus saturnus</i> (Herrich-Schäffer, 1869)	C			L-M	B
<i>Virga virginius</i> (Möschler, 1883)	C			M	S/r
<i>Virga clenchi</i> L. D. Miller, 1970	C			L	S

APPENDIX 1—Continued.

Taxon	New records ¹	Literature records ²	Museums ³	Vegetation type ⁴	Area ⁵
<i>Mnasicles geta</i> Godman, 1901	C			L-M	B
<i>Mnasicleshietaon</i> Godman, 1901	C			L-M	B
<i>Methiomopsis ina</i> (Plötz, 1882)	C			L-M	B
<i>Mnaseas bicolor</i> (Mabille, 1889)	C			L-M	B/r
<i>Phaues altes</i> (Ceyer, [1852])	C			L	S/r
<i>Monca telata</i> (Herrich-Schäffer, 1869)	M			M	S/r
<i>Monca tyraeus</i> (Plötz, 1883)	C			L-M	B/r
<i>Nastra leucone leucone</i> (Godman, 1900)	C			M	N/r
<i>Cymaenes theogenis</i> (Capronnier, 1874)	C			L	S/r
<i>Cymaenes trebius</i> (Mabille, 1891)	C			L-M	B
<i>Cymaenes fraus</i> (Godman, 1900)	C			M	N/r
<i>Vehilius inca</i> (Scudder, 1872)	C			L-M	B
<i>Vehilius illudens</i> (Mabille, 1891)	CK	6		L-M	B
<i>Remella remus</i> (Fabricius, 1798)	C			L	N/r
<i>Remella</i> spp.				L-M	B
<i>Lerema accius</i> (J. E. Smith, 1797)	C			L-M	B
<i>Lerema loris</i> Evans, 1955	C			L-M	B
<i>Lerema lochius</i> (Plötz, 1883)	C			L	S/r
<i>Morys valerius valda</i> Evans, 1955	C			L-M	B
<i>Morys geisa tyde</i> Godman, 1900	C			M	N
<i>Vettius fantasos</i> (Stoll, [1780])	CK	15, 18		L-M	B
<i>Vettius onaca</i> Evans, 1955	C			M	N/r
<i>Vettius tertianus</i> (Herrich-Schäffer, 1869)	C			M	N/r
<i>Tromba xanthura</i> (Godman, 1901)	CK	6		L-M	B/r
<i>Synale cynaxa</i> (Hewitson, 1867)	C			M	N/r
<i>Carystus phoreus</i> (Cramer, [1777])	C			L	N/r
<i>Damas davus</i> (Herrich-Schäffer, 1869)	C			M	N/r
<i>Carystoides</i> sp.	C				
<i>Perichares philetus adela</i> (Hewitson, [1867])	C			L	S/r
<i>Orus cynisca</i> (Swainson, 1821)	C			L-M	S/r

APPENDIX 1—Continued.

Taxon	New records ¹	Literature records ²	Museums ³	Vegetation type ⁴	Area ⁵
<i>Rhinthon osca</i> (Plötz, 1883)	C			M	N/r
<i>Conga chydæa</i> (Butler, 1877)	C			L-M	S/r
<i>Copacodes minima</i> (W. H. Edwards, 1870)	C			M	N/r
<i>Hylephila phyleus phyleus</i> (Drury, [1773])	C			L-M	B
<i>Atalopodes campestris campestris</i> (Boisduval, 1852)	C			L-M	B
<i>Polites vibex praeceps</i> (Scudder, 1872)	C			L-M	B/r
<i>Wallengrenia otho otho</i> (J. E. Smith, 1797)	C			L	S/r
<i>Pompeius pompæus</i> (Latreille, [1824])	C			L-M	B
<i>Amblyscirtes tolteca tolteca</i> Scudder, 1872	C			M	N/r
<i>Lerodea eufala</i> (W. H. Edwards, 1869)	C			L	S/r
<i>Lerodea arabus</i> (W. H. Edwards, 1882)	C			L	S/r
<i>Panoquina ocola</i> (W. H. Edwards 1863)	C			L	S/r
<i>Panoquina hecēobus</i> (Scudder, 1872)	C			L-M	B/r
<i>Panoquina leucas</i> (Fabricius, 1793)	C			L	B
<i>Panoquina pauper</i> (Mabille, 1878)	C			M	S/r
<i>Panoquina evadens</i> (Stoll, [1781])	C			L-M	N
<i>Vacerra litana</i> (Hewitson, [1866])	C			L	S/r
<i>Aides brilla</i> (H. A. Freeman, 1970)	C			M	N/r
<i>Neoxeniades luda</i> (Hewitson, 1877)	C			L-M	B

¹ New records; CK = Calakmul; C = Campeche; M = México.

² Literature records: 1 = Felder, 1869; 2 = Godman & Salvin, 1878–1901; 3 = Field, 1939; 4 = Hoffmann, 1940; 5 = Johnson and Comstock, 1941; 6 = Hoffmann, 1941; 7 = Forbes, 1943; 8 = Bell and Comstock, 1948; 9 = Comstock and Brown, 1950; 10 = Freeman, 1967; 11 = Welling, 1973; 12 = Jenkins, 1983; 13 = Beutelspacher and Howe, 1984; 14 = Jenkins, 1984; 15 = Kendall and McGuire, 1984; 16 = de la Maza and Turrent, 1985; 17 = de la Maza, 1987; 18 = Balcázar, 1988; 19 = Jenkins, 1990; 20 = Beutelspacher, 1991; 21 = Llorente-Bousquets et al., 1997.

³ CNIN = Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

⁴ Vegetation type: M = medium, tropical, semi-evergreen forest; L = low, tropical, semi-evergreen forest; H = high, tropical, semi-evergreen forest, C = generalist.

⁵ Area of distribution: N = north; S = south; B = broad; r = rare; c = common.

⁶ Not found in our fieldwork.

3b. Pozo, C., J. Llorente-Bousquets, A. Luis, I. Vargas y N. Salas. 2005. Reflexiones acerca de los métodos de muestreo para mariposas en las comparaciones biogeográficas. 203-215 pp. Llorente-Bousquets, J.B. y J.J. Morrone (Eds.) 2005. Regionalización biogeográfica de Iberoamérica y tópicos afines: Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES XII.I-CYTED). UNAM.

Reflexiones acerca de los métodos de muestreo para mariposas en las comparaciones biogeográficas

Carmen Pozo, Jorge Llorente, Armando Luis, Isabel Vargas y Noemí Salas

La comprensión de la distribución de la biodiversidad y las causas que la generan ha sido uno de los objetivos centrales de los biogeógrafos y de muchos ecólogos (Gaston, 2000). Adicionalmente, este tópico se ha vuelto de interés para políticos, ambientalistas, administradores de áreas protegidas y otros especialistas, interesados en el manejo y el uso sustentable de los recursos naturales (Janzen, 1986; Tilman, 2000). Para que las decisiones que se tomen sobre bioconservación sean útiles, es necesario una perspectiva global que permita entender mejor la distribución de las distintas entidades biológicas (Noss, 1990; Kim, 1993; Stoms y Estes, 1993; Morrone, 1999; Gaston, 2000). Por lo cual, para contrarrestar la 'crisis de la biodiversidad', al optimizar esas decisiones, son urgentes estudios sistematizados con métodos estandarizados, particularmente en las regiones tropicales, donde la tasa de conversión de la tierra es alta y el conocimiento de las especies que en ellas habitan es incompleto o fraccionario (Lawrence y Bierregaard, 1997; Orians, 2000). Los pocos estudios publicados son difíciles de comparar debido a que fueron realizados en sitios distintos, en temporadas diferentes, con esfuerzos de muestreo variados (Beccaloni y Gaston, 1995) y, lo más importante, con métodos de muestreo incomparables (Stork, 1994; Brown, 1997). El reto es particularmente complejo en los bosques tropicales, en los cuales la riqueza de especies es bastante alta y, no obstante, el conocimiento florístico y faunístico es escaso, además en algunas regiones geográficas y parques naturales ya se requiere de programas de monitoreo.

Recientemente algunos autores han propuesto el uso de especies indicadoras como sustitutos para evaluar la comunidad entera (Noss, 1990; Kim, 1993; Kremen, 1994; Daily y Ehrlich, 1995; Stork, 1995; Favila y Halffter, 1997; Fisher, 1999). Los insectos han sido propuestos como buenos taxones indicadores,

incluyendo hormigas (Belshaw y Bolton, 1993; Fisher, 1999), termitas (Lawton *et al.*, 1998), algunos coleópteros (Pearson y Cassola, 1992; Watt *et al.*, 1997) y mariposas (Brown, 1991; Kremen, 1992, 1994; Beccaloni y Gaston, 1995; Daily y Ehrlich, 1995). El análisis de diversos estudios de mariposas nos proporciona un ejemplo claro sobre los problemas de comparación entre listas de especies obtenidas con diferentes tipos de muestreo. La gran diversidad de las mariposas en los trópicos, aunado con la complejidad de los hábitats en estas regiones, hacen casi imposible utilizar los métodos para censos desarrollados en áreas templadas (ver Pollard, 1977 y Pollard y Yates, 1993). En consecuencia, se han utilizado métodos variados para registrar poblaciones de mariposas en tales áreas. En algunos estudios se han utilizado técnicas de búsquedas intensivas en tipos de hábitats diferentes (Brown, 1972; Lamas, 1985; Lamas *et al.*, 1991), mientras que en otros se han hecho censos en caminos (Hill, 1995; Hamer *et al.*, 1997) o en transectos (Brown y Boyce, 1998; Hill, 1999). En algunos estudios se han usado, además de la recolecta con red aérea normal, trampas con cebo (Luis-Martínez *et al.*, 1991; Daily y Ehrlich, 1995; De Vries *et al.*, 1997), esto es transectos con trampas cebadas y registros visuales (Kremen, 1994), o bien el uso de trampas Malaise (Owen, 1975). Sparrow *et al.* (1994) hicieron una evaluación rápida del uso de los transectos considerando la elevación, el ancho del transecto y la intensidad del muestreo. Más tarde, De Vries *et al.* (1999) discutieron la importancia de considerar la diversidad espacial y temporal en la evaluación de la diversidad con fines comparativos. A la fecha, sin embargo, no se han publicado estudios de largo plazo que comparen los efectos de la estacionalidad en la aplicación de los diferentes métodos y técnicas para evaluar la riqueza y la abundancia de las poblaciones de mariposas en los trópicos.

Este estudio se presenta con base en la experiencia de campo efectuada por más de 25 años consecutivos en nuestro grupo, trabajo que fue realizado en diversos lugares y transectos altitudinales de México (Luis y Llorente, 1990; Luis *et al.*, 1991; Vargas *et al.*, 1994, 1999; Bizuet *et al.*, 2001; Monteagudo *et al.*, 2001) y tomando los datos obtenidos en el estudio para el monitoreo de las mariposas de Calakmul por examen comparativo (Pozo *et al.*, 2003). A partir del análisis de la práctica de diferentes métodos y técnicas de muestreo, a lo largo de distintas estaciones del año, se recomienda cuáles se deben utilizar dependiendo del objetivo de un estudio dado.

Métodos

Este estudio se desarrolló en la Reserva de la Biosfera de Calakmul (RBC) (19° 15' N, a 17° 45' N; 90° 10' O a 89° 15' O) y en sus alrededores, en Campeche, México (Fig. 1). Éste es el bosque tropical protegido más extenso de México (723185 ha); el paisaje está compuesto por un mosaico complejo de cuatro tipos de vegetación primaria (Martínez y Galindo, 2002). Las especies de árboles dominantes son: zapote (*Manilkara zapota*), chakah (*Bursera simaruba*), pucté (*Bucida buceras*), mahogany (*Swietenia macrophylla*), ramón (*Brosimum alicastrum*), guaya (*Talisia olivaeformis*) y cedro (*Cedrela odorata*). El área presenta alta estacionalidad, con tres periodos claramente distinguibles: uno de lluvias de junio a septiembre, uno de 'nortes' de octubre a enero (este periodo se distingue por la presencia de vientos del norte con lluvia y clima relativamente frío), y la temporada de secas de febrero a mayo. La precipitación anual va de los 600 a los 1200 mm. La temperatura promedio anual es de 24.6 °C. Tales características hacen ver a esta área en los límites climáticos de los bosques tropicales.

Muestreo. Al considerar los datos citados por Pozo *et al.* (2003) y Pozo (2005) se examinan éstos con la finalidad de proporcionar recomendaciones enfocadas al uso que se les dará. Con el propósito de presentar la forma en que se obtuvieron y analizaron, presentamos un resumen del diseño de muestreo y de los análisis de datos aplicados. Se seleccionaron 11 localidades representativas de los diversos hábitats encon-

trados en la región (Fig. 1). Los muestreos se hicieron entre marzo de 1997 y enero de 2000. Cada año se usó un régimen de muestreo distinto. El primer año se muestreó cuatro veces por temporada en cada sitio. El segundo año se muestrearon los meses de mayor abundancia de mariposas, entre junio y noviembre, y el tercer año se muestreó mensualmente en todas las localidades. Se utilizaron dos métodos: búsqueda dirigida (BD) y transectos (T). Para cada método se utilizaron dos técnicas de registro: trampas con cebo (t) y registros visuales-red entomológica (r). Para los transectos se abrió una brecha de 500 m de largo, que permitiera el paso del observador sin alterar el dosel. Al menos cada transecto se encontraba separado 300 m entre sí, en total fueron 18 transectos, cada uno con 10 trampas colocadas en lugares 'óptimos'. En cada transecto se colocaron desde las 07:00 a las 18:00, trampas Van Someren-Rydon (Rydon, 1964) cebadas con fermento de plátano macho, piña y cerveza, alternadas a cada lado cada 50 m (Fig. 2). El cebo de las trampas se cambió cada mañana. La rutina de muestreo consistió en caminatas a lo largo de los transectos, permaneciendo hasta por diez minutos en cada trampa, registrando en un formato los encuentros visuales-red entomológica y las especies capturadas en las trampas. Los individuos se determinaban y se liberaban. Los especímenes difíciles de determinar se recolectaron; y posteriormente se determinaron. Dos personas ocupaban de 120 a 150 minutos de recorrido por los transectos.

Para el método BD, se hicieron caminatas a lo largo de caminos buscando lugares donde las mariposas se concentraban. Para las capturas se utilizaron redes entomológicas estándar (Howe, 1975); los ejemplares capturados fueron registrados. De dos a cuatro personas llevaron a cabo los registros del método BD.

Análisis estadístico. Los registros fueron estandarizados convirtiéndolos a promedio de registro/horas-personas u horas-trampa. Para evaluar el efecto de la estacionalidad, del método y de la técnica utilizada, aplicamos a los datos estandarizados del número de especies registradas y del número de individuos registrado, un análisis Kruskal-Wallis con prueba de χ^2 . Con la finalidad de reforzar las diferencias entre las abundancias y las especies registradas en las distintas

estaciones del año, se muestra el análisis de la comunidad de mariposas registradas a lo largo de 1999, obtenido éste por medio de un análisis multivariado no paramétrico (MDS), así como por una gráfica con la distribución de la riqueza de especies a lo largo de

un ciclo anual (Pozo *et al.*, 2003). También hicimos un análisis comparando el total de especies registradas en cada año por medio de los distintos métodos y técnicas, así como de la composición de la comunidad de mariposas registradas. Las especies registra-

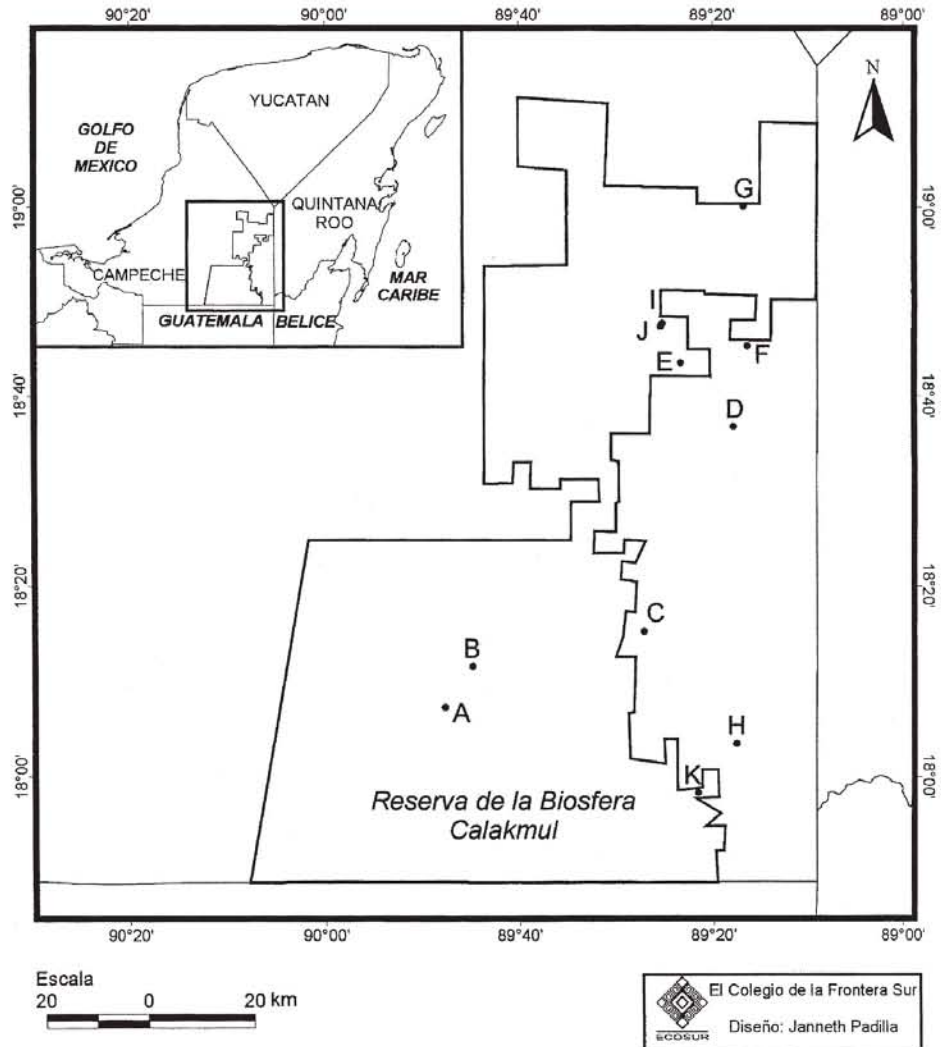


Fig. 1. Localización de la Reserva de la Biosfera Calakmul (RBC).

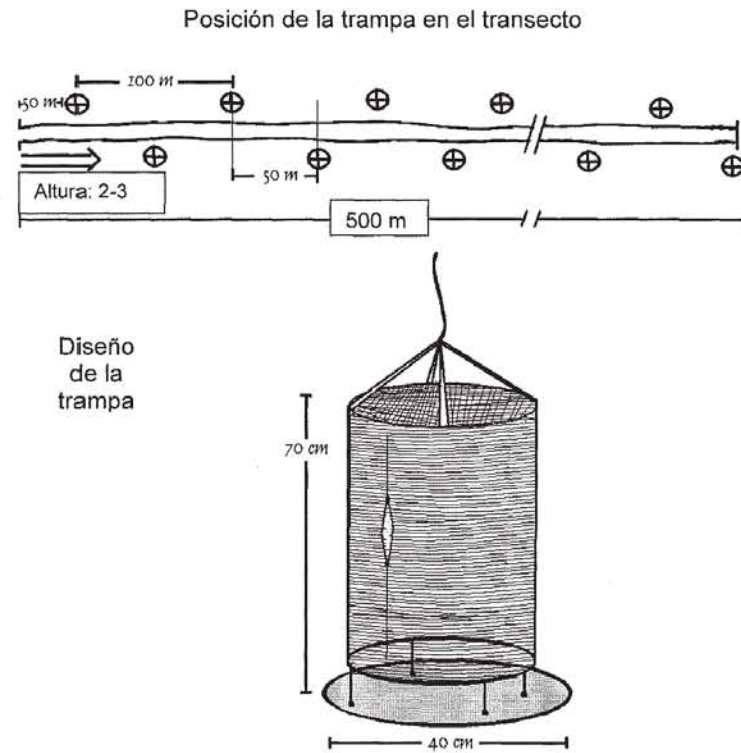


Fig. 2. Posición y diseño de la trampa Van Someren-Rydon en el presente estudio.

das tres veces o menos en un año fueron consideradas como raras. Las especies comunes se seleccionaron como aquellas que se encontraron en al menos un 25% de los sitios de estudio y en el 25% de los días muestreados (modificado de Sparrow *et al.*, 1994). Para las especies comunes y para el total de especies registradas cada año se trazó una curva de acumulación de especies utilizando el programa EstimateS 6 (Colwell, 1994), considerando los diferentes métodos y técnicas.

Resultados

Durante los tres años (275 días de muestreo), registramos un total de 65 385 individuos, que represen-

tan 423 especies de mariposas del sur de Campeche. Éstas se incluyen en 230 géneros de 20 subfamilias pertenecientes a cinco familias de las superfamilias Hesperioidea y Papilionoidea (ver Pozo *et al.*, 2003). El año con un número mayor de individuos registrados fue 1998, mientras que 1999 fue el que registró un número menor. Con respecto a la riqueza de especies, el año 1998 fue en el que se registró el menor número de especies, así como menos especies raras y especies comunes; en 1997 se registró la mayor riqueza y número de especies raras y especies comunes (Cuadro I).

Métodos. El análisis de los datos estandarizados muestra que, tanto el número de especies como el número de individuos registrados, por cada uno de

Cuadro I. Datos de registros anuales para 1997, 1998 y 1999.

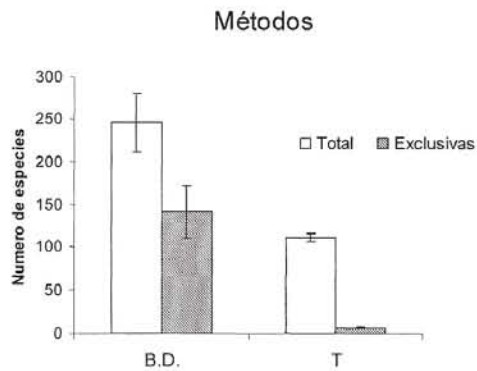
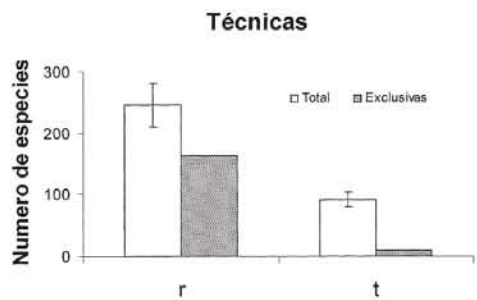
Número de	1997	1998	1999	Totales
Individuos	18 337	33 491	13 517	65 385
Especies	323	215	226	423
Especies comunes	53	34	43	44
Especies raras	122	59	79	143

los métodos, difieren significativamente (en ambos casos $p < 0.001$; Pozo, 2005). Al considerar las especies registradas a lo largo del año, el número de especies encontradas exclusivamente por un tipo de método, es mucho mayor por el de búsqueda dirigida (141 especies) que con el de transecto (siete especies) (Fig. 3). La mayoría de las especies comunes (70%) se registraron por el método BD (Cuadro II); además, de 143 especies clasificadas como raras, únicamente 12 especies fueron registradas por el método de transectos (menos del 10%).

Técnicas. El registro del número de individuos fue significativamente mayor ($p < 0.005$; Pozo *et al.*, 2005), por medio de *t* que por *r*. Para la diferencia entre el número de especies registradas por horas/hombre (*r*) vs. horas/trampa (*t*), no se observó una diferencia significativa ($p > 0.05$), pero la identidad de las especies registradas por hora/hombre a lo largo de un año de muestreo es más del doble que por medio del uso de trampas. El total de especies registradas por *t* representa 56% de las especies registradas exclusivamente por medio de *r* (Fig. 4), con solo nueve especies registradas exclusivamente por *t* (*Aides brilla*, *Wallengrenia o. otho*, *Adelpha p. phylaca*, *Dynamine theseus*, *Callicore texa titania*, *Atlides polybe*, *Cyllopsis sp.*, *Smyrna blomfieldia datis* y *Tigridia acesta ssp.*).

Combinación de métodos y técnicas. Por medio del análisis de las curvas de acumulación de especies obtenidas de los datos de las combinaciones de los métodos y las técnicas (BD-r, BD-t, T-r y T-t), se encontró que la combinación mejor para detectar el mayor número de especies fue BD-r. Las otras tres combinaciones (BD-t, T-r y T-t) tienen entre ellas una

efectividad similar, pero contabilizan menos de la mitad del número de especies registradas por la combinación BD-r (Fig. 5). De hecho, en cada año (Pozo, 2005), la combinación BD-r obtuvo el 80% del total de especies registradas durante todo el año considerando todas las combinaciones. Sin embargo, al tomar en cuenta todas las combinaciones, se puede obtener el 80% de la riqueza de especies haciendo un menor esfuerzo de recolecta. De acuerdo con estas curvas de acumulación de especies, con la mitad del esfuerzo por medio de BD y con 12 días de uso

**Fig. 3.** Especies totales y exclusivas obtenidas con la aplicación de los métodos de Búsqueda dirigida y Trampa Van Someren Rydon.**Fig. 4.** Especies totales y exclusivas obtenidas con la aplicación de las técnicas: horas/hombre (*r*) vs. horas/trampa (*t*).

de trampas, es posible registrar el 80% de las especies esperadas para una región como ésta.

Efecto de la estacionalidad. El análisis de la comunidad de mariposas, considerando las especies con más de 10 registros anuales, mostró que existe una diferencia entre las abundancias y las especies que se registran en cada una de las estaciones del año (Fig. 6). Lo anterior se refleja en la detección de especies y el registro de individuos utilizando los distintos métodos y técnicas. El número de individuos registrado durante la estación de lluvias es más del doble del que se registra para las temporadas de nortes o secas. Sin embargo, el promedio del número de especies registradas por hora o trampa, tanto por cada uno de los métodos ($p < 0.001$), como por las técnicas ($p < 0.003$) utilizadas, es igual entre la temporada de secas y lluvias, siendo menor durante la temporada de nortes (Fig. 7). Si además consideramos, para cada estación del año, a cual familia pertenecen las especies registradas, observamos que si bien la tendencia de la mayoría de las familias es presentar mayor riqueza durante la época de lluvias, para Hesperidae la mejor temporada es la de nortes (Fig. 8).

Registro de especies comunes. La curva de acumulación de especies para las especies comunes presenta una forma similar para los tres años (Fig. 9). Todas las especies comunes fueron registradas en un periodo de 7 a 10 días de muestreo, usando todas las

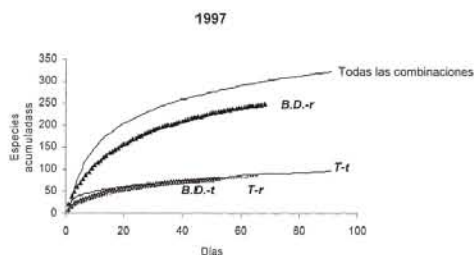


Fig. 5. Curvas de acumulación de especies obtenidas de los datos de las combinaciones en los métodos y las técnicas utilizadas: Búsqueda dirigida- horas/hombre (BD-r), Búsqueda dirigida- horas/trampa (BD-t), Trampa-horas/hombre (T-r), y Trampa-horas/ trampa (T-t).

combinaciones de métodos-técnicas. En el Cuadro II se presenta la lista de especies comunes (44 especies) indicando el método de recolecta por el que se registró cada una; el 36% de las especies fue registrado únicamente por la combinación BD-r y el 30% sólo por T-t. Al usar estas dos combinaciones se registra el 100% de las especies comunes en 7-10 días de muestreo, sin importar la temporada del año.

Discusión

En la última década del siglo XX, con la emergencia de la ciencia de la biología de la conservación, la práctica y la tradición de diferentes tipos de comparaciones biológicas se hicieron imprescindibles y de gran utilidad. Ejemplos de esto son los estudios de selección de áreas para la conservación, así como los programas de monitoreo para evaluar la salud de un ecosistema, en ellos las unidades de muestreo han sido las especies, que se consideran como las unidades de biodiversidad más fácilmente reconocibles (Stork, 1994). Sin embargo, las comparaciones entre datos obtenidos y transformados con diversas técnicas o métodos de muestreo, a menudo arrojan resultados erróneos. Por ello es importante tener claro cual es el objetivo de nuestro muestreo y, por lo tanto, que es lo que debemos de optimizar. Así también como conocer el o los métodos y la(s) técnica(s) de muestreo que se practicaron para obtener las listas de datos que pretendemos comparar en distintos estudios. El análisis de la práctica de distintos métodos y técnicas, durante cada una de las estaciones que se presentan en la región de Calakmul, nos demuestra que el número de individuos y de especies (así como la identidad de las mismas) registrados para un área puede ser muy diferente, dependiendo del diseño del muestreo.

A manera de resumen, a continuación presentamos, cuál es el método o la técnica recomendada para obtener el mayor número de especies o de individuos, según sea el caso en: muestreo de especies comunes, estudios exploratorios, inventarios y monitoreo.

Métodos. Con frecuencia no es recomendado el empleo de transectos para el registro de la diversidad de una región tropical. Sin embargo, por medio de los transectos se puede registrar mayor número de

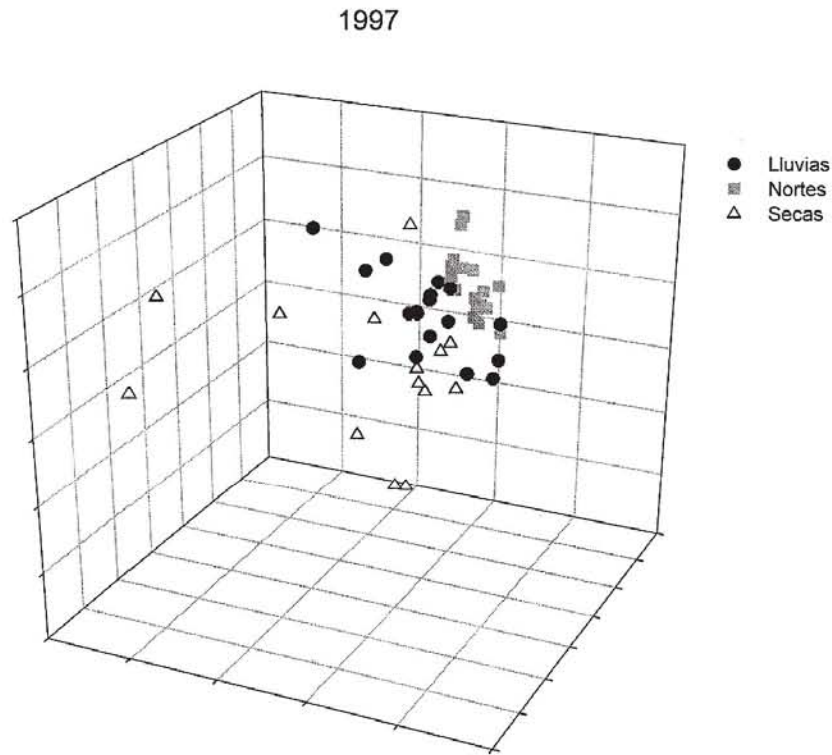


Fig. 6. Efecto de la estacionalidad en función a la abundancia y riqueza de la fauna de mariposas de la Reserva de la Biosfera Calakmul (RBC).

individuos que utilizando solo el método de BD. Esto se puede deber a que en los transectos el registro de especies es muy sistematizado, las observaciones en cada punto permiten incluir los individuos que se registran en vuelo o en otra actividad, así como los presentes en las trampas. Por otra parte, la naturaleza del método BD tiene la atención enfocada en buscar sitios óptimos para el registro de especies, lo que hace que muchos individuos de especies comunes se pasen por alto, con la ventaja de poder ocupar más tiempo en lugares en los que la experiencia indica el posible registro de especies.

Técnicas. Si interesa maximizar el número de individuos registrados, la técnica de trampa es la más reco-

mendable, pero si el interés es registrar las especies presentes (raras o no), la mejor técnica es el empleo de la red entomológica. El número de especies que se registran exclusivamente por medio de la aplicación de la técnica de trampas, solo representa el 2% de las especies registradas para Calakmul (Pozo *et al.*, 2003); sin embargo, el registro de ciertas especies es menos eficiente por este medio que utilizando la técnica t (ver el ejemplo de especies comunes, Cuadro II).

Combinación de métodos y técnicas de muestreo. Al combinar los métodos con las técnicas de muestreo, es notorio que la efectividad del empleo combinado de BD-r permite documentar el 80% de las especies totales registradas en el área. No obstante el esfuerzo

de recolecta es alto. Aunque el registro de especies por la combinación T-t nos proporciona menos del 40% de los registros esperados, la complementariedad de estas dos combinaciones permite reducir el tiempo a la mitad del necesario para obtener una lista confiable (80% de los registros esperados).

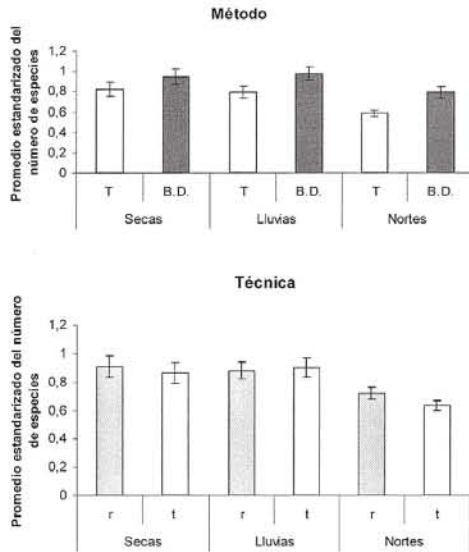


Fig. 7. Promedios estandarizados del número de especies por estación: por método y por técnica.

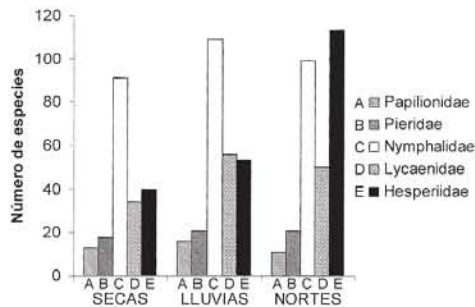


Fig. 8. Número de especies registradas por familia en las tres estaciones del año.

Efecto de la estacionalidad. La estación más exitosa para registrar el mayor número de especies y de individuos es la temporada de lluvias, que inicia en junio o julio (dependiendo del año) y termina en septiembre-octubre. Contrario a las afirmaciones que se dan en los métodos de la mayoría de los artículos, en los que no recolectan en las condiciones meteorológicas con lluvia, nosotros muestreamos con las trampas incluso durante el periodo de lluvias. Es interesante ver que no existe diferencia en la eficiencia de la trampa, pues los resultados de los registros también son favorables para esta temporada. Si el interés de nuestro estudio es el determinar la riqueza de

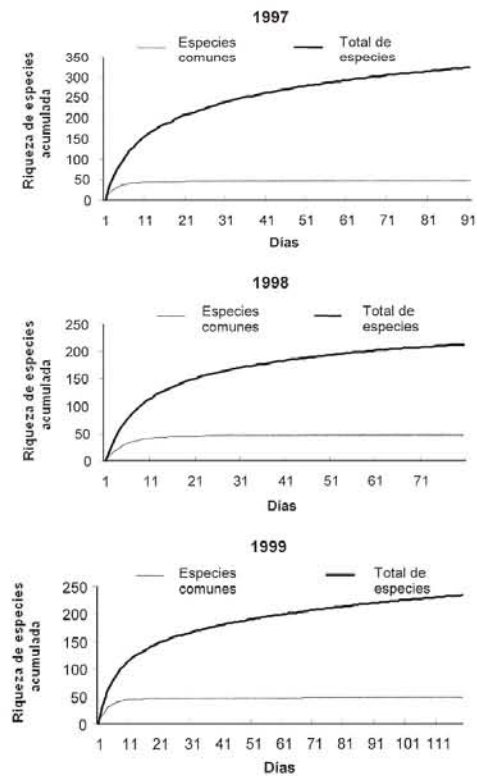


Fig. 9. Curvas de acumulación de especies en 1997, 1998 y 1999, tomando en cuenta el total de especies y el número de especies comunes.

Cuadro II. Método y técnica principal de registro de las especies comunes (E = esporádicamente registrada por ese medio).

Especies	B.D.	T	R	t
<i>Anteos maerula</i>	X		X	
<i>Glutophrissa drusilla tenuis</i>	X		X	
<i>Pyrisitia nise nelphe</i>	X		X	
<i>Kricogonia lysiside</i>	X	E	X	
<i>Phoebis agarithe agarithe</i>	X		X	
<i>P. philea philea</i>	X		X	
<i>Pieriballia viardi viardi</i>	X		X	
<i>Biblis hyperia aganisa</i>	X	E	X	E
<i>Dryas iulia moderata</i>	X	E	X	
<i>Eunica tatila tatila</i>	E	X	E	X
<i>Fountainea euryppyle confusa</i>		X	E	X
<i>Heliconius charitonia vazquezae</i>	X		X	
<i>H. erato petiveranus</i>	X	E	X	
<i>Hermemytychia hermes</i>	X	E	X	
<i>Juditha molpe ssp</i>	X		X	
<i>Marpesia chiron marius</i>	X		X	
<i>Memphis phila boisduvali</i>		X		X
<i>M. pithyusa</i>		X		X
<i>Mestra dorcas amygone</i>	X		X	
<i>Vareuptychia similis</i>	X	E	X	E
<i>Adelpha serpa massilia</i>	E	X	X	E
<i>Anartia amatheia venusta</i>	X		X	
<i>Anthanassa frisia tulcis</i>	X		X	
<i>Archaeoprepona demophon centralis</i>		X		X
<i>A. demophon gulina</i>		X		X
<i>Calephelis sp.</i>	X		X	
<i>Cissia pseudoconfusa</i>		X		X
<i>Hamadryas februa ferentina</i>		X		X
<i>H. julitta</i>		X		X
<i>Historis odius dious</i>		X		X
<i>Leptotes cassius striata</i>	X		X	
<i>Memphis foreri</i>	E	X		X
<i>Morpho achilles montezuma</i>	E	X	E	X
<i>Pareuptychia ocirrhoe</i>	E	X		X
<i>Siproeta stelenes biplagiata</i>	X	E	X	E
<i>Taygetis virgilia</i>		X		X
<i>Thessalia theona theona</i>	X		X	
<i>Vareuptychia usitata pieria</i>	X	E	X	E
<i>Anaea troglodyta aidea</i>		X		X
<i>Myscelia ethusa ethusa</i>		X		X
<i>Nica flavilla bachiana</i>		X		X
<i>Yphitimoides renata disaffecta</i>		X		X
<i>Eumaeus toxea</i>	X		X	
<i>Polygonus manueli manueli</i>	X	E	X	

la región, el esfuerzo de muestreo debe concentrarse durante la temporada de lluvias. Sin embargo, debe tenerse en cuenta que el registro de especies, durante esa estación, nos dará la mayor riqueza para las familias Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae y Lycaenidae, pero estaremos subestimando el registro de riqueza de la familia Hesperidae.

Varios autores en sus trabajos reconocen que los resultados que analizan pueden cambiar si se considera un muestreo en otra estación del año (Lamas, 1991; Kremen, 1992; Sparrow, 1994; Daily y Ehrlich, 1995; Hughes *et al.*, 1998), lo que debería ser un axioma cuando se hacen estudios comparativos de listas de especies. Un problema logístico que se presenta ante esta recomendación, es que si bien ésta es la mejor temporada para muestrear mariposas en estas regiones, el acceso a las zonas de estudio es difícil durante tal estación.

Muestreo de especies comunes. De acuerdo con Sparrow *et al.* (1995) y con los resultados de este estudio, se puede afirmar que utilizando métodos y técnicas complementarios en cualquier temporada del año, durante un periodo de 7 a 10 días, podremos registrar todas las especies comunes presentes en una localidad; si las condiciones meteorológicas no son extremas.

Después de estos comentarios, podemos hacer recomendaciones específicas para determinados tipos de estudio o recomendaciones sobre el tipo de información que debe conocerse para utilizar una lista de especies con fines comparativos. Además, se debe considerar que estos resultados cuantitativos en general coinciden con la experiencia en 10 estudios equivalentes efectuados en varias partes de México durante los últimos 25 años (1977-2002), *v. gr.* Luis y Llorente (1990), Luis *et al.* (1991), Vargas *et al.* (1994, 1999), Bizuet *et al.* (2001) y Monteagudo *et al.* (2001).

Estudios exploratorios. En estos estudios se incluyen a los conocidos como RAPs por sus siglas en inglés (Rapid Assessment Program). Considérese un muestreo de siete días de duración, que emplea los métodos y técnicas complementarios de BD-r y T-t, éste permitirá documentar todas las especies comunes presentes en el área y el 30% de las demás especies esperadas para el área, es decir, que nuestra lista no representará siquiera la mitad de las especies de

la región. Además deberemos considerar la temporada del año en la que se está muestreando, con ello sabremos que familia(s) estará(n) mejor representada(s) dentro de dicho porcentaje. En estos casos los datos permiten ser usados para trabajos de distribución de algunas especies o para conocer si un área puede ser motivo de visitas posteriores.

Estudios para inventarios. Una de las finalidades principales de un inventario es obtener una lista exhaustiva o 'completa' de la riqueza de especies de un lugar. Aunque generalmente las listas de especies para determinada localidad no contemplan las abundancias de las mismas, un inventario siempre debería registrar esos datos (Stork y Samways, 1995). Para documentar la lista de especies de una localidad, siempre deberemos considerar el muestreo en las distintas estaciones que se presenten en la localidad o región. Además, con el fin de optimizar el esfuerzo de recolecta, se recomienda el uso de las combinaciones de métodos y técnicas complementarios (BD-r y T-t), aunque es factible reducir el muestreo por medio de la combinación T-t a doce días de muestreo repartidos entre las estaciones que se registren en la localidad. Siete días por estación proveerán una lista confiable, siempre que en ese lapso se exploren a distintos tiempos diarios los diversos hábitats de un ecotopo determinado, *v.gr.* inflorescencias de distinto tipo, claros de bosque a distintas alturas, sotobosque, playas de arroyos o ríos, material orgánico en descomposición, etc.

Estudios con fines de monitoreo. Según la definición presentada por Stork y Samways (1995), un monitoreo consiste en evaluaciones intermitentes (regulares o irregulares) que nos permitan conocer desviaciones de un estándar determinado. Esta definición nos revela la importancia de que los métodos y las técnicas utilizadas para la evaluación de la diversidad de especies de un lugar, nos permitan que los resultados sean comparables. Además, para conocer si existen cambios en la comunidad que se estudie, es necesario tener una base sólida para nuestras comparaciones. En esencia, un monitoreo no requiere de listas de especies completas o exhaustivas, sin embargo sí requiere de un diseño específico, que respete la continuidad de las normas de muestreo establecidas a lo largo del tiempo. Este trabajo muestra

como nuestros resultados pueden aparentar cambios de la diversidad de especies de un sitio, que pueden deberse exclusivamente a los métodos o técnicas utilizadas en cada momento. Por otra parte, también exhiben cómo una lista puede ser diferente al muestrear en diferentes estaciones del año, aunque los métodos y las técnicas sean las mismas. Entonces, como recomendación, se advierte que es muy importante fijar los tiempos de muestreo, las temporadas o periodos estacionales y los métodos y técnicas a utilizar. Existen casos en los que el monitoreo se enfoca a una familia en particular o a un conjunto de especies predeterminado, en una situación así, será indispensable conocer la mejor estación del año para registrarla, a la vez de evitar condiciones meteorológicas variables que alteran los muestreos.

Estudios en los que se hace uso de comparaciones de listas de especies. En este caso en particular, no se trata de decir cómo diseñar el muestreo para hacer comparaciones de listas de especies, sino que el punto medular se refiere a la importancia de conocer los métodos y técnicas de obtención de las listas que vayamos a comparar. Muchas veces no es factible conocer la forma o norma, si la hubo, con que se obtuvo la información de las especies presentadas en una lista; sin embargo, en los casos en los que se pueda distinguir la procedencia de los datos, es recomendable seleccionar los que sean comparables entre sí, ya sea por los métodos o técnicas utilizados, o por el esfuerzo de recolecta durante el tiempo o en los hábitats presentes en los sitios de estudio. Podemos citar el ejemplo de los resultados que se obtuvieron al comparar las listas de especies de Calakmul, con aquellas de Tikal-Guatemala (Austin *et al.*, 1996), Belice (Merman, 1991) y el estado de Quintana Roo- México (De la Maza y Gutiérrez, 1992) (ver Pozo *et al.*, 2003). Para la lista de las especies de Tikal, se conocían los métodos, las técnicas, la estacionalidad y los hábitats muestreados, por lo que se pudo seleccionar una lista que fuera comparable con los datos obtenidos por nosotros; para Belice también se pudo hacer una selección; sin embargo, para el caso de Quintana Roo no fue posible. El resultado (Cuadro III) indica similitud escasa con este último, no obstante que la región sur en gran parte es un continuo de la vegetación que se presenta en la región de Calakmul.

Cuadro III. Número de especies registradas para Calakmul que se encuentran presentes en el estado contiguo de Quintana Roo (QROO), en Belice (BEL) y en el parque nacional Tikal, Guatemala (TIKAL) registradas para la región de Calakmul (CAL). Se muestra el porcentaje de especies de Calakmul (428 spp.) compartidas entre los sitios especificados. Datos de Q. Roo tomados de De la Maza y Gutiérrez (1992), de Belice tomados de Meerman (1993, 1999) y de Tikal de Austin *et al.* (1996). (Cuadro tomado de Pozo *et al.*, 2003). En paréntesis el número de especies exclusivas de Calakmul.

CAL TOTAL	CAL-TIKAL	CAL-QROO	CAL-BEL	CAL-QROO-BEL-TIKAL
428 (66)	298	249	230	158
100% (15%)	70%	58%	54%	37%

La comparación biogeográfica basada en listas de especies puede resultar en cifras alternativas dependiendo de cuan completa fue hecha, por tanto es importante saber como la obtuvimos y que muestreos seguimos.

Agradecimientos

Para el desarrollo de este trabajo se contó con recursos financieros de CONABIO, a través de los proyectos J112 y Q049, y de ECOSUR. También agradecemos a Janneth Padilla por la elaboración del mapa y a Pedro Ramírez por su ayuda en los análisis estadísticos. A Carlos Galindo por su asesoría en el diseño experimental del trabajo en Calakmul. A Juan J. Morrone sus correcciones y a los proyectos 32002 y 36488 de CONACyT y 218502-3D de DGAPA, UNAM y PAPIME EN 202504.

Referencias

Austin, G.T., N.M. Haddad, C. Méndez, T.D. Sisk, D.M. Murphy, A.E. Launer y P.R. Ehrlich. 1996. Annotated checklist of the butterflies of Tikal National Park area of Guatemala. *Trop. Lepid.*, 7: 21-37.

Beccaloni, W.G. y J.K. Gaston. 1995. Predicting the species richness of Neotropical forest butterflies: Ithomiinae (Lepidoptera) as indicators. *Biol. Conserv.*, 71: 77-86.

Belshaw, R. y B. Bolton. 1993. The effect of forest disturbance on leaf litter ant fauna in Ghana. *Biodivers. Conserv.*, 2: 256-666.

Bizuet, Y., A. Luis y J. Llorente. 2001. Mariposas del Parque Nacional El Chico, Hidalgo, y sus relaciones biogeográficas con cinco zonas aledañas al Valle de México (Lepidoptera: Papilionoidea). *SHILAP Rev. Lepidop.*, 29(114): 145-159.

Brown, A.J. y S.M. Boyce. 1998. Line transect sampling of Karner blue butterflies (*Lycaeides melissa samuelis*). *Environ. Ecol. Stat.* 5: 81-91.

Brown, K.S. Jr. 1972. Maximizing daily butterfly counts. *J. Lep. Soc.*, 23: 183-195.

Brown, K.S. Jr. 1991. Conservation of Neotropical environments: Insects as indicators, pp. 349-404. In *The conservation of insects and their habitats*, eds. N.M. Collins y J.A. Thomas. Academic Press. Londres.

Brown, K.S. Jr. 1997. Diversity, disturbance, and sustainable use of Neotropical forest: Insects as indicators for conservation monitoring. *J. Ins. Conserv.*, 1: 1-18.

Colwell, K.R. y A.J. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 345: 101-118.

Daily, C.G. y P.R. Ehrlich. 1995. Preservation of biodiversity in small rainforest patches: Rapid evaluations using butterfly trapping. *Biodivers. Conserv.*, 4: 35-55.

De la Maza, R.G. y D. Gutiérrez-Carbonell. 1992. Ropalóceros de Quintana Roo, su distribución, origen y evolución. *Rev. Soc. Mex. Lep.*, 15(1): 1-43.

DeVries, J.P., D. Murray y R. Lande. 1997. Species diversity in vertical, horizontal and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biol. J. Linn. Soc.*, 66: 343-364.

DeVries, J.P., T.R. Walla y H.F. Greeney. 1999. Species diversity in spatial and temporal dimensions

- of a fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforest. *Biol. J. Linn. Soc.*, 68: 333-353.
- Favila, E.M. y G. Halffter.** 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, 72: 1-25.
- Fisher, L.B.** 1999. Improving inventory efficacy: A case study of leaf-litter ant diversity in Madagascar. *Ecol. Appl.*, 9: 714-731.
- Gaston, J.K.** 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405: 220-227.
- Hamer, C.K., K.J. Hill, L.A. Lacey y M.A. Langan.** 1997. Ecological and biogeographical effects of forest disturbance on tropical butterflies of Sumba, Indonesia. *J. Biogeogr.*, 24: 67-75.
- Hill, J.C.** 1995. Linear strips of rain forest vegetation as potential dispersal corridors for rain forest insects. *Conserv. Biol.*, 9: 1559-1566.
- Hill, J.C.** 1999. Butterfly spatial distribution and habitat requirements in a tropical forest: Impacts of selective logging. *J. Appl. Ecol.*, 36: 564-572.
- Howe, W.H.** 1975. *The butterflies of North America*. Doubleday & Company, INC. Garden City, Nueva York.
- Hughes, B.J., C.G. Daily y P.R. Ehrlich.** 1998. Use of fruit bait traps for monitoring of butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *Rev. Biol. Trop.*, 46: 697-704.
- Janzen, H.D.** 1986. The eternal external threat, pp. 286-308. En: *Conservation biology*, E.M. Soulé. (ed.) Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Kim, C.K.** 1993. Biodiversity, conservation and inventory: Why insects matter. *Biodiver. Conserv.*, 2: 191-214.
- Kremen, C.** 1992. Assessing the indicator properties of species assemblages for natural areas monitoring. *Ecol. Appl.*, 2: 203-217.
- Kremen, C.** 1994. Biological inventory using target taxa: A case study of the butterflies of Madagascar. *Ecol. Appl.*, 4: 407-422.
- Lamas, G.** 1985. Los Papilionoidea (Lepidoptera) de la Zona Reservada de Tambopata, Madre de Dios, Perú. I. Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae (En Parte). *Rev. Per. Ent.* 27: 59-73.
- Lamas, G., K.R. Robbins y J.D. Harvey.** 1991. A preliminary survey of the butterfly fauna of Pakitza, Parque Nacional del Manu, Peru, with an estimate of its species richness. *Publ. Mus. Hist. Nat. Univ. Nac. Mayor San Marcos*, 40: 1-19.
- Laurance, F.W. y O.R. Jr. Bierregaard.** 1997. *Tropical forest remnants: Ecology, management and conservation of fragmented communities*. The University Chicago Press, Chicago y Londres.
- Lawton, H.J., E.D. Bignell, B. Bolton, G.F. Bloemers, P. Eggleton, M.P. Hammond, M. Hodda, D.R. Holts, B.T. Larsen, A.N. Mawdsley, E.N. Stork, S.D. Srivastava, y D.A. Watt.** 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature*, 391: 72-75.
- Luis, A. y J. Llorente.** 1990. Mariposas en el Valle de México: Introducción e historia. 1. Distribución local y estacional de los Papilionoidea de la Cañada de los Dinamos, Magdalena Contreras, D.F., México. *Folia Ent. Mex.*, 78: 95-198.
- Luis, A., I.F. Vargas y J. Llorente.** 1991. Lepidoptero fauna de Oaxaca I. Distribución y fenología de los Papilionoidea de la Sierra de Juárez. *Publ. Esp. Mus. Zool. UNAM*, 3: 1-121.
- Martínez, E. y C. Galindo-Leal.** 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: Clasificación, descripción y distribución. *Bol. Soc. Bot. Méx.*, 71: 7-32.
- Meerman, J.C.** 1999. Lepidoptera of Belize. 1. Butterflies. *Trop. Lep.*, 10 (Suppl. 1): 3-32.
- Morrone, J.J.** 1999. How can biogeography and cladistics interact for the selection of areas for biodiversity conservation? A view from Andean weevils (Coleoptera: Curculionidae). *Biogeographica*, 75: 89-96.
- Noss, F.R.** 1990. Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach. *Conserv. Biol.*, 4: 355-364.
- Orians, H.G.** 2000. Biodiversity and ecosystem processes in tropical ecosystems. *Rev. Biol. Trop.*, 48: 297-303.
- Owen, F.D.** 1975. Estimating the abundance and diversity of butterflies. *Biol. Conserv.*, 8: 173-183.
- Pearson, L.D. y F. Cassola.** 1992. World-wide species richness patterns of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae): Indicator taxon for biodiversity and conservation studies. *Conserv. Biol.*, 6: 376-391.
- Pollard, E.** 1977. A method for assessing changes in the abundance of butterflies. *Biol. Conserv.*, 12: 115-134.
- Pollard, E. y J.T. Yates.** 1993. *Monitoring butterflies for ecology and conservation*. Chapman and Hall. Londres.
- Pozo, C.** 2005. Inventario y monitoreo de mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) de la Reserva de la Bios-

fera de Calakmul, Campeche: Análisis espacial, temporal y del efecto del disturbio. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM.

Pozo, C., A. Luis-Martínez, S. Uc-Tescum, N. Salas-Suarez y A. Maya-Martínez. 2003. Butterflies (Papilionoidea and Hesperioidea) of Calakmul, Campeche, Mexico. *Southw. Nat.*, 48(4): 505-525.

Rydon, A. 1964. Notes on the use of butterfly traps in East Africa. *J. Lep. Soc.*, 18: 51-58.

Sparrow, R.H., D.T. Sisk, P.R. Ehrlich y D.D. Murphy. 1994. Techniques and guidelines for monitoring neotropical butterflies. *Conserv. Biol.*, 8, 800-809.

Stoms, M.D. y E.J. Estes. 1993. A remote sensing research agenda for mapping and monitoring biodiversity. *Int. J. Rem. Sens.*, 14: 1839-1860.

Stork, N.E. 1994. Inventories of biodiversity: more than a question of numbers. pp. 81-100. In: Forey P. L., C.J. Humphries, y R.I. Vane-Wright (eds.), *Systematics and conservation evaluation*. The Systematics Association Special volume No. 50, Clarendon Press, Oxford.

Stork, N.E. 1995. Measuring and inventorying Arthropod diversity in temperate and tropical forest, pp. 257-270. En: Boyle, T. (ed), CIFOR, Bogor.

Stork, N.E. y M.J. Samways. 1995. Inventorying and Monitoring, chapter 7, pp. 457-543. En: Heywood, V.H. (ed.), *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge University Press y UNEP. Cambridge.

Tilman, D. 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, 405: 208-211.

Vargas, I.F., J. Llorente y A. Luis. 1994. 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 Ent. Mex.*, 86: 41-178.

Vargas, I.F., J. Llorente y A. Luis. 1999. Distribución de los Papilionoidea (Lepidoptera: Rhopalocera) de la Sierra de Manantlán (250-1650 msnm) en los estados de Jalisco y Colima. *Publ. Esp. Mus. Zool. UNAM*, 11: 1-153.

Watt, D.A., E.N. Stork, P. Eggleton, S.D. Srivastava, B. Bolton, B.T. Larsen, J.D.M. Brendell, y E.D. Bignell. 1997. Impact of forest loss and regeneration on insect abundance and diversity, pp. 273-286. En *Forest and insects*, eds. E.N. Stork y D.M. Hunter. Chapman and Hall, Londres.

**3c. SEASONALITY AND PHENOLOGY OF BUTTERFLIES IN CALAKMUL
BIOSPHERE RESERVE**

Carmen Pozo*, Armando Luis-Martinez**, Jorge Llorente-Bousquets**, Noemí Salas-Suarez*, Aixchel Maya-Martinez* and Isabel Vargas-Fernandez**

*Depto. de Ecología Terrestre, El Colegio de la Frontera Sur
A.P. 424, Chetumal, Quintana Roo, C.P. 77000, México

**Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”. Facultad de Ciencias.
Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria.
Apdo. Postal 70-399, C.P. 04510, México, D. F., México.

cpozo@ecosur-qroo.mx

Abstract

1. The phenology of the Rhopalocera was analyzed in the Calakmul Region (CR), state of Campeche, México, over the course of three years: 60,662 individuals were recorded, of 359 species in 207 genera, 18 subfamilies, 5 families, and 2 superfamilies.
2. It was found that monthly fluctuation in diversity is defined by the rare species. Highest diversity was recorded during October and November.
3. HesperIIDae (135 species) and Nymphalidae (111 species) were the most diverse families, and showed greater variation with respect to distribution of species richness throughout the year. Papilionidae showed greatest species richness during the dry season. Pieridae, Nymphalidae and Lycaenidae showed peaks of largest species richness and relative abundance during the rainy season.
4. A comparison was made between the present study and faunal studies of Atoyac de Álvarez, state of Guerrero, and of Manantlán, in Jalisco and Colima states. Notable similarities were observed among phenology in the three regions, especially between CR and Manantlán
5. Phenology of those species with the largest relative abundance was analyzed in relation to wingspan as a parameter of species size. The small and medium groups, taken together, provide variations in species richness.
6. An analysis of species' seasonality was carried out applying to the data matrices, a NMDS, ANOSIM and a SIMPER using the program PRIMER 4.0. It was found differences among the composition of butterfly communities with respect to the seasons.

Introduction

Phenology is the study of the sequence of determined biological events; this type of observation began with the first agrarians of many cultures (Williams-Linera and Meave, 2003; Shapiro *et al.*, 2004). With respect to insects, it is defined as the process of the appearance of different stages in the life cycle of a taxonomic group over the course of a year, and during several seasons (dry and wet or warm and cold periods). Among butterflies, this phenomenon has generally been described based on the appearance of the adult stage or imago of diverse species. The presence and activity of each generation has been explained as a function of diverse climatic or vegetation factors, such as temperature, precipitation, seasonality of vegetation, food availability and quality. It has been related to fruiting or flowering plants (Tanaka and Tanaka, 1982; Young, 1982; Scott, 1986; Wolda, 1987, 1988a), to annual humidity distribution (Wolda, 1987), as well as to cloudiness (Luis and Llorente, 1990), photoperiodic changes (Shapiro, 1975), substrate availability and palatability of larval food plants (Owen *et al.*, 1972).

Like many other insects, butterflies present life cycles that are strictly linked to seasonal changes such as temperature, day length or photoperiod, and humidity, among others (Owen, 1971). Young (1982) found that small-sized organisms have their largest populations during the most humid season of the year, due to the fact that they are more subject to water loss. Butterfly size showed great variability (*v. gr.* *Heliopetes alana*, *Pyrisitia nise nelphe* and *Leptotes cassius striata* (small) *vs.* *Archaeoprepona demophon centralis*, *Archaeoprepona demophon gulina* and *Morpho achilles montezuma* (large)), therefore Vargas *et al.* (1999), based on the premise that average wing size is proportional to average body size established three sizes: small ≤ 30 mm in wingspan; medium = [31 - 50 mm], and large ≥ 51 mm.

Species richness is influenced by climatic factors which determine reproduction and survival conditions and therefore the number of individuals or biomass documented.

Voltinism is defined as the relationship between life cycle, annual climatic behavior, and the number of generations per year. Depending on the number of generations per year, terms such as univoltinism, bivoltinism and multivoltinism are used to characterize the phenology of a population, species, or taxon (Gullan and Cranston, 2000). Flight in adults is fundamental to carrying out diverse vital actions such as feeding, reproduction, and oviposition. Not only is the simultaneous existence of temperature, humidity, wind, and adequate sunlight required, it is also necessary that nutritional resources for different life stages are available. This includes food plants for larvae and liquid sustenance for adults, such as plants in flower or fruit, fermenting vegetative or animal material, or small puddles from which substances in solution may be obtained. Gilbert and Singer (1975) and Shapiro (1975) suggested that interactions with hostplants and climate may explain most of the lepidoptera occurrence patterns; Shapiro (1975) also emphasized that this is reflected in the seasonal history that tends to be extremely conservative even at the family level, and example is the stage of development where diapause takes place (*e. g.* during the pupa stage in Pieridae and during the egg stage in many Lycaenidae).

The phenology of insect fauna is summarized by a graph of species emergence throughout the year, which shows butterfly records obtained through several generations during several years. When studying phenology, we can distinguish at least three principal components of the insect community. The first one refers to species which exist year after year, regardless of the particular conditions of any given year. The second one consists of species occurring in a given season, generally univoltine species. The third one consists of species whose abundance is too low to establish their seasonality.

Describing insect phenology are difficult by the methods used to record species by area or season. Species behavior, relative abundance, and the sampling methods are usually biased towards some groups. Often, information on relative abundance does not correspond with reality. For example, greater efforts are employed in collecting rare or much localized species, and fewer efforts to collect abundant or common, vagile, and widely distributed species (eurytopics).

The objective of this paper is to describe seasonal and phenological patterns of the butterfly community (Papilionoidea and Hesperioidea) in the tropical forest of Calakmul region using two different methodologies during 26 months over the course of three years.

Methods

Area of study

The municipality of Calakmul is found in southeastern Campeche State, in the center of the Yucatan Peninsula. With an area of 16,806 km², it borders with State of Quintana Roo to the East, and to the South with the Department of El Peten, Guatemala. Almost half of the municipality was placed under protection with the decree of Calakmul Biosphere Reserve (CBR) in 1989. The CBR includes an area of 7,232 km², with an altitude of 100 to 300 m above sea level (Fig. 1). The Reserve has a subhumid, warm climate. Annual precipitation ranges from 600-1200 mm and annual average temperature is 24.6 °C (Fig. 2). The dry season lasts from February to May, followed by the rainy season, from June to September, which in turn is followed by the “nortes” season, from October to January. “Nortes” refers to frequent fronts of cold winds which cross the Gulf of Mexico and carry humidity from NE to SW direction (Williams-Linera and Meave, 2002).

In the CBR, seven vegetation types may be distinguished: tall tropical evergreen forest, medium height tropical semi-evergreen forest, medium height tropical semi-deciduous forest, savanna, low tropical semi-evergreen forest, low tropical semi-deciduous forest and, low tropical semi-deciduous seasonally flooded forest (Martínez and Galindo-Leal 2002). The medium height tropical semi-evergreen forest and low tropical semi-deciduous forest dominate the landscape within the CBR.

Sampling

This study is derived from samplings conducted as part of a larger study in which butterfly censuses were taken in order to find out which species were present in the area under study (see Pozo *et al.*, 2003) and to establish monitoring of butterfly communities in the Calakmul region.

Samples were taken during 267 days distributed over the course of 26 months, during three years (Table 1). The sampling methods included entomological aerial nets, Van Someren-Rydon traps, and visual recording. Field work was conducted primarily in medium height tropical semi-evergreen forest and low tropical semi-deciduous forests. Some sampling was conducted in tall tropical evergreen forest (for more detail on sampling methods see Pozo *et al.*, 2003). All information was entered in the data base of the Lepidopterological Collection in the Zoology Museum, ECOSUR, Unidad Chetumal. The database for this study includes 60,662 records. The records include 359 species in 207 genera, which represent 18 subfamilies, 5 families, and 2 superfamilies (Pozo *et al.*, 2003). The majority of individual sampled were captured, taxonomically identified, and released. In order to avoid repeated counting of individuals, during three months, species captured in traps were marked and recaptures were identified. Recapture data confirms that individuals

do not usually return to traps (Hughes *et al.* 1998). On the other hand, only long-lived and phylopatric species, or those with reduced “home range” could cause a bias in the data, but these are very scarce.

Analysis

In order to describe the phenology (monthly approach), the analysis was divided into three parts. First, the total number of individuals and species recorded were considered. Second, the analysis was carried out at the family level, and the third part describes the phenology of the most abundant species (species with 90 or more records during the three years of sampling, see Appendix I), considering the wingspan size. The abundant species were divided into three categories (sizes) according to the methodology employed by Young (1982) and Vargas *et al.* (1999). Once the size groups were selected, phenology graphs were made for each group according with their species richness and total relative abundance.

Seasonality

For each year, a data matrix was constructed recording the species and their abundance for each season (dry, rainy, and “nortes”). An NMDS analysis was applied for each matrix. To this end, we first log-transformed the data, according to the Box and Cox test (Legendre and Legendre 1998). For these analyses we used the PRIMER 4.0 software (Carr, 1996), and results were graphed using the SigmaPlot Version 7.1 – Systat software. In order to statistically evaluate differences among groups in each season, an ANOSIM test (ANALYSIS OF SIMILARITIES) was applied, and later, a SIMPER (SIMILARITY PERCENTAGES) analysis was

applied to detect those species that contributed to form groups, and those species which act as discriminants among groups (Herrando-Pérez, 2002).

Results

Phenology

In general, the phenological pattern found in this study was similar to those described by de la Maza and de la Maza (1985) and Austin *et al.* (1996) with a peak butterfly diversity at the end of the dry season and other peak during the wet season. A reduced species number occurred from the end of the wet season to the middle of the dry season (Fig.). Nine percent of the total Calakmul butterfly species have been recorded in every month, this is very similar with the 10% found by Austin *et al.* (1996) for the Tikal area (around 100 km from Calakmul).

The month with highest species richness was October 1997, with 231 species, and the month of greatest relative abundance was August 1998 with 17,324 records, which is more than the 1997 annual total (16,257 records). The highest species richness was found during October and November, in agreement with previous studies in México (Vargas-Fernández *et al.*, 1992, 1999). This period coincides with the end of the rainy season. The year with highest richness was 1997 with 265 species recorded (74% of the total species recorded) very similar to the richness found in 1998 (261 species). During 1999 species richness decreased reaching just 58% of total annual species richness recorded in this study.

It is expected that the more individuals captured or recorded, the larger the number of species represented. Nevertheless, this is not always true. In August 1998, only 108 species were recorded (Table 2), but of all the months sampled, the largest proportion of individuals (28.56%) was obtained this month. Of 17,324 individuals recorded that

August, only three migratory species comprised 86.5% of the sample: *Memphis pithyusa*, *Anaea troglodyta aidea* and *Eunica tatila tatila*. The former is the species most often recorded in this study, with 12,848 records (Appendix I).

Table 3 shows that 90.8% of species were represented by 19.7% of individuals recorded, whereas those species which were present from nine to twelve months equaled 28.4% of total species and 95.4% of the records. 140 species were present during six or more months of the year (98.1% of all records), and 178 species were only recorded during three or fewer months, this representing half of all fauna studied (49.58% of species and 1.31% of records). Among all species studied, 183 are represented by 10 or fewer records (60 of which were only recorded once). These are the “rare” species and represent 0.001% of the records.

Butterflies were divided into five groups according to relative abundance (Fig. 3). The first group contains species represented by ten or fewer records (183 species), the second by 11 to 100 records (110 species), the third by 101 to 1000 records (55 species), the fourth by 1001 to 10,000 records (10 species) and the fifth by more than 10,000 records. This last group only included one species (*Memphis pithyusa*). Monthly variation in species richness is clearly defined by the first two groups, represented by 293 species (81.6% of total species richness and 7.5% of total relative abundance), 96 of which were recorded during only one month (of those, 35 in October), and 60 of these represented by only one individual (21 in October) (Fig. 3, Table 4). Table 4 shows species frequency by month, from those which were present all year (33 species) to those which were only recorded only during one month. It is remarkable that half of the fauna (178 species) was recorded during three or fewer months, whereas 84 species were present during 10 or more months. Thus, half of the species are strongly seasonal (49.6%).

The two peaks in species richness coincide with the maxima of relative abundance (Fig 3 and Tables 2 and 4). The largest peak takes place from June to December, which corresponds with the rainy season, although there were markedly fewer species during September. The smallest peak takes place from February to April. We estimated that at least 110 species should fly per month, if we consider that 28-35% of species in this study were found during the entire year, and every year. Monthly species richness was produced as a consequence of seasonal species assemblages (uni- and bivoltines), particularly by the rare species of the first two relative abundance categories (Table 4), which are often stenotopics and are restricted to the rainy season.

Phenology by family

The most diverse families are those which show the largest variation in species richness throughout the year (Hesperiidae = 135 species, and Nymphalidae = 111 species, Fig. 4). Papilionidae behaved differently from other families, exactly as it was reported by Austin (1996) for Tikal; its species richness was not directly related to the rainy season. Rather, they were present during late dry season into the early rainy months, decreasing during the cold season. Pieridae remained more or less constant throughout the year, showing a slight increase in species richness during the rainy months of August to November. Hesperiidae, Nymphalidae and Lycaenidae showed two high species richness periods: the first and lesser during the dry season, and the second and greater during the rainy season separated by the month of May, the driest month of the year, when the number of species was largely reduced. The number of species present in the rainy season as compared to the dry season was more than double for Lycaenidae and more than triple for Hesperiidae (Figure 4).

The largest species richness of the Papilionidae occurred during the dry season and at the beginning of the rainy season. Their relative abundance was distributed irregularly throughout the year, but the largest number of individuals (27.5%) was recorded in April (Figure 4). The highest species richness was found in July, with 13 species, followed by April (during the dry season) and August (during the rainy season) with 11 species. Pieridae (Figure 4) showed two peaks of species richness and relative abundance (Table 4), the largest of these being recorded in the rainy season. Highest species richness occurred from August to November; October was the peak month for species richness, with 21 species, and was also the month during which the greatest number of individuals was recorded.

Nymphalidae showed its highest species richness and relative abundance during the rainy season, with highest species richness in October and greatest abundance in August. During the dry season, March was the month with the highest species richness and April with the largest abundance. The difference in abundance between dry and rainy seasons was greatly accentuated: 90% between the months of highest and lowest abundance (Table 5). Lycaenidae showed a similar pattern to Nymphalidae, with two peaks of species richness. The highest was in October, with 44 species, and the smaller in March, with 25; the highest abundance for this family occurred in August, and the lowest species richness and abundance in January.

Phenology of abundant species related to size

Sixty eight species were considered abundant (Appendix I). These species are distributed among five families; Nymphalidae with 51 species was the largest. The group of 68 species represents 91.6% of the records, but only 18.9% of species richness. Of the three groups

formed according to established size categories, 25 species were small, 32 were medium, and eleven were large.

There is a medium variation with respect to seasonal trends in species richness of the three size categories (Fig. 5). For the small-sized group, a difference of 40% exists between the months of highest and lowest species richness. For medium-sized butterflies, this difference is 31.25%, and for the large, 36%. This is due to the fact that, of the 68 species, 75% are recorded during the entire year. It is calculated that the same phenomena should occur in 22.5% of the remaining cases. Figure 5b shows the largest relative abundance for the three categories from June to December, with a strong decrease during September.

Seasonality

Butterfly diversity is significantly variable among dry, rainy, and cold seasons (Fig. 6) every year (1997: stress = 0.15, 1998: stress = 0.05 and 1999: stress = 0.18). Of the 359 species used for this analysis, only 9% (32 species) provided more than 80% of the effective data when grouping the communities in each of the three seasons (Appendix II), while 50% of differentiation among communities of each season was determined by the relative abundance of 31 species (8.6% of the total). Of the 32 species comprising the communities in each season, two did not contribute to the distinction among communities (*Myscelia cyaniris* and *Siderone galanthis*), and one did not contribute to the formation of groups (*Marpesia chiron*), although it did when groups were analyzed separately. Of the 32 species, only three did not belong to Nymphalidae: *Kricogonia lyside*, *Glutophrissa drusilla* and *Polygonus manueli* (Appendix II).

When species richness by family in each season is considered (Fig. 7a), it is clear that Hesperidae differed in phenological behavior from the other families. This family had highest richness in the cold season, with values more than double of those observed during the rainy and dry seasons. Nymphalidae and Lycaenidae showed their highest species richness during the rainy season, with a slight decrease in the cold season, while Pieridae and Papilionidae showed minimal variations. Pieridae showed a slight increase during the rainy season while Papilionidae decreased to values lower than those in the dry season. Relative abundance by season was strongly influenced by Nymphalidae (Fig. 7b). Differences among the other families were not detected on this scale, due to the abundant presence of nymphalids. Nevertheless, Hesperidae showed an increase in the cold season (Table 5).

Discussion

Phenology considering the relative abundance of species

Wolda (1988b) concluded that there are differences among those insect faunas typical of temperate and tropical zones. Under the assumption that seasonal changes are minimal in the tropics, the majority of species should be present throughout the year (Owen, 1971), unlike that faunas of temperate zones, which are restricted to the most favorable season (spring-summer). Nevertheless, upon examining climatic variations for each year, the expected uniformity for tropical areas does not exist. During the three years studied, there were important differences in precipitation, and to a lesser degree, in temperature, which caused evaporation to differ between years (Fig. 2). Our results indicate a species turnover of more than 30%, at least in the adult phase, from the dry to the rainy season. This helps explain seasonal variation in the butterfly species richness, as only 28 - 35% of the species

fly all year around (Table 4), either by one long-lived generation, amply superimposed generations, or several non-superimposed generations. Highest species richness was during 1997, the year of largest evaporation.

In the CR, biotic and abiotic factors are not homogeneously distributed, generally due to soil characteristics of the region, which in turn determine the existence of a heterogeneous vegetation mosaic. This mosaic is so intertwined that it is difficult to define vegetation types, and even more so to distinguish them (Galindo-Leal 2001; García-Gil *et al.*, 2001; Martínez and Galindo-Leal 2002). This in turn produces a differential spatial and temporal distribution of lepidopteran fauna. It is possible that the phenology of each species is more closely related to these factors, in response to the different micro-habitats where they live.

In order to test this relation, the results (Fig. 3a) were compared to those of butterfly phenology of Sierra de Atoyac de Álvarez, Guerrero (Vargas-Fernández *et al.*, 1992) (Fig. 3b), and the Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima (Vargas-Fernández *et al.*, 1999) (Fig. 3c). Both areas cover altitudinal transects – the former from 300 to 2500 m, and the latter from 250 to 1750 m. The method and sampling techniques used by these authors are equivalent to those of the present study, and therefore we consider that comparisons can be made among butterfly phenology obtained for each of the three areas. However, the two Sierras (mountain ranges) present biotic and abiotic conditions and biogeographical histories and processes different from the CR. Although the two regions compared are found on the Pacific watershed, they differ in latitude, precipitation, and temperature.

Species richness is very similar in the three areas, although in the Pacific region HesperIIDae were not considered. In Atoyac de Álvarez 337 species were recorded, with

greatest species richness in July (216), in Manantlan 315 species (216 in November), and in the CR 359 species (250 in October), varying on average by 12%.

The peculiarities of each region should cause phenology to vary among them; some reviews of butterfly phenology suggest that climate is the main factor controlling the activity of these organisms (Brakefield & Shreeve, 1992; Warren, 1992; Gutiérrez y Menéndez, 1998). However, these general patterns may be influenced by differences between habitats or years correlated with microclimatic changes at local or regional levels. In this study it is found similarities in phenology with respect to species richness trends throughout the year. Two maxima of species richness are distinguished: the highest during the rainy season and the smaller during the dry season. This indicates that butterfly phenology is much more complex than some authors have recognized, and that, besides being related to the complex ecological factors of climate, vegetation structure and floral phenology, it should also be associated with the biogeographical history of the group. The latter includes wide distribution of some species and restricted distribution of others due to historical rather than ecological processes.

Several authors have mentioned that tropical faunas are characterized by a large quantity of species with very low densities (Owen, 1971; Owen *et al.*, 1972; Lamas *et al.*, 1991), which form the group of rare species. This group is an important part of the species richness of each region and is the modulating factor of phenological changes, as has been demonstrated in this study. Upon examining those species represented by fewer than 10 records for each of the three study sites compared, it is evident that they represent a very important proportion of total species richness and the overall phenological pattern of each region. The group of rare species for the Sierra de Manantlán constitutes 37.1% (117 species), for the Sierra de Átoyac de Alvarez it is 42.7% (144 species), and for the CR it is

51% (183 species). This means that this group represents and determines the peak and changes in species richness in each trend (Figure 3). The group of rare species may change from year to year due to their relationship with processes associated with microhabitats influencing by seasons, and no one has managed to document those changes over time. This information is required in order to explain the butterfly phenology of an area. Therefore, it is necessary to obtain information on population variations of the species in these microhabitats to determine whether the maximum peaks observed in the general phenology are caused by these species, and if these are maintained through the years. In this way, it could be recognized when variations observed in general phenology are a product of the opportunity to capture these species in a specific month, in specific sites and during restricted schedules.

If we consider precipitation and temperature (causes of available humidity) as principal factors determining the phenology of vegetation and flowering, and therefore butterfly phenology, the difference among the dry seasons in each region is one of the more consequential factors. In the Sierra de Atoyac de Álvarez, the difference in humidity between the two seasons is lower than that of the Sierra de Manantlan, which could cause the maximum point of butterfly species richness to be reached more rapidly. Furthermore, the number of species present month after month is on average larger in the Sierra de Atoyac than in the other two regions. On the other hand, in the Sierra de Manantlán this process is slower, possibly because deciduous or semi-deciduous vegetation are present in almost all localities below 1800 m of altitude. This phenomenon may also be observed in the CR, where the dry season is very pronounced, particularly due to the soil type characterized by calcareous rock, which causes rapid drainage. As a consequence of all

this, a greater similarity exists between the phenological response of butterflies in Manantlán and CR.

Considering the groups of relative abundance in which the fauna was divided, those species represented by 10 or fewer records (the rare species) were selected because this group best describes the tendency of overall butterfly species richness of a region. However, in phenological terms this does not allow for clear analysis, since this is not shown each year and, on occasion, it is not repeated for the same months. This generates more doubts on how to evaluate this group seasonally and how to describe faunal phenology of a determined region. Based on these considerations, first totals numbers of species occurring in each of the regions are shown in figure 8a, and then the rare species are eliminated in order to standardize the comparisons (figure 8b). In the first figure, the phenology of Manantlan and CR shows a similar behavior; nevertheless, in figure 8b a better defined overlap is shown between them. However, when compared to the Sierra de Átoyac, it is evident that phenology does not overlap with the other two. This might be due lower seasonality, and because of this, with the first rains of May, species richness increases more rapidly than in the other two. If we displace the data on richness of Atoyac one month ahead (Fig. 8c), we observe a clear correspondence among the three areas. Taking into account that species richness values are very similar, in accordance with this procedure, the months with highest richness are October for CR (157 species) and Atoyac de Álvarez (172) and November for Manantlán (164). In contrast the months of lowest richness are May for CR (93) and Manantlán (81), and April for Atoyac de Álvarez (77). This pattern is a known fact by many experienced collectors in Mexico (J. and R. de la Maza, personal communication) for which quantitative proof is presented here from several years of data collection in distinct regions.

Phenology by family

Papilionidae is composed of few species - generally large size species with small populations. Their size may allow them to maintain their species richness more or less constant throughout the year. Larger butterflies are good at maintaining their water balance (Janzen and Schoener, 1968 in: Tanaka and Tanaka, 1982), the greatest problem confronted by insects during the dry season. The effect of humidity is important with respect to insect body size, and those organisms with small bodies desiccate more easily than those with medium to large bodies (Young, 1982). In CR, these organisms show relative constant species richness and monthly abundance during the two annual seasons (dry and rainy). This could also be due to the synchronized phenology of larval food plants *e. g.*, those families of plants on which Papilionidae feed, including Aristolochiaceae, Umbelliferae, Piperaceae, Annonaceae and Rutaceae. Those plants which provide nectar to the imagoes also play an important role, especially for those species of this family which, as adults, feed mainly on flower nectar and substrates which filter through wet sand. In particular, many females should mature their ovules over the course of their adult stage and necessarily depend on inflorescences.

In contrast, the Lycaenidae family is characterized by small-sized species, found in the tropics and adapted to exploit maximum flowering of its larval food plants (New 1993). March to October correspond with the peak season of butterflies' plant development, and only two medium sized Lycaenidae species (*Eumaeus toxea* and *Juditha molpe*) are found throughout the whole year. The remaining is concentrated during times of adequate conditions.

Generally, phenology of the five butterfly families is correlated with seasonal changes, reflected in evaporation, as well as with changes in vegetation phenology. It is

likely that almost all species adjust to some extent to seasonal changes, as a function of substrate availability and especially larval food plants palatability (Owen *et al.* 1972).

Phenology of the most abundant species with respect to size

Unlike Vargas-Fernández *et al.* (1999), who report for Manantlán that small and large size species do not present important fluctuations in monthly richness, in the CR we found that small and medium sized species do fluctuate. The fluctuations are not greatly pronounced, but taken together they can explain seasonal variation. These two categories are those which show the great species turnover, and include those which possess the majority of univoltine species, especially the smaller ones. This result agrees with the ideas of Young (1982), who found that small-sized organisms have their largest populations during the most humid season of the year. Large-sized organisms are present all year (multivoltines). This should result in a large difference between richness during wet and dry seasons. However, this is not the case for species which possibly occur all year and which represent almost 92% of relative abundance and 19.2% of species richness. Furthermore, upon considering relative abundances, the proposal of Young (1982) is further emphasized, as populations of small and medium size species increase considerably during the rainy season (Fig. 4b).

It should be considered that 29.8% of all species of the fauna are represented by species whose population density is so low (one with only 10 records per species), that the only point which may be stated is that they appear in their most favorable period. For example, during October (90 species) and November (60 species) the highest species richness is shown by this group, which is equivalent to 25% and 16.7% of the fauna,

respectively, 32 of which are present during both months. Therefore, this group of species defines phenological variations in species richness.

Seasonality

This study clearly shows that in this tropical region, a seasonal variation in the butterfly communities seems to be small. However in an analysis which considers abundance of all recorded species, it is possible to distinguish differences among composition of butterfly communities present in each season of any given region. According to this study, while phenological variations in butterfly communities of tropical regions are defined by those species with fewer than 10 records, the seasonality of the butterfly community is determined by the abundant species, which in Calakmul are 33 species. With this information, it is possible to distinguish differences among communities present in the rainy, dry, and cold seasons. Of these 33 species, the eleven most abundant ones are represented, and the 22 remaining fluctuate between 100 and 1000 records per species. In this group of 33 species, 15 species are present all year, which lead us to conclude that the structure of the communities is mainly governed by changes in abundance of their populations.

Studies of lepidopteran fauna in tropical regions which consider systematic sampling during all months of the year, or which at least consider the different seasons in a determined region, are scarce. The information presented here allows clarification of phenological and seasonal trends in this immensely diverse tropical group.

Acknowledgements

Thanks to ECOSUR for the support given during the distinct stages of this study.

CONABIO provided financial resources through projects J112 and Q049. The support of projects DGAPA IN 218502, PAPIME EN 202504 and CONACyT 36488 were very important.

References

- Austin, G. T., N. M. Haddad, C. Méndez, T. D. Sisk, D. D. Murphy, A. E. Launer y P. R. Ehrlich. 1996. Annotated checklist of the butterflies of the Tikal National Park Area of Guatemala. *Tropical Lepidoptera*, 7, 21-37.
- Brakefield, P. M. & T. G. Shreeve. 1992. Diversity within populations. In: *The Ecology of Butterflies in Britain: 178-196*. Dennis, R. L. H. (Ed). Oxford University Press, Oxford.
- Carr, M. R. 1996. PRIMER, Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research (User Manual). Plymouth Marine Laboratory, UK, 26 p.
- Galindo-Leal, C. 2001. Calakmul: Seeing the forest through the trees. *Wildflower*, 17: 28-31.
- García-Gil, G., M.I. March & M.A. Castillo-Santiago. 2001. Transformación de la vegetación por cambio de uso del suelo en la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*, 45-57.

- Gilbert, L. E. & M. C. Singer. 1975. Butterfly ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6: 365-397.
- Gullan, P. J. & P. S. Cranston. 2000. *The Insects: An Outline of Entomology*. Second Edition. Blackwell Science Ltd. Oxford.
- Gutiérrez, D. & R. Menéndez. 1998. Phenology of butterflies along an altitudinal gradient in northern Spain. *Journal of Zoology (London)* 244: 249-264
- Herrando-Pérez, S., 2002. Manual De Ecología Matemática: Un enfoque práctico al análisis multivariado (PCA, Cluster y MDS) para detectar patrones en ecología. Manual De Referencia, 2ª Edición. Ecosur-Chetumal. México.
- Hughes, J. B., G. C. Daily & P. R. Ehrlich. 1998. Use of fruit bait traps for monitoring of butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *Revista de Biología Tropical*, 46: 697-704.
- Lamas, G., R. K. Robbins & D. J. Harvey. 1991. A preliminary survey of the butterfly fauna of Pakitza, Parque Nacional del Manú, Perú, with an estimate of its species richness. *Publicaciones del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, 40: 1-19.
- Legendre, P. & L. Legendre. 1998. *Numerical ecology*. English 2nd ed. Elsevier. Amsterdam.
- Luis-Martínez, M. A. y J. Llorente-Bousquets. 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 Entomologica Mexicana*, 78: 95-198.

- Martínez, E. y C. Galindo-Leal. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: Clasificación, descripción y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 71: 7-32.
- New, T. R. 1993. Conservation Biology of Lycaenidae (Butterflies). *Occasional Papers of the IUCN Species Survival Commission*, 8: 1-173.
- Owen, D. F. 1971. *Tropical Butterflies*. Oxford University Press. London.
- Owen, D. F., J. Owen & D. O. Chanter. 1972. Seasonal changes in relative abundance and estimates of species diversity in a family of tropical butterflies. *Oikos*, 23: 200-205.
- Pozo, C., A. Luis-Martínez, S. Uc, N. Salas-Suárez & A. Maya. 2003. Butterflies of Calakmul, Campeche, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 48: 505-525
- Shapiro, A. M. 1975. The temporal component of butterflies species diversity, pp. 181-195. *In: Cody, M. L. & J. M. Diamond (Eds.). Ecology and Evolution of Communities*. The Belknap Press of Harvard University. London.
- Shapiro, A. M., R. VanBuskirk, G. Kareofelas and W. D. Patterson. 2004. Phenofaunistics: seasonality as a property of butterfly faunas, pp. 111-147. *In: Boggs, C. L., Watt, W. B., and Ehrlich, P. R. (Eds.). Butterflies. Ecology and Evolution Taking Flight*. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- Scott, J. A. 1986. *The Butterflies of North America. A Natural History and Field Guide*. Stanford University Press, Stanford, California.

- Tanaka, L. K. & S. K. Tanaka. 1982. Rainfall and seasonal changes in arthropod abundance on a tropical oceanic island. *Biotropica*, 14: 114-123.
- Vargas-Fernández, I., J. Llorente-Bousquets y A. Luis-Martínez. 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 Entomologica Mexicana*, 86: 41-178.
- Vargas-Fernández, I., J. Llorente-Bousquets y A. Luis-Martínez. 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*, UNAM, 11: 1-153.
- Warren, M. S. 1992. Butterfly populations. In: *The Ecology of Butterflies in Britain*: 73-92. Dennis, R. L. H. (Ed). Oxford University Press, Oxford.
- Williams-Linera, G. y J. Meave 2002. Patrones fenológicos. En: Guariguata, M. R. y G.H. Kattan (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. pp. 407-431. Editorial Libro Universitario Regional. Cartago, Costa Rica.
- Wolda, H. 1987. Altitude, habitat and tropical insect diversity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 30: 313-323.
- Wolda, H. 1988a. Insect seasonality: Why? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 1-18.

Wolda, H. 1988b. Seasonality and the community, pp. 69-75. In: *Organization of Communities, Past and Present* (J.H.R. Gree & P.S. Giller, eds.) British Ecological Society, Oxford.

Young, A. M. 1982. Errata: over-exploitation of larval host plants by *Heliconius* butterflies. *Journal of the New York Entomological Society*, 90: 117-118.

Table 1. Number of days per month in which sampling was undertaken during 1997, 1998 and 1999.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Total
1997	-	-	12	12	-	12	-	12	-	14	12	12	86
1998	13	-	-	-	-	-	13	11	14	9	9	8	77
1999	3	9	9	10	7	7	8	10	11	9	12	8	103
Total													266

Table 2. Phenology of lepidopteran fauna of the CR (Richness – Abundance). Numbers in bold indicate monthly total of the three years sampled.

Year	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Total
Species													
1997			102	95		112		152		231	187	122	265
1998	50						103	108	137	101	74	60	261
1999	35	121	131	119	98	94	142	90	74	73	72	53	208
1997-1999	59	121	157	138	98	147	168	196	144	250	207	143	359
Individuals													
1997			800	1985		1414		2325		4277	3739	1717	16257
1998	1075						4002	17324	4621	2984	1403	680	32089
1999	320	1712	2232	1308	524	482	1906	1408	571	527	832	494	12316
1997-1999	1395	1712	3032	3293	524	1896	5908	21057	5192	7788	5974	2891	60662

Table 3. Presence of species and individuals per number of months.

Number of months	Species	Total percentage	Cummulative percentage	individuals	Total percentage	Cummulative percentage
1	96	26,74	26,74	231	0,38	0,38
2	60	16,71	43,45	363	0,6	0,98
3	22	6,13	49,58	203	0,33	1,31
4	20	5,57	55,15	260	0,43	1,74
5	21	5,85	61	378	0,62	2,37
6	11	3,06	64,07	442	0,73	3,09
7	19	5,29	69,36	556	0,92	4,01
8	8	2,23	71,59	348	0,57	4,58
9	18	5,01	76,6	1557	2,57	7,15
10	21	5,85	82,45	2770	4,57	11,72
11	30	8,36	90,81	4846	7,99	19,71
12	33	9,19	100	48708	80,29	100
Total	359	100		60662	100	

Table 4. Number of species recorded during a determined number of months. The total number of species recorded in a determined number of months and the sample total are noted.

Number of months	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Species	Individuals
1			6	2		4	4	16	5	35	22	2	96	231
2	1	4	5	3	1	8	6	14	6	38	30	4	60	363
3		3	1	5	1	7	4	12	4	15	9	5	22	203
4		3	11	4	2	5	10	12	4	11	9	9	20	260
5		4	10	10	4	12	12	13	7	16	9	8	21	378
6	1	4	7	4	3	6	10	4	6	9	6	6	11	442
7	2	8	13	9	4	10	15	17	13	17	14	11	19	556
8	2	3	6	3	4	4	7	7	6	7	8	7	8	348
9	6	12	16	14	7	13	16	18	13	18	16	13	18	1557
10	5	18	19	21	10	18	21	20	19	21	21	17	21	2770
11	9	29	30	30	29	27	30	30	28	30	30	28	30	4846
12	33	33	33	33	33	33	33	33	33	33	33	33	33	48708
Total	59	121	157	138	98	147	168	196	144	250	207	143	359	60662

Table 5. Temporal distribution of *Rhopalocera* relative abundance in the CR. Underlined numbers indicate maximums. Bold numbers indicate monthly total.

Taxon	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Total
Papilionidae	0	9	73	<u>168</u>	69	43	83	54	22	31	26	32	610
Pieridae	9	125	256	303	38	73	235	414	264	<u>460</u>	347	198	2722
Nymphalidae	1363	1384	2408	2599	333	1609	5248	<u>20127</u>	4698	6409	5239	2508	53922
Lycaenidae	22	108	171	135	56	122	214	<u>372</u>	173	280	163	100	1916
Hesperiidae	1	86	127	88	28	49	128	90	35	<u>608</u>	199	53	1492
Total	1395	1712	3032	3293	524	1896	5908	21057	5192	7788	5974	2891	60662

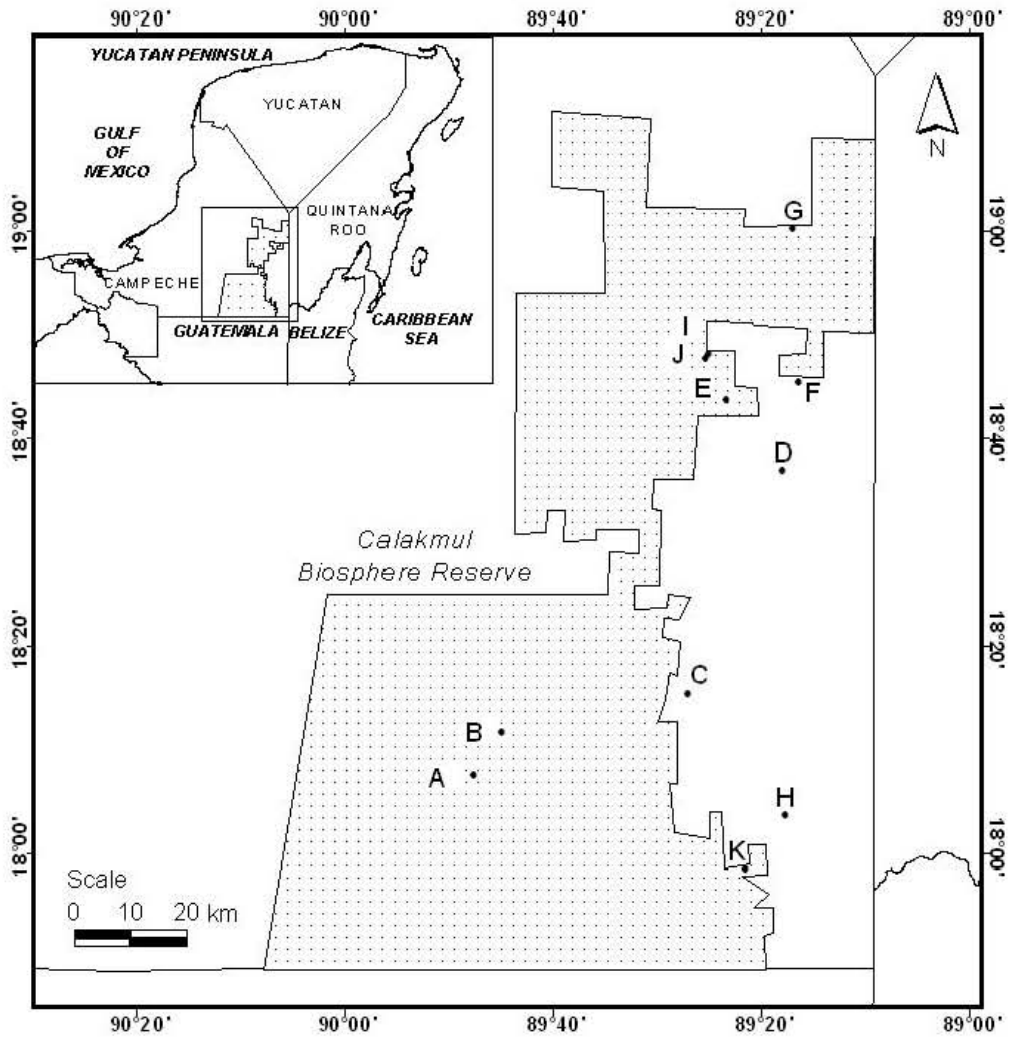


Figure 1

Figure 2

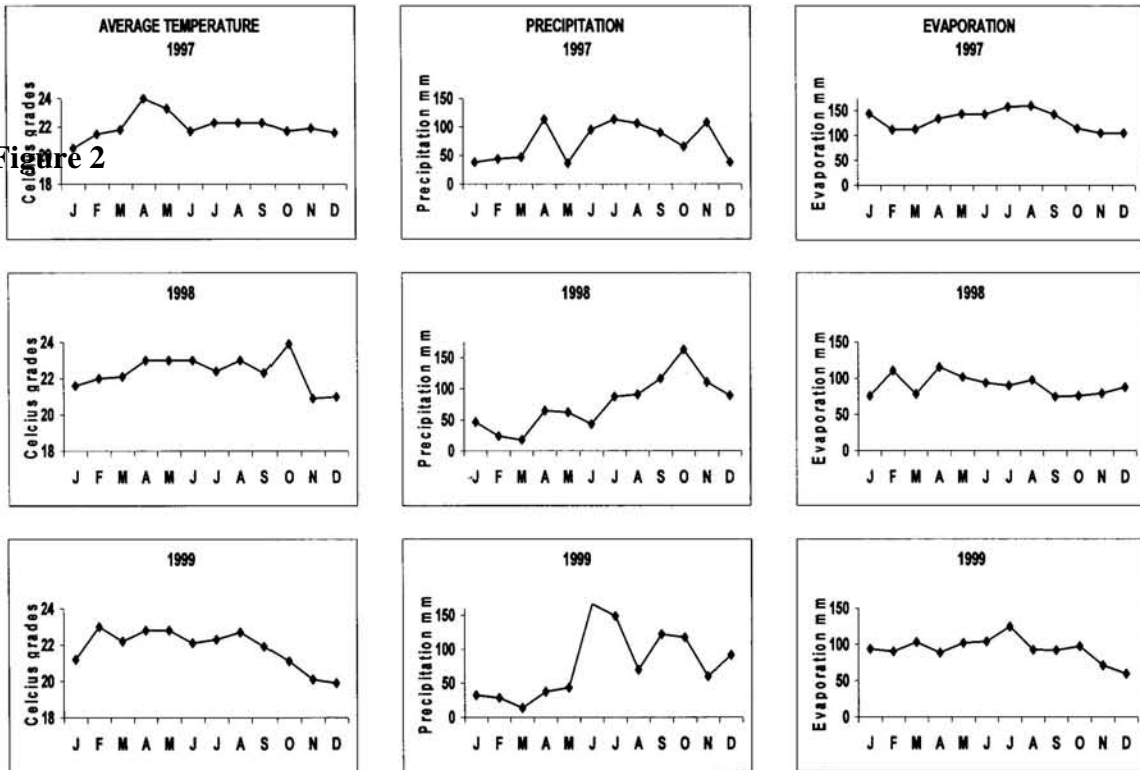


Figure 2

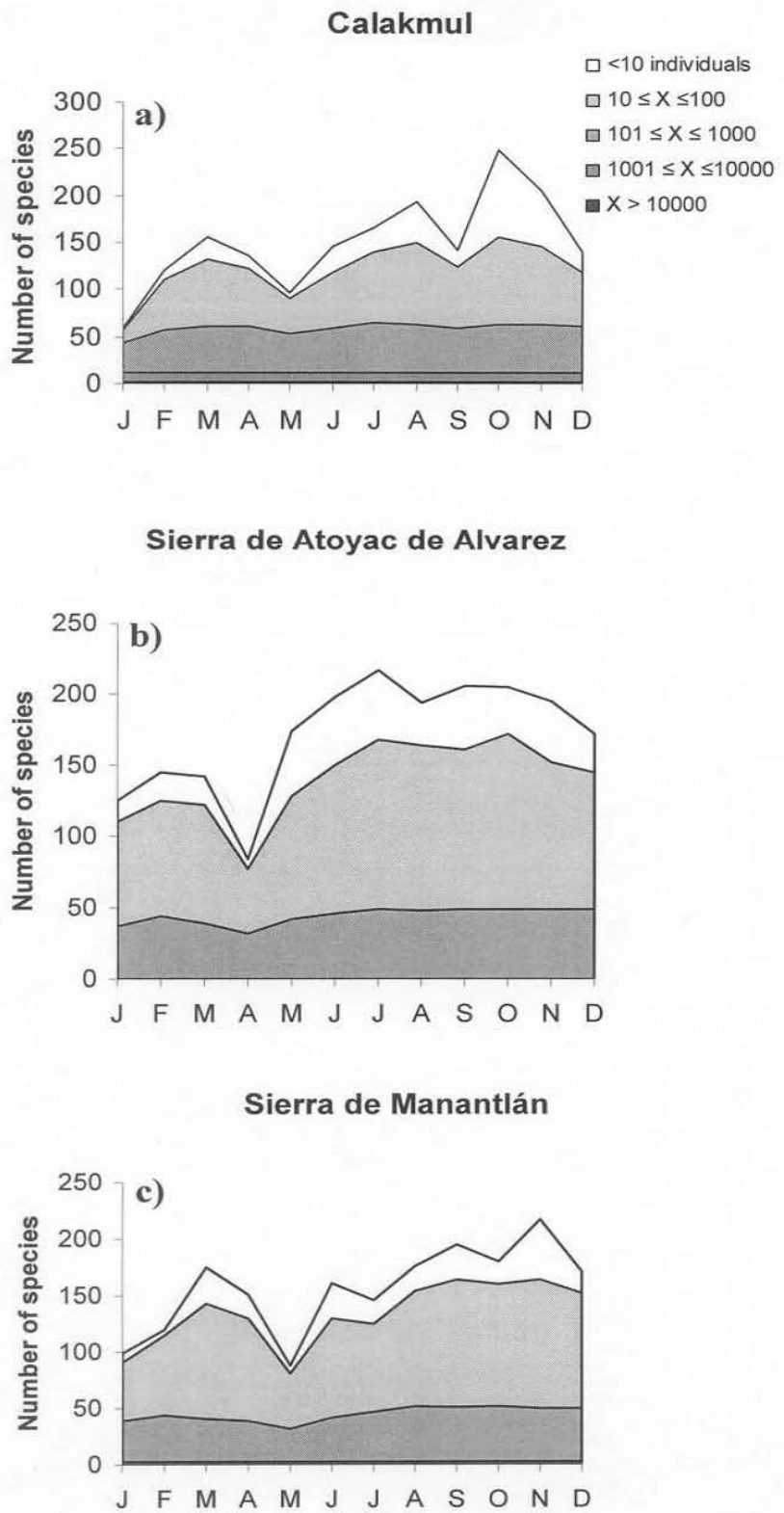


Figure 3

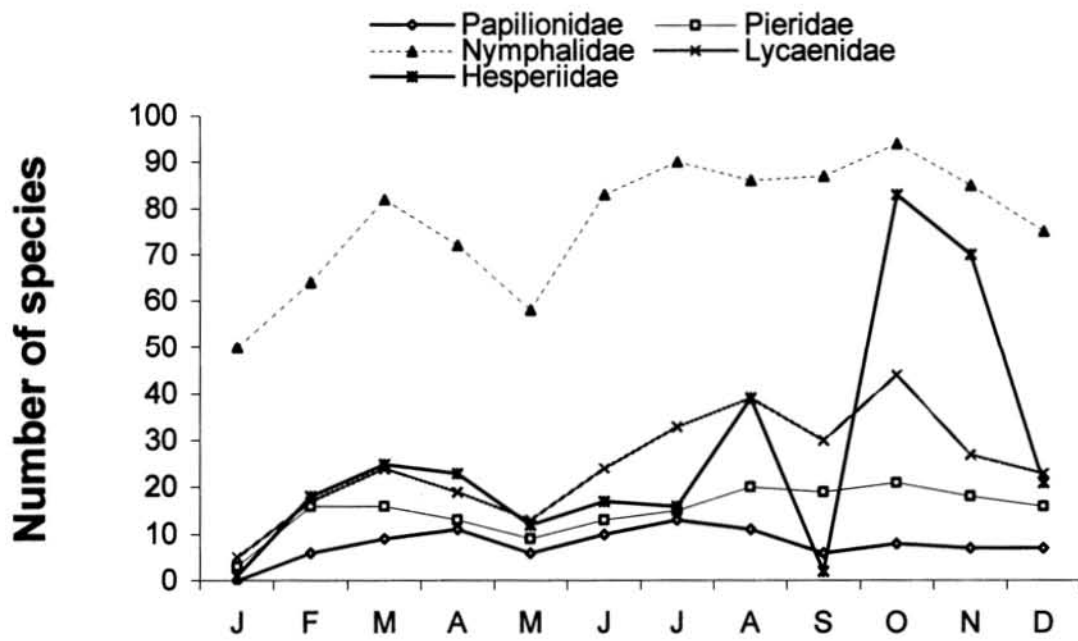


Figure 4

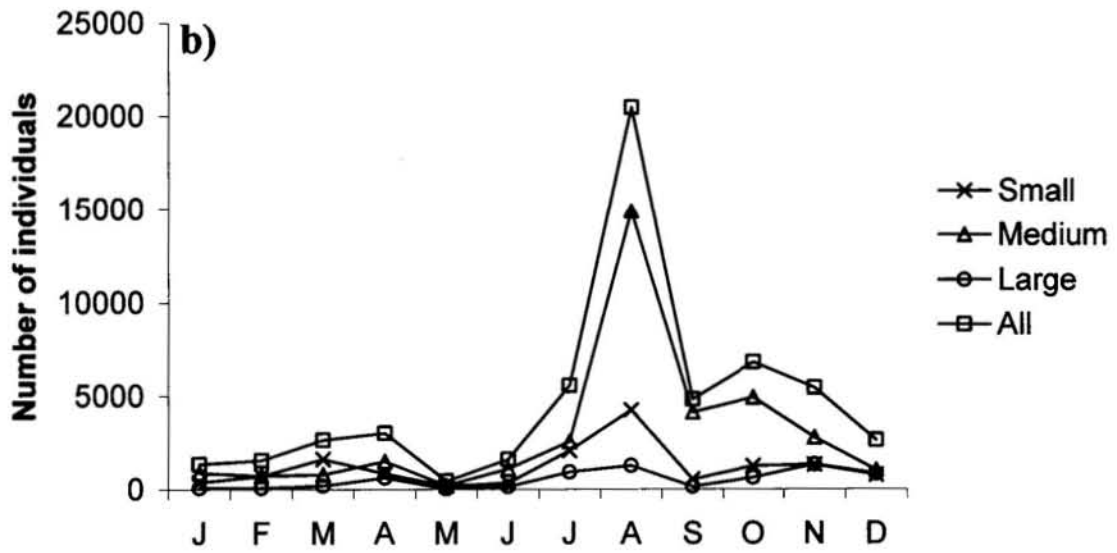
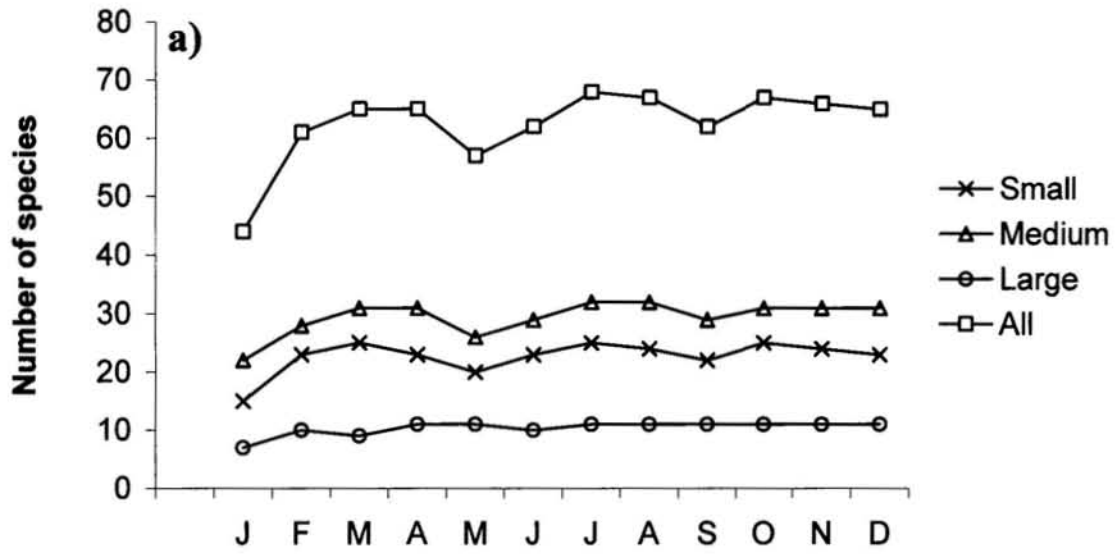


Figure 5

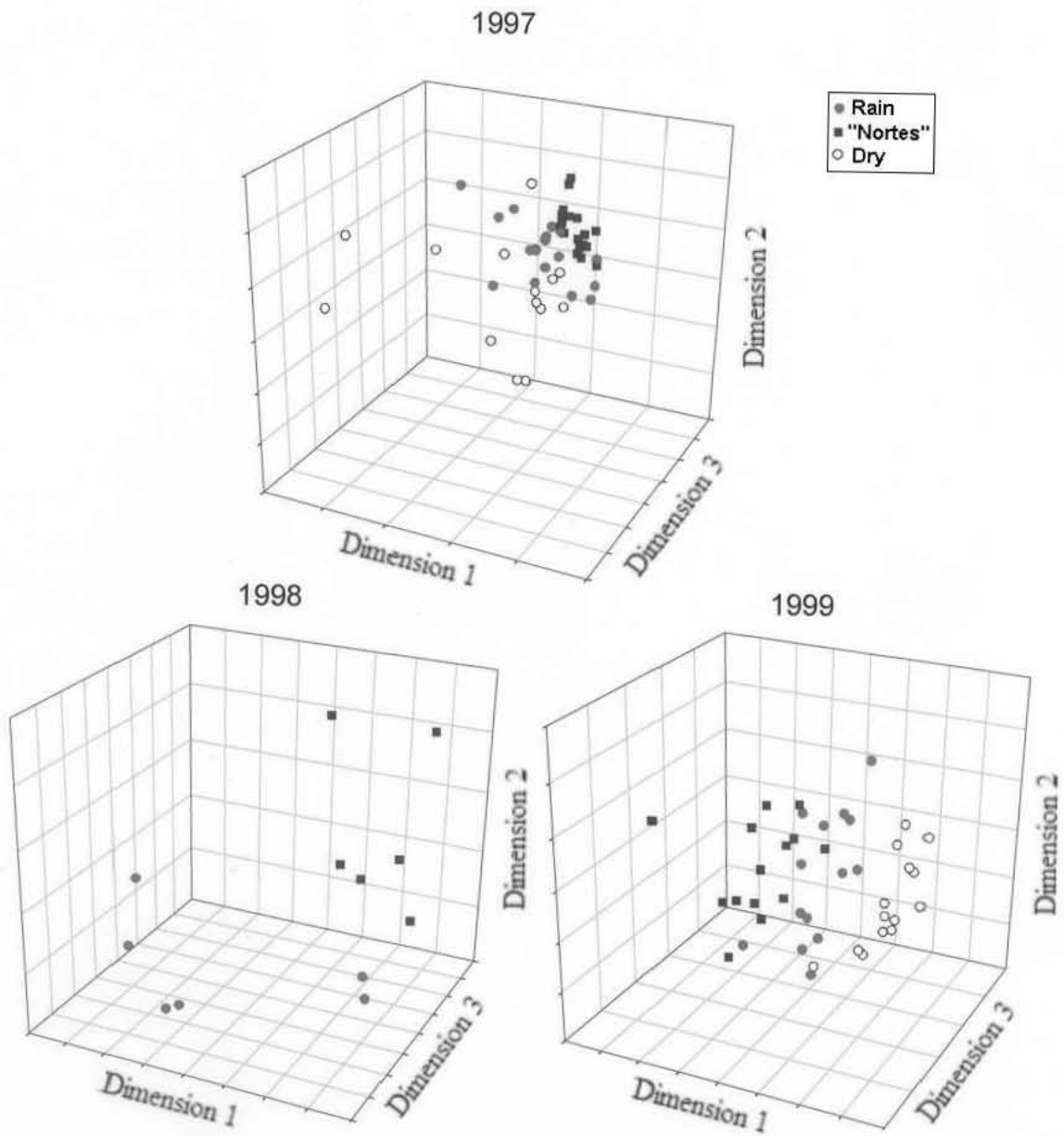


Figure 6

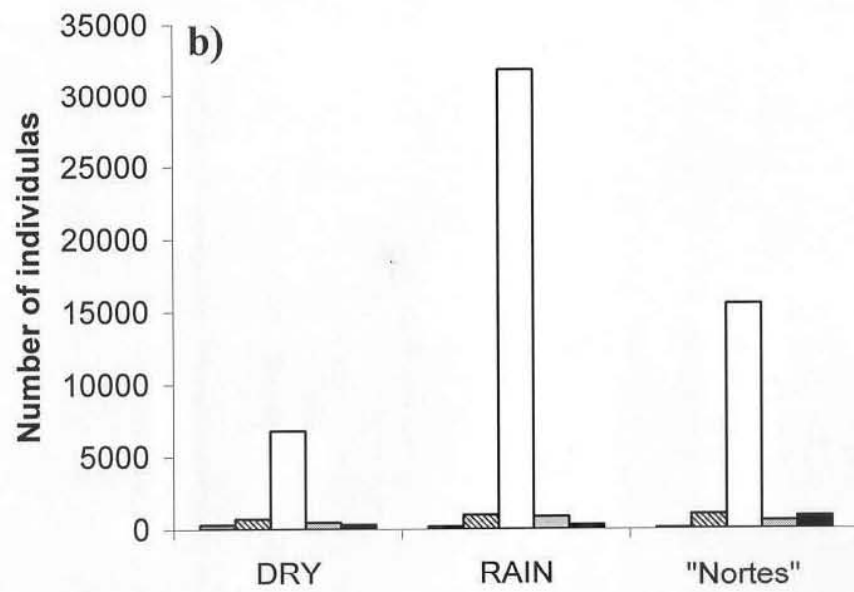
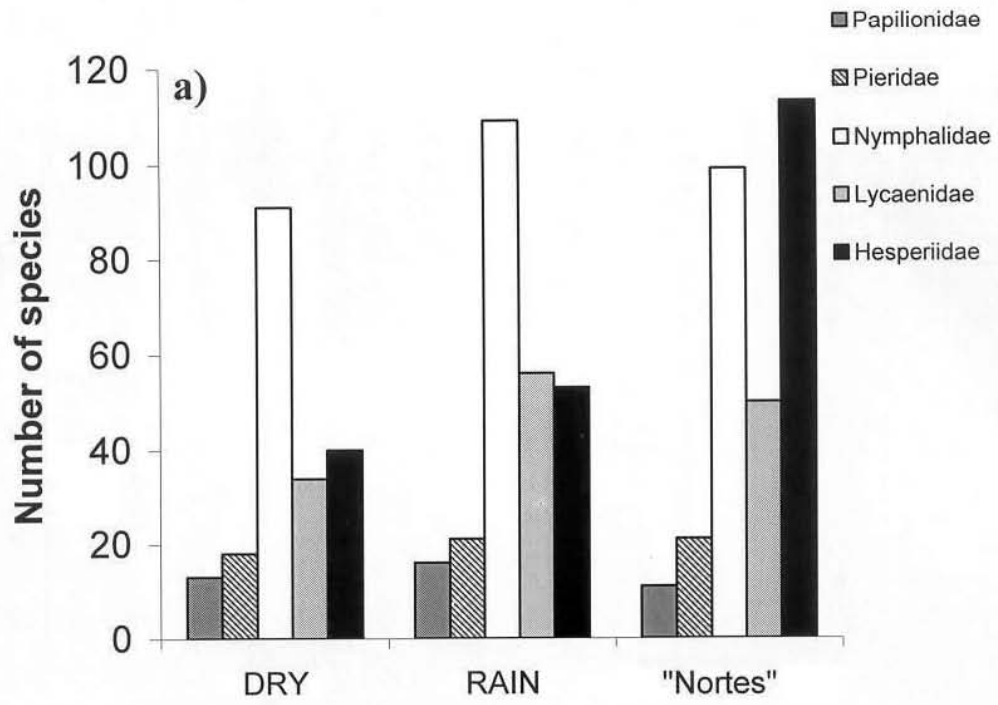


Figure 7

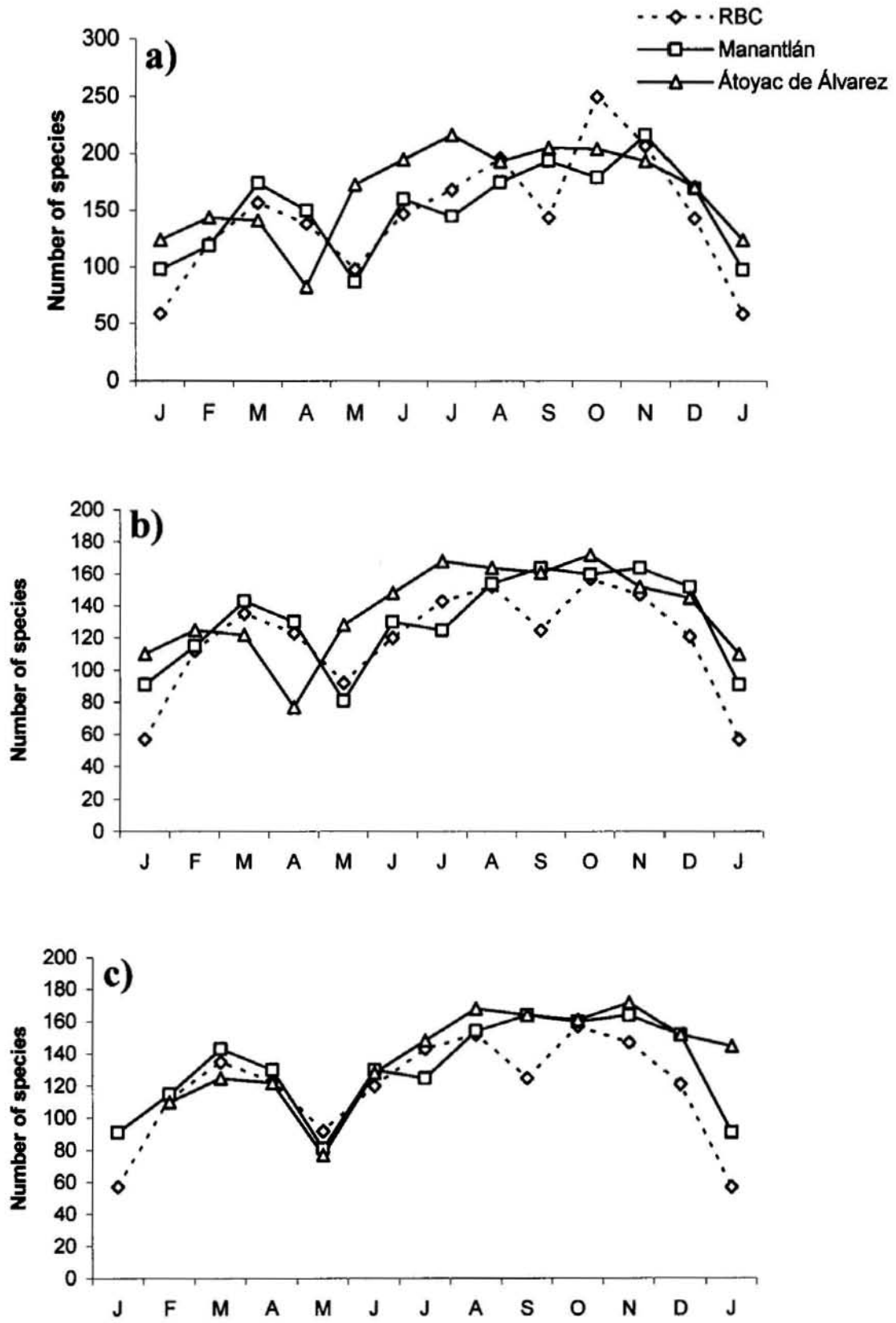


Figure 8

Figure 1. Location of the eleven study sites. (A = Calakmul Archeological Zone, B = Road to Calakmul Archeological Zone, C = Narciso Mendoza Ejido**, D = Nuevo Becal Ejido, E = Entrance to El Papagayo, F = Path to Flores Magón, G = North of Mancolona, H = Plan de Ayala Ejido, I = West of El Refugio Ejido with medium tropical semi-evergreen forest and J, = West of El Refugio Ejido with low tropical semi-deciduos forest. **Ejido – Collective land holding

Figure 2. Annual Data of evaporation, precipitation and temperature recorded for 1997, 1998 y 1999 at the Zoh-Laguna station in the Calakmul region.

Figure 3. a) Phenology of the Calakmul butterflies represented with differentiation between species abundance registered throughout the year. Data for Manantlán (b) and Sierra de Atoyac de Álvarez (c) are presented for the discussion section.

Figure 4. Phenology represented for each of the five Rhopalocera families of Calakmul.

Figure 5. a) Phenology represented by size groups: small (< 30 mm of wingspan), medium (31 to 50 mm) and large (> 51 mm); also the three groups together are represented. b) Relative abundance by size group.

Figure 6. Plots of the first two axes obtained by NMDS for 1997, 1998 and 1999 data. Transformed data $\text{Log}(y + 1)$. (1997: stress = 0.15, 1998: stress = 0.05 and 1999: stress = 0.18).

Figure 7. a) Species richness shown by the Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae, Lycaenidae and Hesperidae families, for each climatic season recognized for the Calakmul region. b) Relative abundances of these families for each season.

Figure 8. Phenology for three regions of Mexico. a) Considering all species, b) excluding rare species, and c) introducing a one-month lag for the Atoyac de Álvarez region.

APPENDIX I. Frequency by month and year of the 68 species used to analyze the phenology considering the size of the species.

TAXON	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Total
SMALL													
<i>Eunica t. tatila</i>	120	456	1111	199	76	159	1640	3722	242	472	449	341	8987
<i>Pareuptychia m. metaleuca</i>	109	5	8	40	3	2	28	79	24	41	131	43	513
<i>Pyrisitia nise nelphe</i>	2	24	37	10	5	8	47	105	53	81	96	32	500
<i>Hermeuptychia h. hermes</i>	22	40	73	51	2	31	30	11	13	75	104	34	486
<i>Cissia pseudoconfusa</i>	33	6	31	43	11	28	25	34	16	83	120	38	468
<i>Kricogonia lyside</i>		2	79	198	19	7	36	36	50	5	12	1	445
<i>Mestra dorcas amymone</i>		11	16	13	4	12	19	35	16	94	22	36	278
<i>Vareuptychia pompilia</i>	1	10	19	11	1	2	26	31	13	57	38	20	229
<i>Eumaeus toxea</i>	13	19	23	29	8	20	27	39	4	6	20	7	215
<i>Juditha m. molpe</i>		3	8	21	14	22	59	45	9	16	8	4	209
<i>Cepheuptychia glaucina</i>	6	15	27	25	13	3	6	6	7	12	21	66	207
<i>Vareuptychia similis</i>	16	8	11	64	5	10	2	4	4	18	40	5	187
<i>Nica flavilla bachiana</i>	39	6	8	36	2		11	13	5	3	33	11	167
<i>Cissia confusa</i>	6		16	20		12	8	3		68	23	8	164
<i>Pareuptychia ocirrhoe</i> ssp. nov.	9	26	8	22		3	26		3	9	31	18	155
<i>Yphtimoides renata</i>	2	5	12	18	1	9	8	15	10	10	25	37	152
<i>Thessalia theona</i>		10	13	4	3	9	11	36	8	20	25	8	147
<i>Anthanassa frisia tulcis</i>	1	34	22	4	1	1	5	3	6	29	9	10	125
<i>Leptotes cassius striata</i>		7	29	32	11	8	12	4	7	5			115
<i>Pteronymia c. cotyto</i>			34			1	19	1	1	17	38	3	114
<i>Dynamine dyonis</i>		6	2			3	3	12	4	39	30	13	112
<i>Pyrgus oileus</i>		18	21	12	6	3	14	8		19	9		110
<i>Mesosemia tetrica</i>	4	10	5	3			1	14	16	29	13	12	107
<i>Pyrisitia dina westwoodi</i>		4	7	1	2	2	14	9	21	13	16	9	98
<i>Heliopetes alana</i>		4	15	8	4	2	6	5		31	7	8	90

TAXON	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Total
MEDIUM													
<i>Memphis pithyusa</i>	204	99	76	144	5	242	707	6757	2154	1750	538	172	12848
<i>Anaea troglodyta aidea</i>	4	19	8	18	1	231	742	5332	911	157	36	11	7470
<i>Memphis forreri</i>	139	23	40	144	16	117	296	353	30	735	249	68	2210
<i>Opsiphanes invirae fabricii</i>	35	9	4	23	1	5	69	595	172	375	137	16	1441
<i>Myscelia e. ethusa</i>	3	116	72	85	24	17	125	333	70	19	462	1	1327
<i>Memphis moruus boisduvali</i>	89	123	46	60	27	12	44	298	51	173	174	95	1192
<i>Taygetis virgilia</i>	139	4	13	144	6	65	28	172	41	171	220	50	1053
<i>Hamadryas februa ferentina</i>	22	21	36	89	16	78	45	47	164	80	57	36	691
<i>Heliconius erato petiveranus</i>	6	50	28	168	6	8	35	67	35	101	127	51	682
<i>Glutophrissa drusilla tenuis</i>	3	30	20	27	1	14	33	149	33	103	60	20	493
<i>Hamadryas g. guatemalena</i>	4	11	3	22	3	24	15	146	31	64	92	68	483
<i>Hamadryas julitta</i>	9	55	83	126	9	48	35	49	11	15	8	6	454
<i>Polygonus m. manueli</i>		22	28	9	4	6	82	3	34	184	21	11	404
<i>Heliconius charitonia vazquezae</i>		26	28	23	3	2	14	47	30	89	60	35	357
<i>Temenis laothoe hondurensis</i>	29	5	26	72	3	31	8	46	53	43	22	11	349
<i>Dryas iulia moderata</i>	2	12	9	15	1	6	10	45	47	110	44	27	328
<i>Colobura d. dirce</i>	78	7	4	20	2	7	8	13	7	21	111	41	319
<i>Anartia amathea fatima</i>		19	87	10	5	3	12	11	14	56	64	28	309
<i>Fountainea eurypyle confusa</i>	78	32	20	135	19	90	95	228	65	209	74	137	299
<i>Marpesia chiron marius</i>			6	6		8	33	52	67	53	9	2	236
<i>Biblis hyperia aganisa</i>		12	17	7	2	5	6	15	10	65	48	16	203
<i>Phoebis a. agarithe</i>		6	16	12		6	31	11	6	80	27	7	202
<i>Protographium p. philolaus</i>			35	75	53	11	6	4					184
<i>Pieriballia v. viardi</i>	4	10	15	1			2	11	16	38	51	28	176
<i>Adelpha serpa massilia</i>	1	6	13	1		4	10	31	26	66	6	5	169
<i>Opsiphanes quiteria quirinus</i>	18		11	17		5	5	30		42	20	20	168
<i>Consul e. electra</i>	18	14	26	36	1		11	18	3	8	13	14	162
<i>Asterocampa idyja argus</i>	3	4		4			7	10	46	44	8	5	131
<i>Ganyra josephina josepha</i>			9		1	6	2	22	3	40	15	31	129

TAXON	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Total
<i>Myscelia c. cyaniris</i>	1	4	4	9	1	40	27	20		2	1	7	116
<i>Danaus gilippus thersippus</i>		3	12	5	9	12	10	13	9	18	16	2	109
<i>Anartia jatrophae luteipicta</i>		2	12	5	3	5	9	7	13	26	15	4	101
LARGE													
<i>Archaeoprepona demophon centralis</i>	29	23	62	198	6	25	535	338	10	258	387	217	2088
<i>Archaeoprepona demophoon gulina</i>	23	13	71	101	6	39	148	267	31	120	508	309	1636
<i>Morpho achilles montezuma</i>	18			36	3	22	6	116	42	26	283	235	787
<i>Historis a. acheronta</i>		1		124	7	16	45	307	4	3	5	5	517
<i>Historis odius dious</i>	9	1	8	62	1	22	45	72	13	56	38	9	336
<i>Prepona laertes octavia</i>		2	10	24	3	3	70	64	3	52	51	8	290
<i>Anteos maerula</i>		24	24	22	2	13	26	25	10	20	25	16	207
<i>Siderone galanthis</i> ssp. nov.	4	10	5	37	2	4	19	27	10	26	16	1	161
<i>Siproeta stelenes biplagiata</i>	2	3	2	7	2		15	26	17	48	22	13	157
<i>Phoebis p. philea</i>		3	10	6	5	9	14	8	8	25	10	24	122
<i>Prepona pylene philetas</i>	1	4	12	24	2	1	9	30	4	8	4	1	100

APPENDIX II

Species list that contributed to distinguish the community of butterfly for each season in the Calakmul area.

PIERIDAE

- Kricogonia lyside* (Godart, 1819)
Glutophrissa drusilla tenuis (Lamas, 1981)

NYMPHALIDAE

- Heliconius erato petiveranus* Doubleday, 1847
Historis odius dious Lamas, 1995
Historis acheronta acheronta (Fabricius, 1775)
Colobura dirce dirce (Linnaeus, 1758)
**Myscelia cyaniris cyaniris* Doubleday, [1848]
Myscelia ethusa ethusa (Doyère, [1840])
Eunica tatila tatila (Herrich-Schäffer, [1855])
Hamadryas februa ferentina (Godart, [1824])
Hamadryas guatemalena guatemalena (H.W. Bates, 1864)
Hamadryas julitta (Fruhstorfer, 1914)
Temenis laothoe hondurensis Fruhstorfer, 1907
Nica flavilla bachiana (R.G. Maza y J. Maza, 1985)
***Marpesia chiron marius* (Cramer, 1779)
Archaeoprepona demophon centralis (Fruhstorfer, 1905)
Archaeoprepona demophoon gulina (Fruhstorfer, 1904)
Prepona laertes octavia Fruhstorfer, 1905
**Siderone galanthis* ssp. nov.
Anaea troglodyta aidea (Guérin-Ménéville, [1844])
Consul electra electra (Westwood, 1850)
Fountainea eurypyle confusa (A. Hall, 1929)
Memphis forreri (Godman & Salvin, 1884)
Memphis phila boisduvali W.P. Comstock, 1961
Memphis pithyusa (R. Felder, 1869)
Morpho achilles montezuma Guenée, 1859
Opsiphanes invirae fabricii (Boisduval, 1870)
Cepheptychia glaucina (H.W. Bates, 1864)
Cissia pseudoconfusa Singer, DeVries & Ehrlich, 1983
Pareptychia binocula metaleuca (Boisduval, 1870)
Pareptychia ocirrhoe ssp. nov.
Taygetis virgilia (Cramer, 1776)

HESPERIIDAE

- Polygonus manueli manueli* Bell & W. P. Comstock, 1948
-

*Species that contributed to form groups.

**Species that contributed to separate the groups.

3d. LAS MARIPOSAS (LEPIDOPTERA: PAPILIONOIDEA) COMO INDICADORES PARA EL MONITOREO ENFOCADO A LA CONSERVACION: LA REGIÓN DE CALAKMUL, COMO ESTUDIO DE CASO

Monitoreo del Estado de Conservación Utilizando Mariposas como Indicadores

Carmen Pozo* y Carlos Galindo-Leal**

** Museo de Zoología-ECOSUR, El Colegio de la Frontera Sur,*

A.P. 424, C.P. 77000, Chetumal, Q. Roo. México

*** World Wildlife Fund-Mexico*

Av. México 51, Col. Hipódromo, México D.F.

**Correspondent: cpozo@ecosur-qroo.mx*

Introducción

Los bosques tropicales son los sistemas biológicos del planeta donde la conversión de la vegetación presenta las tasas más altas y el conocimiento de la diversidad biológica es menor (Laurance y Bierregaard 1997; Orians 2000). Conocer la dinámica de las especies presentes en estos bosques no es objetivo fácil de alcanzar, ya que en los trópicos la riqueza de especies es extremadamente alta. Ante esta situación, los programas de conservación requieren de evaluaciones robustas que permitan conocer la dinámica de las comunidades y el efecto de las alteraciones del medio sobre dicha dinámica. Desde hace 15 años varios autores han propuesto el uso de especies indicadoras como una aproximación para el entendimiento de las comunidades (Noss 1990; Kim 1993; Kremen 1994; Daily y Ehrlich 1995; Stork y Samways 1995; Favila y Halffter 1997; Stork *et al.* 1997; Hill y Hammer 1998; Fisher 1999, Lobo 2000).

Se reconocen tres tipos de bioindicadores: (1) los indicadores ambientales, especies o grupos de especies que responden de manera predecible a disturbios ambientales o a cambios del estado del ambiente, ya que han sido observados y cuantificados; (2) los indicadores ecológicos, especie o conglomerado de especies característica(s) o representativa(s) de una comunidad o ecosistema; la respuesta o condición de ella está intrínsecamente relacionada con aspectos de conservación; y (3) los indicadores de biodiversidad, grupo de taxones que pueden tomarse a diversos niveles taxonómicos o de un grupo funcional, cuya diversidad refleja una medida o proporción de biodiversidad de otros taxones, que incluso pueden no estar relacionados con ellos (McGeoch 1998).

A partir de la década de 1990, diferentes grupos de insectos han sido propuestos como bioindicadores de los tres tipos de indicadores: hormigas (Belshaw y Bolton 1993; Hill y Hammer 1998; Fisher 1999), termitas (Lawton *et al.* 1998), escarabajos (Pearson y

Cassola 1992; Favila y Halffter 1997; Watt *et al.* 1997) y mariposas (Brown 1991; Kremen 1992, 1994; Beccaloni y Gaston 1995; Daily y Ehrlich 1995). No obstante la importancia reconocida de los insectos, ellos han sido poco utilizados como bioindicadores en programas de monitoreo (McGeoch 1998). Entre los grupos utilizados se encuentran las mariposas (Kremen 1992) y los escarabajos (Favila y Halffter 1997).

Las altas tasas de conversión de las selvas en los trópicos conducen a la necesidad de desarrollar programas de monitoreo. En estos programas el objetivo principal es evaluar los cambios a través del tiempo en la composición, estructura, y funcionamiento de las comunidades en respuesta a cambios naturales y prácticas de manejo (McGeoch 1998). Sobre todo, es importante detectar cambios en los ecosistemas que nos permitan actuar de forma preventiva, antes que sea demasiado tarde para detener su efecto negativo (O' Neill *et al.* 1995). Además, los programas de monitoreo deben poder distinguir entre las fluctuaciones poblacionales naturales de aquellas que son una respuesta a cambios de carácter antropogénico (Chapin III *et al.*, 2000). El valor predictivo de un indicador es determinado por su sensibilidad, especificidad y por la prevalencia de la respuesta o de la relación que demuestra (Dufréne y Legendre 1997).

La Reserva de la Biosfera de Calakmul (RBC), localizada en el centro de la Península de Yucatán comprende la extensión protegida de bosque tropical más grande de México (723,185 ha). La zona de amortiguamiento y sus alrededores se caracterizan por la presencia de un mosaico de selvas de diferentes edades producto de las actividades humanas (Galindo-Leal *et al.* 2003, Martínez y Galindo-Leal 2002). El objetivo de este estudio fue evaluar la diversidad y la abundancia de mariposas presentes en los tipos de vegetación más ampliamente distribuidos de la región, la selva mediana subperenifolia (SMS) y selva baja subcaducifolia (SBSC), y en dos etapas sucesionales de la vegetación

secundaria de los mismos. Esta evaluación se hizo con la finalidad de seleccionar especies de mariposas indicadoras del estado de la vegetación que puedan servir para elaborar un programa de monitoreo en la región de Calakmul.

Métodos

Área de estudio. El presente estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biosfera Calakmul (RBC), Campeche (Fig. 1) y en sus alrededores (19° 15' N, a 17° 45' N y 90° 10' O a 89° 15' O). En la región donde se encuentra la RBC existe un mosaico de vegetación muy complejo, presentando cuatro tipos de selvas primarias, vegetación secundaria y áreas de agricultura. Las selvas primarias principalmente se encuentran dentro de la reserva (Martínez y Galindo-Leal 2002), mientras que las áreas de agricultura están en los ejidos colindantes de la RBC. La vegetación de selvas primarias presenta las siguientes especies de árboles: zapote (*Manilkara zapota*), chakah (*Bursera simaruba*), pucté (*Bucida buceras*), caoba (*Swietenia macrophylla*), ramón (*Brosimum alicastrum*), guaya (*Talisia olivaeformis*) y cedro (*Cedrela odorata*) (Martínez y Galindo-Leal 2002). El clima es cálido subhúmedo, aunque se presenta una fuerte estacionalidad con tres periodos perfectamente reconocibles: lluvias de junio a septiembre, nortes (época en la que se presentan vientos del norte que traen lluvias constantes con frío) de octubre a enero, y secas de febrero a mayo. La precipitación anual es de 600-1200 mm y el promedio anual de temperatura es de 24.6 °C.

Los sitios de muestreo están localizados dentro de la RBC y en tres ejidos colindantes (Cristóbal Colón, Narciso Mendoza y Nuevo Becal), los cuales se agruparon en seis zonas que se distribuyen, tres en la parte norte y tres en el sur de la reserva (Fig. 1).

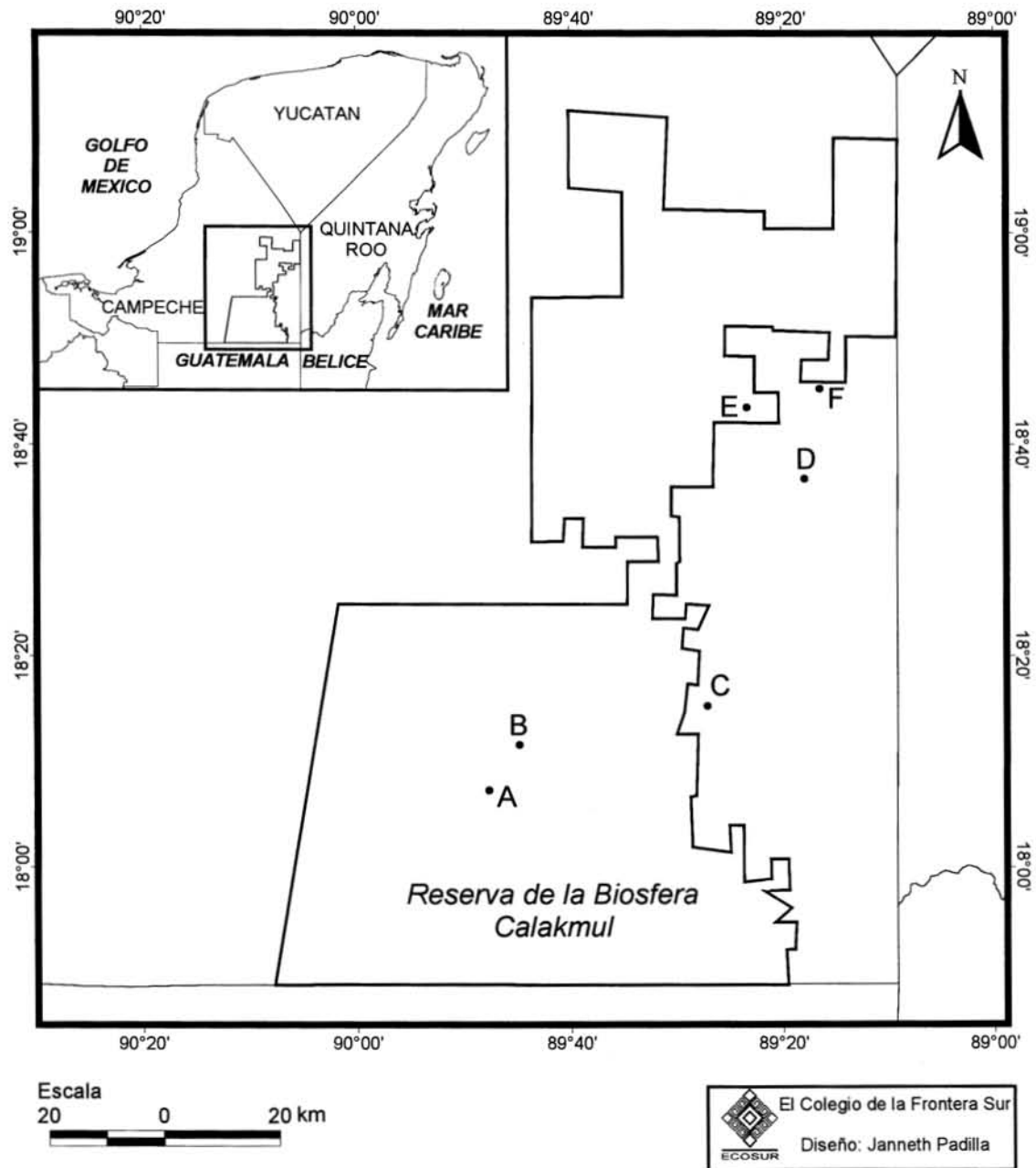


Figura 1. Sitios de muestreo y los límites de la Reserva de la Biosfera de Calakmul, A = selva baja conservada, B = selva mediana conservada, C = achual de selva baja menor de 10 años, D = achual de selva mediana mayor de 10 años, E = achual de selva baja mayor de 10 años, y F = achual de selva mediana menor de 10 años.

Muestras de estudio. Para seleccionar un conjunto de especies indicadoras que sirvan de referencia en el monitoreo de la región de Calakmul, elegimos los tipos de vegetación más ampliamente distribuidos en la región: la Selva Mediana Subperennifolia (SMS) y la Selva Baja Subcaducifolia (SBSC). En ellos muestreamos tres condiciones: selva primaria y dos estados sucesionales (perturbación hace menos de 10 años y perturbación hace más de 10 años). Para el muestreo trazamos transectos de 500 m de longitud, donde colocamos una trampa Van Someren-Rydon, cebada con fermento de plátano macho, piña y cerveza cada 50 m, de manera alternada a cada lado del transecto, sumando en total 10 trampas por transecto. En el primer año de muestreo (1997), trabajamos con tres réplicas por condición en SBSC y SMS, y durante los dos años siguientes tomamos datos en dos réplicas por condición (Cuadro 1). Caracterizamos cada transecto de acuerdo con cuatro parámetros: tipo de vegetación, grado de perturbación, cobertura del dosel y presencia de epífitas (Cuadro 2).

Cuadro 1. Número de transectos en cada tipo de vegetación por año.

Tipo de vegetación	Primaria			Acahual > 10 años			Acahual < 10 años		
	1997	1998	1999	1997	1998	1999	1997	1998	1999
Selva mediana subperennifolia	3	2	2	3	2	2	3	2	2
Selva baja subcaducifolia	3	2	2	3	2*	2*	3	2	2
Total	6	4	4	6	4	4	6	4	4

*Transectos con mezcla de dos tipos de vegetación, ver caracterización de acuerdo con cuatro parámetros (Cuadro 2).

Para el registro de especies empleamos dos métodos complementarios: trampas Van Someren-Rydon y censos visuales (con redes entomológicas) (Sparrow *et al.* 1994). Los recolectores se rotaron en los transectos para evitar sesgos, y cada uno llevó una “guía rústica”, que consiste en un muestrario de alas enmicadas de las especies de mariposas difíciles de determinar. Cada recolector permaneció en cada trampa durante 10 min, registrando las especies encontradas dentro de la trampa y las que se observaron por método visual, en un radio de 5 m.. Los ejemplares determinados se liberaron y los que no se pudieron determinar se recolectaron en bolsas de papel glacinne para su determinación posterior en el laboratorio.

Cuadro 2. *Caracterización de los transectos. Vegetación: SBSC = Selva baja subcaducifolia, SMS = Selva mediana subperennifolia; dosel: cobertura del dosel dada en porcentajes.*

<i>TRANSECTO</i>	<i>Vegetación</i>	<i>Perturbación</i>	<i>Dosel</i>	<i>Epífitas</i>
Ba1	SBSC	intensa	25-50	Nulas
Ba4	SBSC	intensa	50-75	Nulas
Bb3	SMS/SBSC	nula	75-100	Escasas
Bb5	SMS/SBSC	escasa	75-100	Nulas
Bc2	SBSC	nula	25-50	Escasas
Bc4	SBSC	nula	50-75	Escasas
Ma1	SMS	escasa	50-75	Nulas
Ma4	SMS	intensa	25-50	Nulas
Mb3	SMS	intensa	50-75	Nulas
Mb6	SMS	escasa	50-75	Escasas
Mc3	SMS	nula	50-75	Escasas
Mc5	SMS	nula	50-75	Nulas

Análisis. Para analizar la composición y estructura en cada una de las condiciones estudiadas, nos basamos en la riqueza de especies registrada en cada condición y analizamos por medio de curvas de dominancia (número de individuos por especie) los posibles cambios en la estructura de la comunidad. Para determinar si existe un agrupamiento de las abundancias de las especies relacionadas con los niveles de perturbación muestreados y para reducir la dimensionalidad de dichos datos, utilizamos métodos de ordenación (Jongman *et al.* 1995). Aplicamos análisis de un escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS, que es un método indirecto de ordenación no comprimida; (Herrando-Pérez 2002)) para visualizar el ordenamiento de la nube de puntos. Para documentar niveles de significancia con valor estadístico y encontrar la correlación entre la estructura de la respuesta de las variables, aplicamos un Análisis Canónico de Coordenadas Principales (CAP de las siglas en inglés de Canonical Analysis of Principal coordinates; Anderson 2003, Anderson y Willis 2003). Estos análisis los hicimos tanto para visualizar diferencias entre los dos tipos de vegetación como entre los tres estados sucesionales. Para los análisis multivariados, transformamos los datos por medio de la ecuación $y' = \ln(y + 1)$, con el fin de reducir la diferencia de escala entre los datos originales (de acuerdo con la prueba de Taylor, Herrando-Pérez 2002).

El CAP permite identificar a las especies responsables del patrón encontrado. Cuando las correlaciones de cada especie con cada uno de los ejes presentan valores absolutos altos, estos indican una influencia fuerte en la separación de los grupos formados. Anderson y Willis (2003) ejemplificaron esto con un trabajo con peces y demostraron que las especies con correlaciones absolutas de $|r| \geq 0.20$ explicaban claramente la estructura del patrón de agrupamiento y por lo tanto, pueden considerarse indicadoras de dicho patrón. A

partir de dichos ordenamientos, y considerando las correlaciones seleccionamos las especies que pueden considerarse indicadoras. Después elaboramos una matriz con algunas de las características consideradas como deseables para que una especie sea indicadora y vaciamos la información de las especies seleccionadas.

Por otra parte, examinamos la matriz de abundancias de todas las especies registradas, a través de un Análisis Canónico de Correspondencia (CCA, con el programa PC-ORD versión 4.15, McCune y Mefford 1999), para conocer la relación entre las variables ambientales y la distribución de dichas especies. Con el fin de determinar si las especies seleccionadas como indicadoras también guardan este tipo de relación, aplicamos el análisis CCA a una matriz con las abundancias de dichas especies. Finalmente, a manera de ejemplo, analizamos el comportamiento de dos especies indicadoras en las curvas de dominancia obtenidas para cada tipo de vegetación y sus estados de disturbio.

Resultados

Registramos un total de 50,786 individuos de 153 especies a partir del muestreo de los 18 transectos del primer año y de los 12 transectos durante 1998 y 1999 (Cuadro 3). La riqueza de especies encontrada representa 36% de las especies registradas para la región de Calakmul (Pozo *et al.* 2003). Para la SBSC la riqueza fue de 132 especies, Pozo *et al.* (2003) reportan 293 especies para este tipo de vegetación en la misma región, y para la SMS de 117 especies (371 especies reportadas por Pozo *et al.* 2003). El número de individuos fue considerablemente mayor en la SBSC. En las comunidades conservadas de ambos tipos de vegetación se registró un menor número de especies con respecto a los dos niveles de vegetación secundaria. El comportamiento del número de especies registradas

cada año en las diferentes condiciones estudiadas presenta un patrón muy similar año con año (Cuadro 3).

Las curvas de dominancia (Figs. 2a y 2b) reflejan un cambio en la diversidad de especies y en la riqueza, las cuales son mas altas en las áreas perturbadas. El patrón de comportamiento de la curva de SBSC primaria es muy similar al que se presenta para la SMS primaria. Se observa que la curva de acahual de SBSC mayor de diez años se desvía muy poco de la trayectoria que sigue la curva que representa el patrón de dominancia de especies en selva primaria, mientras que el cambio sí es notorio tanto para el acahual menor de 10 años de SBSC, como para los dos acahuales de SMS.

Cuadro 3. Número de especies y de individuos registrados en cada tipo de vegetación y en los niveles de perturbación estudiados, durante 1997, 1998 y 1999.

Año		Ba*	Bb	Bc	SBSC	Ma	Mb	Mc	SMSP	Totales
1997	S	79	53	69	102	66	74	56	93	122
	individuos	1363	1472	2126	4961	2474	2857	1449	6780	11741
1998	S	81	56	54	98	41	72	38	81	114
	individuos	4266	4551	16935	25752	645	2894	1302	4841	30593
1999	S	67	44	47	80	63	75	48	90	100
	individuos	1691	850	1543	4084	1119	1412	1837	4368	8452
Totales	S	111	73	81	132	82	98	68	117	153
	individuos	7320	6873	20604	34797	4238	7163	4588	15989	50786

*B= selva baja subcaducifolia, M= selva mediana subperennifolia, a=acahual menor de 10 años, b=acahual mayor de 10 años y c= selva conservada.

Los ordenamientos obtenidos por el CAP, mostraron que el tipo de vegetación es diferenciable entre los dos grupos de puntos en 1997 (Fig. 3, $P = 0.013$) y en 1998 ($P = 0.002$). Sin embargo, para 1999 la diferencia no fue significativa ($P = 0.2$) (para estos últimos no se muestran las gráficas).

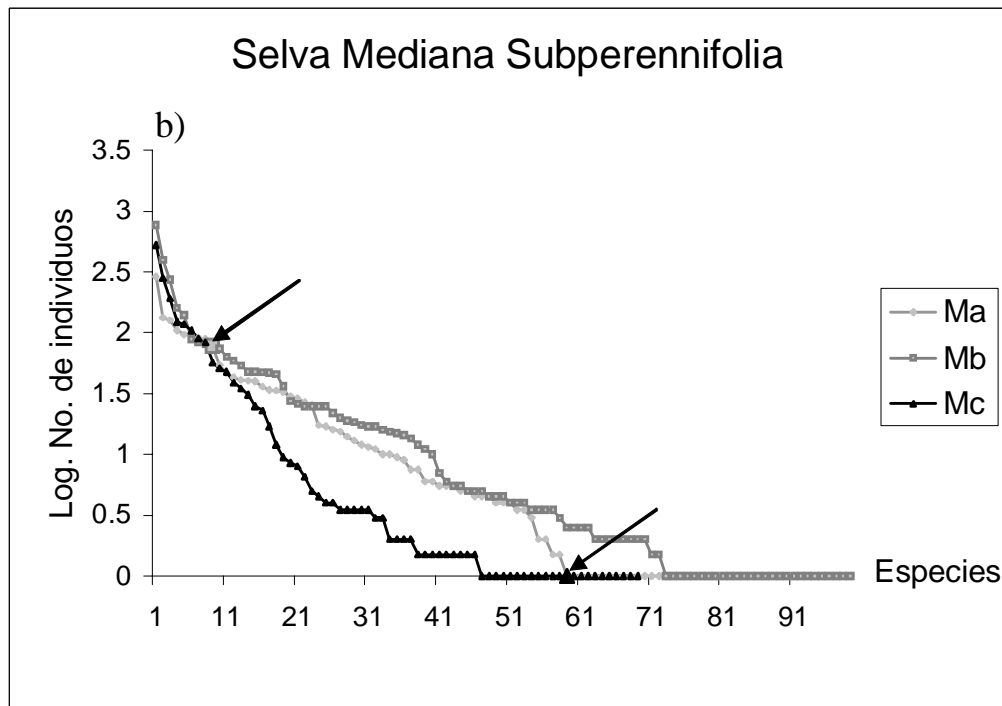
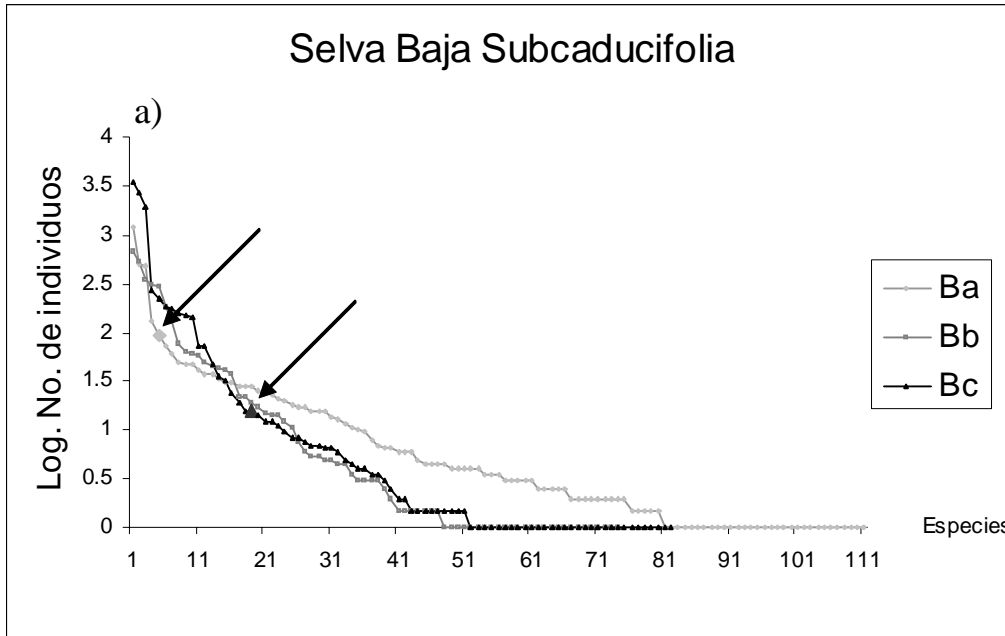


Figura 2. Curvas de dominancia de especies para los tres niveles de perturbación: a) vegetación de selva baja subcaducifolia y b) selva mediana subperennifolia. Con las flechas se indica la posición de las especies a) *Opsiphanes invirae fabrici* en la curva de acachal menor de 10 años (5º lugar), y en la selva conservada (19º lugar) y b) *Paraeptychia ocirrhoe* en el acachal menor de 10 años (9º lugar) y para la selva conservada (59º lugar).

Por otra parte, los ordenamientos (CAP) que reflejan los grupos que se forman entre los tres niveles de perturbación también presentan diferencias significativas, en este caso en los tres años (Fig. 4). La segregación entre los tres grupos (selvas conservadas, acahuales mayores de 10 años y acahuales menores de 10 años) son observables en el ordenamiento obtenido por medio del NMDS en el que los resultados indican valores altos de correlación en los tres años (1997 = 0.9852, 0.9503; 1998 = 0.9906, 0.9654; 1999 = 0.9676, 0.4627). Al aplicar el CAP, el resultado permite una comprensión mayor de los grupos (ver Fig. 4) y señala altas diferencias significativas para los tres años (1997, $P = 0.0001$; 1998, $P = 0.0003$; 1999, $P = 0.0149$).

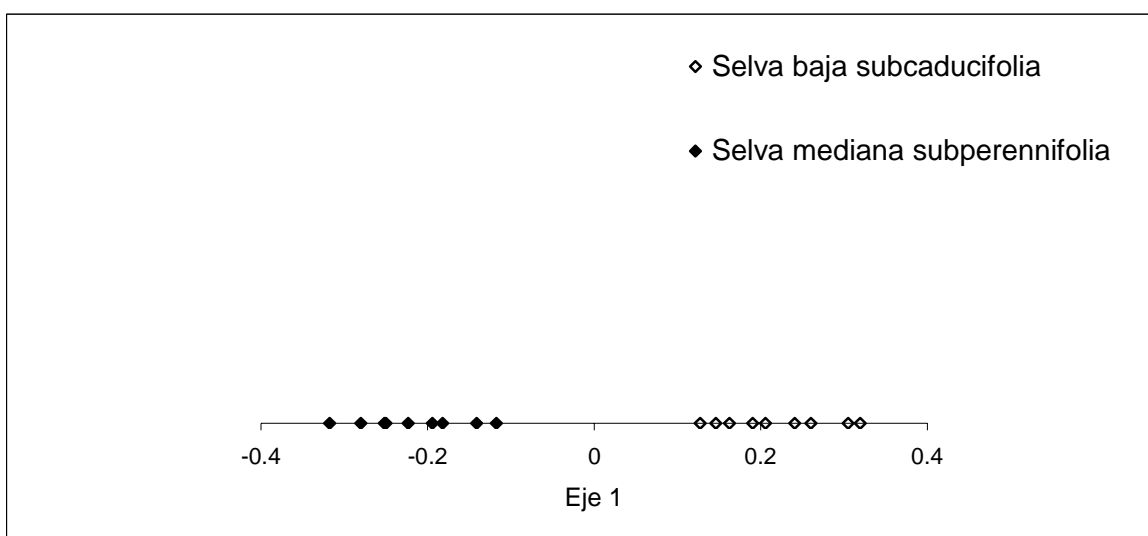


Figura 3. Diagrama de distribución de los transectos de dos tipos de vegetación: selva baja subcaducifolia y selva mediana subperennifolia, construido por medio de un análisis CAP ($p = 0.013$). Datos de 1997. Por ser dos variables, se reduce a un solo eje.

Del total de las especies registradas durante 1997, más de la mitad (53%) presentaron correlación con el primer eje con valores mayores que 0.2 (valor absoluto), mientras que en 1998 fue el 74% y en 1999 el 78%. Para este estudio, con la finalidad de elegir especies con una alta fidelidad en la formación de los grupos, seleccionamos las que presentaron valores de correlación absoluta mayores o iguales que 0.5 y que presentaron este nivel de correlación durante los tres años, al menos en uno de los ejes.

Bajo estos criterios, de las 153 especies registradas a lo largo de los tres años, 14% fueron seleccionadas como indicadoras de primer nivel (Cuadro 4a). Las especies que presentaron dicha correlación en dos de los tres años o que fue > 0.3 en los dos ejes, fueron seleccionadas como indicadoras de segundo nivel (Cuadro 4b). En total, las de primer y segundo nivel suman 27% de las especies registradas durante los tres años.

Además de seleccionarlas por su alta correlación y su registro durante los tres años, se consideró que estuvieran presentes durante las tres estaciones (secas, lluvias y nortes) y cuando lo ameritó, se anotó en cual de ellas es más o menos abundante. En el Cuadro 4 se anota la forma principal de registro para cada especie (trampa o visual), si es considerada como común y si su abundancia indica perturbación o estado conservado del hábitat. También se anota para qué tipo de vegetación es indicadora.

La mayoría de las especies indicadoras (25) fueron registradas sólo por medio de trampa. De manera visual se registraron sólo seis especies y por los dos métodos diez. Además, 28 de las 41 especies son comunes.

Trece especies son indicadoras de hábitats conservados y 26 de hábitats perturbados. De las 22 especies indicadoras de primer nivel sólo una (*Polygonus m. manueli*) pertenece a la familia HesperIIDae, todas las demás son de la familia Nymphalidae (3 Morphiinae, 4 Satyrinae, 5 Charaxinae, 2 Nymphalinae, 5 Limenitidinae y 2 Heliconiinae).

Relación de las especies con los parámetros ambientales. El CCA con todas las especies registradas permitió hacer una separación de los dos tipos de ambientes, transectos con selva baja subcaducifolia y con selva mediana subperennifolia, así como de los tres grados de perturbación estudiados (Fig. 5).

Dos variables ambientales, tipo de vegetación y grado de perturbación, son las que explican de mejor manera la segregación de los puntos. Las otras dos variables están correlacionadas con estas dos. Las epífitas están correlacionadas con el eje de perturbación y la cobertura del dosel con el tipo de vegetación. Al aplicar el análisis de CCA únicamente con las especies seleccionadas como indicadoras, el resultado fue muy similar (Fig. 6a), aunque la separación de algunos transectos se vuelve menos clara. Los transectos de acahual de selva baja mayor de 10 años y los de selva mediana conservada no se separan mucho.

El resultado del CCA, sobreponiendo el ordenamiento de los transectos al ordenamiento de las especies indicadoras (Fig. 6b), confirma la relación de especies representando ambientes de acahual (68.3%) y de selvas conservadas (31.7%) que se obtiene por medio del análisis CAP (Cuadro 4).

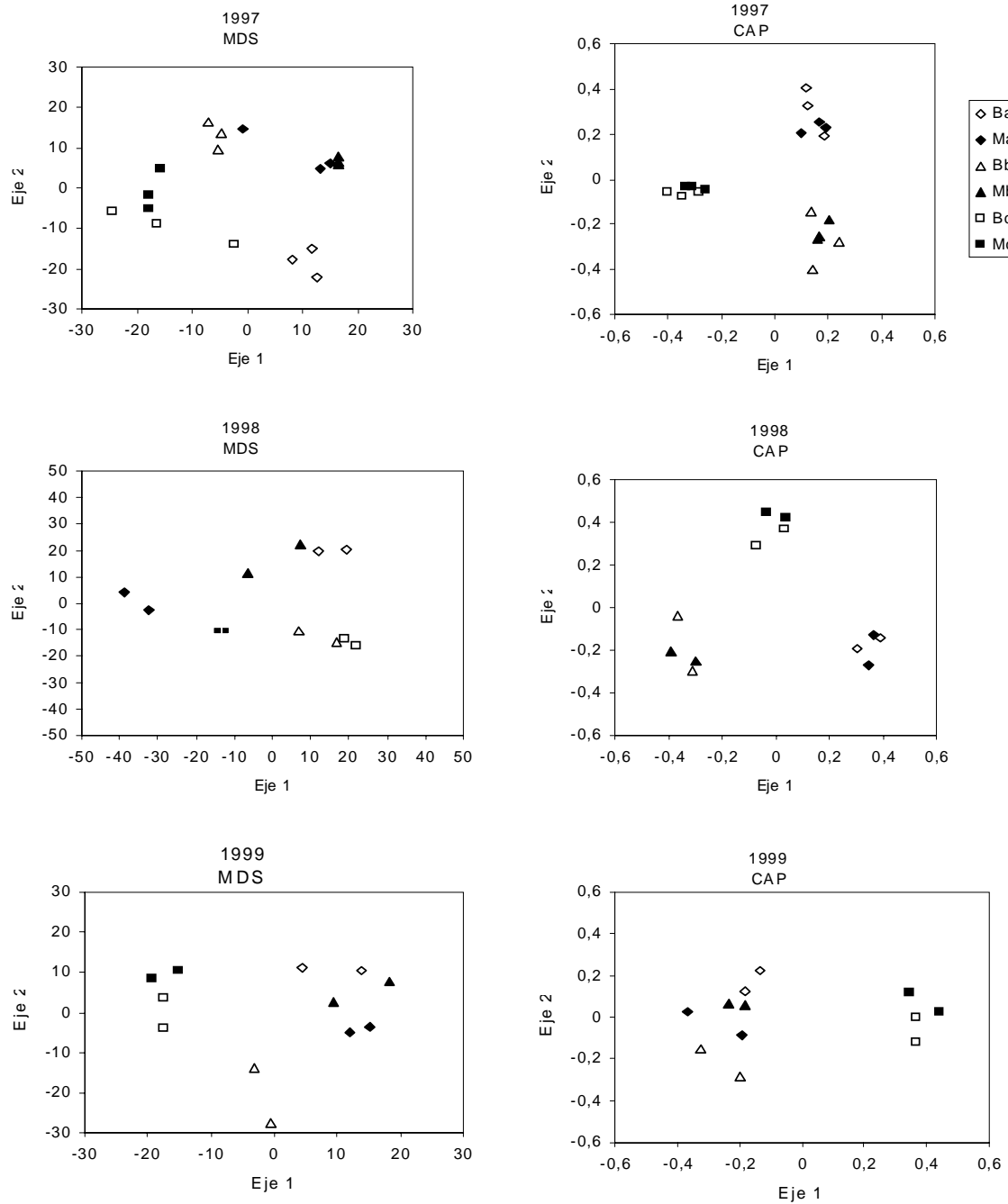


Figura 4. Ordenamientos de los transectos de dos tipos de vegetación: selva baja subcaducifolia (B) y selva mediana subperennifolia (M), y de tres condiciones de perturbación: (c) conservado, (b) acahual mayor de diez años y (a) acahual menor de diez años. Del lado izquierdo se presenta el análisis no comprimido (NMDS) y del lado derecho el análisis comprimido (CAP). Se presenta el análisis para 1997, 1998 y 1999.

Cuadro 4. Lista de especies indicadoras para el monitoreo de la región de Calakmul, Campeche, México. a) especies consideradas de primer nivel (correlación absoluta igual o mayor de 0.5), b) especies consideradas de segundo nivel (correlación absoluta mayor que 0.3). V = Visual, T = Trampa; M = Selva mediana subperennifolia, B = Selva baja subcaducifolia; 3/3 = Registradas los 3 años en las 3 estaciones, entre parentesis referencias a determinada estación.

Familia	Especie	Registro	Años/Estación	Estado	Vegetación	Categoría
a)						
Nymphalidae	<i>Morpho achilles montezuma</i>	V y T	3/3 (+nortes)	Conservado	M y B	Común
	<i>Anaea troglodyta aidea</i>	T	3/3 (-lluvias)	Conservado	B	Común
	<i>Archaeoprepona demophoon gulina</i>	T	3/3 (+lluvias)	Conservado	M y B	Común
	<i>Memphis phila boisduvali</i>	T	3/3	Conservado	B	Común
	<i>Prepona laertes octavia</i>	T	3/3	Conservado	B	
	<i>Biblis hyperia aganisa</i>	V y T	3/3	Conservado	M	Común
	<i>Hamadryas guatemalena guatemalena</i>	T y V	3/3	Conservado	B	
	<i>Opsiphanes invirae fabricii</i>	T y V	3/3 (-secas)	Perturbado	M	
	<i>Opsiphanes quiteria quirinus</i>	T y V	3/3 (+nortes)	Perturbado	M	
	<i>Cissia pseudoconfusa</i>	T y V	3/3 (+nortes)	Perturbado	M	Común
	<i>Pareuptychia ocirrhoe</i>	T	3/3	Perturbado	M	Común
	<i>Taygetis virgilia</i>	T	3/3	Perturbado	M	Común
	<i>Yphthimoides renata</i>	T	3/3	Perturbado	M	Común
	<i>Siderone galanthis ssp. nov.</i>	T y V	3/3	Perturbado	M	
	<i>Historis odius dious</i>	T	3/3	Perturbado	M y B	Común
	<i>Siproeta stelenes biplagiata</i>	V y T	3/3	Perturbado	M	Común
	<i>Hamadryas februa ferentina</i>	T	3/3	Perturbado	M y B	Común
	<i>Hamadryas julitta</i>	T y V	3/3	Perturbado	M	Común
	<i>Myscelia cyaniris cyaniris</i>	T	3/3 (+lluvias)	Perturbado	M	
	<i>Dryas iula moderata</i>	V	3/3	Perturbado	M y B	Común
<i>Heliconius charitonia vazquezae</i>	V	3/3	Perturbado	M y B	Común	
Hesperiidae	<i>Polygonus manueli manueli</i>	V y T	3/3	Perturbado	M	Común
b)						
Nymphalidae	<i>Fountainea eurypyle confusa</i>	T	3/3 (+secas)	Conservado	M y +B	Común
	<i>Memphis forreri</i>	T	3/3	Conservado	B	Común
	<i>Memphis pithyusa</i>	T	3/3	Conservado	B	Común
	<i>Historis acheronta acheronta</i>	T	3/3 (+secas)	Conservada	B	
	<i>Eunica tatila tatila</i>	T	3/3	Conservado	B	Común
	<i>Myscelia ethusa ethusa</i>	T	3/3	Conservado	M y B	Común
Pieridae	<i>Pyrisitia nise nelphe</i>	V	3/3	Perturbado	B	Común
	<i>Glutophrissa drusilla tenuis</i>	V	3/3	Perturbado	M y B	Común
Nymphalidae	<i>Cepheuptychia glaucina</i>	T	3/3 (-lluvias)	Perturbado	M	
	<i>Hermeuptychia hermes hermes</i>	T	3/3	Perturbado	M y B	Común
	<i>Pareuptychia binocula metaleuca</i>	T	3/3	Perturbado	M	
	<i>Vareuptychia similis</i>	T	3/3	Perturbado	M y B	Común
	<i>Consul electra electra</i>	T	3/3 (+secas)	Perturbado	M	
	<i>Memphis hedemanni</i>	T	3/3	Perturbado	M y B	
	<i>Colobura dirce dirce</i>	T	3/3	Perturbado	M	
	<i>Nica flavilla bachiana</i>	T	3/3 (+secas)	Perturbado	M	Común
	<i>Temenis laothoe hondurensis</i>	T	3/3	Perturbado	M y B	
	<i>Heliconius erato petiverana</i>	V	3/3	Perturbado	M y B	Común
Lycaenidae	<i>Eumaeus toxea</i>	V	3/3	Perturbado	M y B	Común

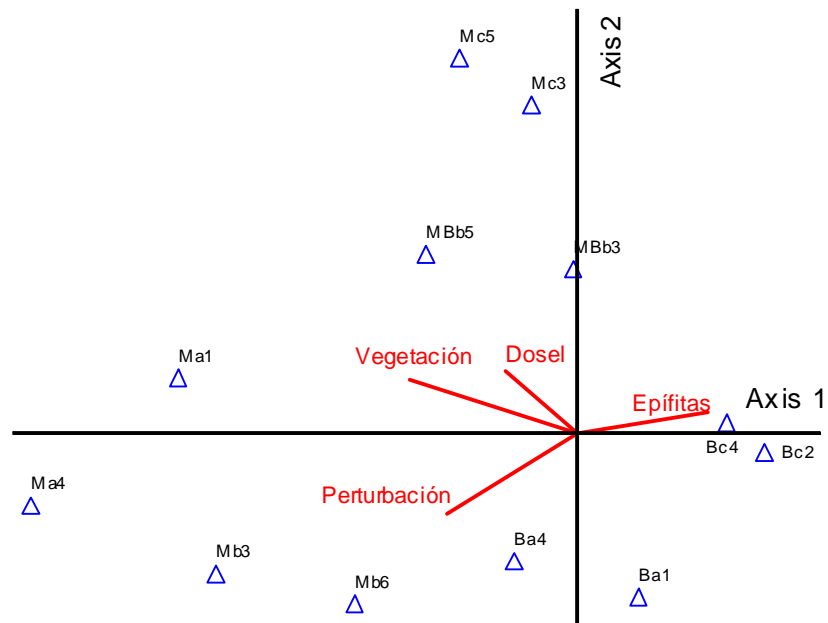


Figura 5. Diagrama del Análisis Canónico de Correspondencia (CCA) obtenido de acuerdo con la abundancia de especies registradas durante 1997, 1998, 1999, en cada uno de los transectos. Éstos representan tres condiciones de perturbación en dos tipos de vegetación, se agrupan de acuerdo con los parámetros de presencia de epífitas, cobertura del dosel, tipo de vegetación y nivel de perturbación.

Discusión

Los resultados de este estudio identificaron a un grupo de especies indicadoras de la alteración de la selva baja subcaducifolia y de la selva mediana subperennifolia. En este estudio las especies seleccionadas como indicadoras se consideran como especies indicadoras ambientales (McGeoch 1998), ya que su abundancia responde predeciblemente al grado de perturbación de los tipos de vegetación.

Previos estudios han sugerido que una sola especie no puede reflejar la complejidad del ecosistema, por lo que se recomienda el uso de ensambles de especies de diferentes gremios (Kremen 1992). De esta manera, las respuestas se evalúan de manera integral,

utilizando un grupo de indicadores complementarios en diferentes niveles jerárquicos (Noss 1990). El grupo de 41 especies seleccionadas en las categorías de primero y segundo nivel, contiene representantes de dos superfamilias (Papilionoidea y Hesperioidea), de cuatro familias y de diez subfamilias. Esta diversidad hace que en el grupo estén representadas especies con distintos requerimientos ambientales, las cuales están asociadas a un gran número de plantas hospederas en su etapa larvaria, así como en las plantas de alimentación de la fase adulta. Al menos 3 familias de plantas forman parte de la dieta de estas especies en su fase larvaria (Fabaceae, Caesalpiniaceae y Mimosaceae).

La gran mayoría (90%) de las especies seleccionadas como indicadoras son representantes de la familia Nymphalidae. Ésta es una familia cosmopolita que se encuentra en cualquier tipo de habitat y en todos los continentes menos en el continente Antártico (DeVries 1987). Es una familia que presenta una gran diversidad en el neotrópico y de la que existen más de 6,000 especies en todo el mundo (Scoble 1995); 2,857 son exclusivas del neotrópico. De éstas 440 se han registrado en México (Luis-Martínez *et al.* 2000). De las nueve subfamilias presentes en México, seis están representadas en la lista de especies seleccionadas en este trabajo como indicadoras. De ellas, a excepción de la subfamilia Heliconiinae -la cual se alimenta en su fase adulta de néctar y polen-, todas las especies de las restantes subfamilias se alimentan de frutos en descomposición, aunque algunas también lo hacen de escurrimientos de savia, de excrementos o de algún tipo de hongos. Las tres subfamilias no representadas son Ithomiinae, Danainae y Apaturinae. Para las subfamilias Ithomiinae y Apaturinae se tienen pocas especies reportadas para la región, en general son especies que requieren de ambientes mas húmedos. La subfamilia Danainae esta representada por las tres especies del género *Danaus* (especies migratorias) y por *Lycorea halia atergatis* registrada para CK como especie rara.

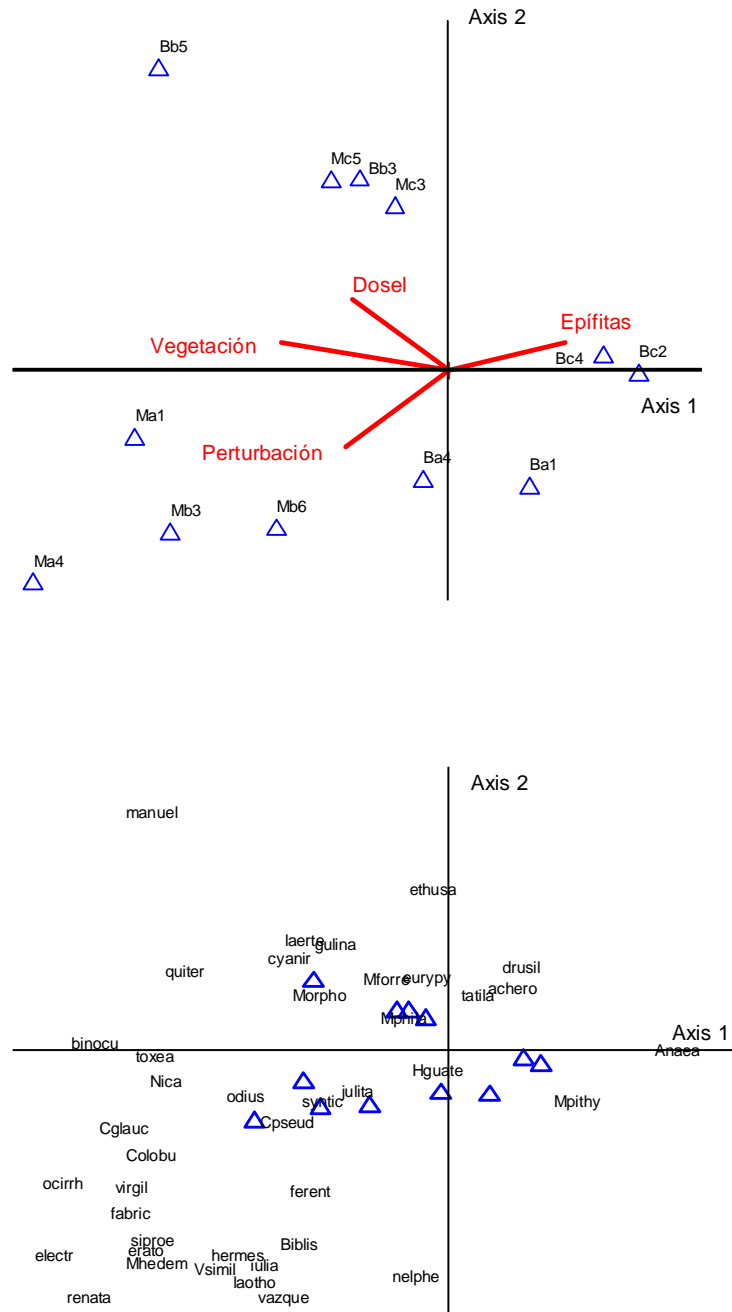


Figura 6. Diagrama del Análisis Canónico de Correspondencia (CCA) obtenido con base en la abundancia de las especies seleccionadas como indicadores, registradas durante 1997, 1998, 1999. a) Proyección del ordenamiento de los transectos y de los parámetros estudiados (ver Cuadro 2). b) Proyección del ordenamiento de los transectos y de las especies indicadoras utilizadas para el análisis.

Sin contar a la especie *Hamadryas julitta*, endémica de la Península de Yucatán, todas las demás especies tienen amplia distribución en el Neotrópico, e inclusive algunas de ellas presentan subespecies dependiendo de la región.

En la literatura se han descrito las características convenientes (Noss, 1990; Brown, 1991, 1996, 1997; Sparrow *et al.*, 1994; Stork, 1994, McGeoch, 1998) para que una especie o grupo de especies sea considerado como buen indicador. En el cuadro cinco se presenta un resumen de estas características con el tipo de factor al que se deben. También se incluye si las especies que proponemos en este trabajo como indicadoras, cumplen con dichas características.

El grupo de especies seleccionadas cumplen con alrededor de 80% de las características enumeradas. Para algunas de las características, la información obtenida en este trabajo no permite dilucidar si cumplen con la condición establecida. Es recomendable probar el uso de estas especies en aspectos de monitoreo, con un diseño experimental que nos permita conocer con certeza si cumple o no con alguna(s) de la(s) características aún no definidas.

Los resultados concuerdan con los hábitos descritos para estas especies en Costa Rica (DeVries 1987, 1997). Sólo las especies *Anaea troglodyta aidea* y *Biblis hyperia aganisa* difieren de lo encontrado en Costa Rica. La primera se conoce de ambientes perturbados y en el presente estudio se registra como indicadora de ambientes conservados. La segunda se cita para Costa Rica como escasa, mientras que aquí en el área de estudio es común. Sin embargo, su capacidad de indicadora de ambientes conservados es cuestionable al encontrarse un resultado contradictorio entre los resultados del CCA y del CAP. DeVries (1987) la describe de ambientes deciduos, situación que coincide con lo propuesto aquí, ya que se identificó como indicadora de selva baja subcaducifolia conservada.

La selección de especies de satíridos como buenos indicadores de ambientes perturbados también concuerda con otros trabajos (Daily y Ehrlich 1995). También se confirma que las especies de la subfamilia Morphinae son indicadores de ambientes conservados, aunque en menor grado que los charaxinos. Sin embargo, las especies del género *Caligo*, registradas como indicadoras en otros trabajos, aquí no fueron identificadas.

Henle *et al.* (1996) comentan que los modelos en los que se utilizan especies indicadoras del uso del hábitat pueden ser aplicados al dominio natural donde se realizó el estudio, pero que aún no se conoce qué tan extendido puede ser ese modelo a otras áreas. De acuerdo con la comparación que mencionamos entre los resultados obtenidos en Costa Rica (Daily y Erlich 1995, DeVries 1987), podemos afirmar que las especies seleccionadas en este trabajo pueden ser usadas como modelos en otras áreas tropicales.

Por otra parte, en esta investigación llegamos a la conclusión de que el uso de transectos para el registro de especies de mariposas que puedan considerarse como indicadoras de la biodiversidad (*sensu* McGeoch 1998) no es un método de muestreo adecuado. La riqueza encontrada para la selva baja subcaducifolia fue mayor (132) que la registrada para la selva mediana subperennifolia (117), lo cual no coincide con los resultados del inventario de mariposas de Calakmul (Pozo *et al.* 2003). Sin embargo, el uso de transectos para el registro de especies indicadoras de estados sucesionales o del cambio de las condiciones del paisaje mostró ser efectivo.

Cuadro 5. Características recomendadas para que un taxón sea buen indicador.. Se anota si son atribuibles al ensamblaje de especies propuesto para el monitoreo de la región de Calakmul.

Característica	Factores logísticos	Factores ecológicos	Factores sociales	Especies propuestas
Altamente diversificados taxonómica y ecológicamente (muchas especies en cada localidad o sistema).		x		Sí
Especies con alta fidelidad ecológica.		x		Sí
Relativamente sedentarias.		x		No
Especies con endemismo estrecho o si es amplio, bien diferenciadas (local o regionalmente).		x		Sí
Taxonómicamente bien conocidas, fáciles de identificar.	x			Sí
Bien estudiadas (genética, conductual, bioquímica, ecológica y biogeográficamente).	x	x		En parte
Abundantes, no furtivas, fáciles de encontrar en el campo.	x			Sí
Fluctuaciones frenadas (siempre presentes). Capaces de proporcionar evaluaciones continuas sobre un amplio espectro de perturbación.		x		Sí
Información autoecológica abundante		x		Sí
Se obtienen fácilmente amplias muestras de especies y variedades.	x			Sí
Funcionalmente importante en el ecosistema.		x		Sí
Responde a disturbios de manera predecible, rápida, sensitiva y analizable.		x		Sí
Fuertemente relacionadas con indicadores de otras especies y con recursos específicos.		x		No sabemos
Suficientemente sensitivas para aportar alerta tempranamente	x	x		No sabemos
Los estudios son facilitados por observaciones sencillas, de tal manera que estudiantes y no profesionales pueden ser rápidamente capacitados para colaborar.	x			Sí
El taxón se presenta a lo largo de un área geográficamente amplia y en gran número de hábitats de tal forma que se pueden tener diseños experimentales y comparaciones.	x			Sí
Amplio gama de hospederos		x		Sí
Fáciles de almacenar	x			Sí
Los patrones observados en el indicador, son reflejados por otros taxones relacionados y no relacionados.		x		No sabemos
El taxón incluye especies con importancia económica potencial, de modo que políticos y científicos del tercer mundo, donde la ciencia pura o básica no es apoyada, se pueden convencer de la importancia de dedicarle recursos económicos y humanos.	x		x	Sí
Capaces de diferenciar entre ciclos o tendencias naturales y aquellos inducidos por perturbaciones antropogénicas.		x		Sí, en parte
Fáciles y económicos de medir, recolectar, probar y/o calcular.	x			Sí
Reconocida importancia para la agricultura, ambiente, conservación.			x	Para conservación.

Un hecho que llama la atención es el número de individuos registrados en las trampas colocadas en la región de Calakmul. En la literatura generalmente se reportan números de individuos que corresponden al orden de magnitud de las decenas, o en pocos casos, de las centenas. Sin embargo, en este estudio se registran cantidades por arriba de las centenas. Este hecho nos llamó la atención, y por ello en una oportunidad que se nos presentó para evaluar el uso de trampas en otros sitios del trópico, las colocamos en la provincia de Sucumbios en el este de Ecuador, con el fermento elaborado de igual forma que el utilizado en Calakmul. Curiosamente con esta experiencia corroboramos que las capturas son de bajo número de individuos, coincidiendo con lo reportado por varios autores quienes han colectado en el Neotrópico, por ejemplo, el registro de 883 individuos en un muestreo de 12 meses (DeVries *et al.*, 1999); aunque tales resultados no sean generalizables.

En la proyección del ordenamiento con CCA que representa a las especies relacionadas con los transectos, encontramos que las especies que explican el ordenamiento de los transectos son las mismas que se obtuvieron por medio del análisis CAP (Cuadro 4). Sin embargo, se detectan algunas especies, como el caso de *Biblis hyperia aganisa* cuya posición en el ordenamiento no coincide con el valor predictivo que se le da en el cuadro 4. Esto nos hace recomendar que en el monitoreo se analicen con mayor detalle las abundancias de esta especie, para corroborar o no su capacidad predictiva.

A partir de 2004, el personal que colaboró en los muestreos realizados en Calakmul para este estudio, iniciaron un muestreo de los Rhopaloceros en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, ubicada en el estado de Quintana Roo, al noreste de la región de Calakmul, así como en el ejido de Xmaben localizado en las colindancias de la Reserva de Sian Ka'an. En dichos muestreos se está haciendo énfasis en el registro de las especies recomendadas en

el presente estudio. De manera simultánea se inició el muestreo de dichas especies en el ejido de Conhuas, colindante a su vez con la RBC. Tanto las dos reservas como los dos ejidos forman parte del denominado Corredor Biológico Mesoamericano, en el cual se tiene como objetivo lograr la conservación de los ecosistemas de la región, a través del uso y monitoreo de los recursos naturales.

Este trabajo se suma a otros que han demostrado que los insectos son un grupo de especies importantes como indicadores ambientales (Brown 1991; Kremen 1992, 1994; Pearson y Cassola 1992; Belshaw y Bolton 1993; Halffter y Favila 1993; Beccaloni y Gaston 1995; Daily y Ehrlich 1995; Favila y Halffter 1997; Watt *et al.* 1997; Hill y Hammer 1998; Lawton *et al.* 1998 Fisher 1999; Pineda *et al.* 2005). Otro grupo faunístico que también ha sido documentado como indicador ambiental es el grupo de los anfibios, en particular las ranas (Pineda *et al.* 2005).

Las mariposas ofrecen una ventaja comparadas con las ranas si consideramos que estas últimas son registradas solo en una temporada del año, mientras que las especies de mariposas seleccionadas en este trabajo pueden ser registradas en cualquier temporada del año. Con respecto a otro tipo de insectos, como los escarabajos coprófagos, las mariposas seleccionadas tienen la ventaja de ser abundantes, comunes y fáciles de registrar por medio de trampas.

Por lo anterior consideramos que el uso de mariposas como indicadores ambientales es muy efectivo. El uso mas generalizado de las especies propuestas en el presente estudio, permitirá afinar los resultados encontrados aquí y así continuar con el monitoreo de los recursos naturales por medio de especies que facilitan esta gran tarea.

Literatura citada

- Anderson, M. J. 2003. CAP: a FORTRAN computer program for canonical analysis of principal coordinates. Department of Statistics, University of Auckland, Nueva Zelanda.
- Anderson, M. J. y T. J. Willis. 2003. Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* 84: 511-525
- Beccaloni, W.G. y Gaston, J.K., 1995. Predicting the species richness of neotropical forest butterflies: Ithomiinae (Lepidoptera) as indicators. *Biological Conservation* 71: 77-86.
- Belshaw, R. y Bolton, B., 1993. The effect of forest disturbance on leaf litter ant fauna in Ghana. *Biodiversity and Conservation*, 2: 256-666.
- Brown, Jr. S.K., 1991. Conservation of neotropical environments: insects as indicators. En: Collins, N. M. y Thomas, J. A. (eds.) *The conservation of insects and their habitats*. pp. 349-404. Academic Press. Londres.
- Brown, K. S. Jr, 1996. The use of insects in the study, inventory, conservation and monitoring of biological diversity in Neotropical habitats, in relation to traditional land use systems. *Decline and Conesevation of Butterflies in Japan*, III: 128-159.
- Brown, K. S. Jr, 1997. Diversity, disturbance and sustainable use of Neotropical forests: insects as indicators for conservation monitoring. *Journal of Insect Conservation* 1:1-18.

- Chapin III, S.F., Zavaleta, S.E., Eviner, T.V., Naylor, L.R., Vitousek, M.P., Reynolds, L.H., Hooper, U.D., Lavorel, S., Sala, E.O., Hoobie, E.S., Mack, C.M. y Díaz, S., 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405: 234-242.
- Daily, C.G. y Ehrlich, R.P., 1995. Preservation of biodiversity in small rainforest patches: rapid evaluations using butterfly trapping. *Biodiversity and Conservation*, 4: 35-55.
- DeVries, P.J., 1987. *The butterflies of Costa Rica and their natural history: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae*. Princeton University Press, Nueva Jersey.
- DeVries, J.P. 1997. *The butterflies of Costa Rica and their Natural History, Vol II: Riodinidae*. Princeton University Press, Nueva Jersey.
- DeVries, P.J., Walla, T.R. y Greeney, H.F., 1999. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society*. 68: 333-353
- Dufréne, M. y Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 345-366.
- Favila, E.M. y Halffter, G., 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoologica Mexicana*, 72: 1-25.
- Fisher, L.B., 1999. Improving inventory efficacy: a case study of leaf-litter ant diversity in Madagascar. *Ecological Applications*, 9: 714-731.

- Galindo-Leal, C., J.R. Cedeño-Vazquez, R. Calderón and J. Augustine. 2003. Arboreal frogs, tank bromeliads and disturbed seasonal tropical forest. *Contemporary Herpetology* 1
- Halfpeter, G. y M. E. Favila. 1993. The Scarabeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International* 27: 15-21
- Herrando-Pérez, S., 2002. *Manual de ecología matemática: Un enfoque práctico al análisis multivariado (PCA, Cluster y MDS) para detectar patrones en ecología. Manual de referencia*, 2ª ed. El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal.
- Henle, K., P. Poschold, C. Margules y J. Settele. 1996. Species survival in relation to habitat quality, size, and isolation: summary conclusions and future directions. In: J. Settele, C.R. Margules, P. Poschold and K.Henle (eds), *Species survival in fragmented landscapes*, 373-381. Kluwer, Dordrecht.
- Hill, K.J. y Hammer, C.K., 1998. Using species abundance models as indicators of habitat disturbance in tropical forest. *Journal of Applied Ecology*, 35: 458-460.
- Jongman, R.H.G., C.J.F. Ter Braak, and O.F.R. Van Tongeren. 1995. *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K
- Kim, C.K., 1993. Biodiversity, conservation and inventory: why insects matter. *Biodiversity and Conservation*, 2: 191-214.
- Kremen, C., 1992. Assessing the indicator properties of species assemblages for natural areas monitoring. *Ecological Applications*, 2: 203-217.

- Kremen, C., 1994. Biological inventory using target taxa: a case study of the butterflies of Madagascar. *Ecological Applications*, 4: 407-422.
- Laurance, F.W. y Bierregaard, O.R. Jr., 1997. *Tropical forest remnants. Ecology, management and conservation of fragmented communities*. The University Chicago Press, Chicago y Londres.
- Lawton, H.J., Bignell, E.D., Bolton, B., Bloemers, G.F., Eggleton, P., Hammond, M.P., Hodda, M., Holts, D.R., Larsen, B.T., Mawdsley, A.N., Stork, E.N., Srivastava, S.D. y Watt, D.A., 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature*, 391: 72-75.
- Lobo, J. M. 2000. ¿Es posible predecir la distribución geográfica de las especies basandonos en variables ambientales? pp: 55-68. En: Martín-Piera, F., J. J. Morrone y A. Melic (eds.). *Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PRIBES 2000*. Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza.
- Luis-Martínez, A., Llorente-Bousquets, J., Vargas-Fernández, I. y Gutiérrez, A.L., 2000. Síntesis preliminar del conocimiento de los Papilionoidea (Lepidoptera: Insecta) de México, pp: 275-285. En: Martín-Piera, F., J. J. Morrone y A. Melic (eds) *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: Pribes 2000*. m3m: Monografías Tercer Milenio. Vol 1, SEA, Zaragoza.

- Martínez, E. y Galindo-Leal, C., 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: Clasificación, descripción y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 71: 7-32.
- McCune, B. and M.J. Mefford. 1999. *PC-ORD: Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 4.15* MjM Software Design, Gleneden Beach, OR
- McGeoch, M.A., 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Review*, 73: 181-201
- Noss, F.R., 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*, 4: 355-364.
- O' Neill, R.V., Hunsaker, T.C. y Levine, A.D., 1995 Monitoring challenges and innovative ideas. *Ecological indicators* (McKenzie, D. H. and McDonald J.V.), pp. 1443-1459. Elsevier, Amsterdam.
- Orians, H.G., 2000. Biodiversity and ecosystem processes in tropical ecosystems. *Revista de Biología Tropical*, 48: 297-303.
- Pearson, L.D. y Cassola, F., 1992. World-wide species richness patterns of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae): Indicator taxon for biodiversity and conservation studies. *Conservation Biology*, 6: 376-391.
- Pineda, E., C. Moreno, F. Escobar y G. Halfpter. 2005. Frog, bat, and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, México. *Conservation Biology* 19: 400-410

- Pozo, C., Luis-Martínez, A., Uc-Tescum, S., Salas-Suárez, N. y Maya-Martínez, A., 2003. Butterflies (Papilionoidea and Hesperioidea) of Calakmul, Campeche, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 48, 505-525.
- Scoble, M.J. 1995. *The Lepidoptera: form, function and diversity*. Oxford University Press, Nueva York
- Sparrow, R.H., Sisk, D.T., Ehrlich, R.P. y Murphy, D.D., 1994. Techniques and guidelines for monitoring neotropical butterflies. *Conservation Biology*, 8: 800-809.
- Stork, N. E., 1994. Inventories of biodiversity: more than a question of numbers. *Systematics Association Special* 50:81-100.
- Stork, N. E. y M. J. Samways. 1995. Inventing and monitoring, pp. 476-543. En: Heywood, V. H. (ed.) *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge University Press y UNEP. Cambridge.
- Stork, N.E., Boyle, T.J.B., Dale, V., Eeley, H., Finegan, B., Lawes, M., Manokaran, N., Prabhu, R. y J. Vandermeer., 1997. Criteria and indicators for assessing the sustainability of forest management: Conservation of biodiversity. *Center for International Forestry Research*, 17: 1-29.
- Watt, D.A., Stork, E.N., Eggleton, P., Srivastava, S.D., Bolton, B., Larsen, B.T., Brendell, J.D.M. y Bignell, E.D., 1997. Impact of forest loss and regeneration on insect abundance and diversity. *Forest and insects* (Stork, E. N. y Hunter, D. M), pp. 273-286. Chapman & Hall, Londres.

IV. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En 1997, al iniciar el muestreo de mariposas (Rhopalocera) en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, el conocimiento que se tenía de este grupo faunístico para dicha región era prácticamente nulo. En Campeche no se habían realizado estudios de mariposas, por lo que únicamente existían registros esporádicos. Tales registros, en su mayoría tomados de ejemplares de museos de México y el extranjero, sumaban alrededor de 409 ejemplares agrupados en 164 especies, de los cuales 13 son registros de nombres inválidos. Luis-Martínez *et al.* (2000) mencionaron que el estudio de la lepidopterofauna en México a lo largo de 200 años ha sido muy heterogéneo, por lo que aún hay muchas regiones sin estudiar. No es para sorprenderse entonces que en esta investigación el número de nuevos registros para el estado de Campeche sea de 297 especies y que el registro de *Monca telata* (Hesperiidae) incremente la lista de mariposas de México en una especie (Capítulo 3a).

Históricamente, los estados más estudiados en México han sido Chiapas, Veracruz, Guerrero y Oaxaca, y sólo diez poseen un inventario completo de especies. Ahora se puede afirmar que Campeche es el décimo primer estado con un inventario completo (Cuadro 1). Este inventario se deriva de datos de registros de ejemplares en México y en el extranjero (base de datos proporcionada por A. Luis-Martínez, datos no pub.), datos de la literatura y por muestreos contemporáneos (Capítulo. 3a; Maya *et al.*, 2005). Véase que es el séptimo estado en riqueza de especies y que representa 23% de las especies de mariposas diurnas reconocidas para México.

Las características de la región de Calakmul no cumplen con ninguno de los dos grupos en los que dividen Luis-Martínez *et al.* (2000) a las localidades de mayor riqueza de especies de mariposas en México, es decir, no se caracteriza por presentar bosque tropical

perennifolio (solo unos pequeños manchones al sur de la región, Capítulo 3a), ni se ubica entre el piso altitudinal que va de los 600 a los 1200 m. Sin embargo, agregado a que abarca una gran extensión, la región de Calakmul se distingue por presentar un mosaico vegetacional muy imbricado (Martínez y Galindo-Leal 2002), favoreciendo el desarrollo de gran variedad de hábitats, lo que se refleja en un alto número de especies de mariposas (Apéndice 1, Capítulo 3a).

Cuadro 1. Número de especies por familia registradas para los estados con listas de mariposas completas y el total para México. (BC=Baja California, BCS=Baja California Sur, CAM=Campeche, DGO=Durango, COL=Colima, JAL=Jalisco, GRO=Guerrero, VER=Veracruz, OAX=Oaxaca, CHIS=Chiapas, Q.ROO=Quintana Roo y MEX=México. Modificado de Luis-Martínez et al. (2000).

Familia	BC	BCS	CAM	DGO	COL	JAL	GRO	VER	OAX	CHIS	Q.ROO	MEX
Papilionidae	6	4	23	10	29	27	36	39	47	43	23	81
Pieridae	20	21	23	24	34	44	47	55	57	57	27	113
Nymphalidae	26	24	128	56	130	161	213	293	318	352	122	564
Lycaenidae	45	26	116	45	128	136	190	295	162	307	93	486
Hesperiidae	39	35	172	-	221	240	-	-	-	435	118	859
Total	136	110	462	135	542	608	486	682	584	1194	383	2103

En esta investigación se estudió principalmente la vegetación de selva mediana subperennifolia y la selva baja subcaducifolia, y en menor grado la selva alta perennifolia, por lo que se puede esperar que al aumentar el muestreo a zonas de otros tipos de vegetación presentes en la región, sin duda se incluirán más especies a la lista publicada en el Capítulo 3a; esto ya se percibe en el trabajo de Maya *et al.* 2005. Además, considerando las especies registradas por Austin *et al.* (1996) para Tikal y por de la Maza y Gutiérrez (1992) para Quintana Roo, es de esperarse que la lista de especies para la región de

Calakmul pueda incrementarse. Por lo tanto se recomienda continuar con el estudio de mariposas en otros tipos de vegetación de la región.

Mientras que 53% de la riqueza de los Papilionoidea de México se ha registrado en el bosque tropical perennifolio (Salinas-Gutiérrez *et al.*, 2004), es decir, en el sureste del país, el endemismo sigue un patrón inverso (Luis-Martinez *et al.*, 2000), con menos de 1% representado en esta región del país. Calakmul cumple con estas dos aseveraciones, es decir, es de las regiones de mayor riqueza (Capítulo 3a) y con sólo seis especies endémicas del país o de la Península de Yucatán en un sentido geográfico. Estas especies son *Battus laodamas copanae*, *Battus philenor acauda*, *Morpho achilles montezuma*, *Fountainea glicerium yucatanicum*, *Hamadryas julitta* y *Priamides rogeri*.

Sin embargo, las comparaciones que se hacen con listas de especies registradas en la literatura, como la realizada anteriormente, y que son comunes en estudios ecológicos y biogeográficos, tienen el inconveniente de no conocer los métodos con los que se obtuvieron dichas listas para cada localidad. Es claro que mientras unas localidades son de las denominadas localidades históricas, y por lo tanto el esfuerzo de recolecta es de varios años acumulados, en otros casos son localidades muestreadas con mucho menor esfuerzo. En muchas de las publicaciones también se desconoce el grado de conservación y tipos de ambientes en los que se hizo el muestreo y los métodos y técnicas utilizadas. Estas diferencias hacen que las comparaciones no sean del todo válidas y en ocasiones que los resultados puedan ser erróneos. Esto se ejemplifica en el Capítulo 3b en la explicación del Cuadro III, al hacer la comparación entre las faunas de mariposas citadas para Tikal en Guatemala, Quintana Roo en México y la de Belice, con lo encontrado para Calakmul. Otro ejemplo muy claro es el que presenta Maya (2004) al hacer la comparación de la lista de mariposas de selva alta perennifolia (SAP) de Calakmul con las de localidades en México

con SAP y que están citadas en la literatura. En dicho trabajo, al considerar la totalidad de especies de SAP registradas en Calakmul, el dendrograma obtenido no relacionaba a Tikal con Calakmul (Fig. 1a). Al ser más estrictos con los datos de Calakmul, considerando sólo a las especies registradas en SAP conservada, sin influencia de ambientes alterados, de acuerdo con el muestreo de la SAP de Tikal, el dendrograma cambió, mostrando mayor similitud entre Tikal y Calakmul Fig. 1b).

Debido a que cualquier programa de monitoreo está basado en comparaciones de situaciones a lo largo del tiempo (Store y Samways, 1995) y a las consecuencias de hacer comparaciones con datos no generados bajo las mismas circunstancias, ya ejemplificadas en el párrafo anterior, se elaboró la publicación 3b. En dicha publicación se hacen recomendaciones que llevan a una estandarización de técnicas y métodos de muestreo de mariposas de acuerdo con los objetivos del estudio. De esa manera se aportaron estándares de métodos y técnicas aplicables a ambientes tropicales basados en análisis estadístico con los que no se contaba anteriormente (ver Capítulo 3b). Algunos trabajos similares a éste se han hecho para el grupo de los escarabajos (Dufréne y Legendre, 1997; Davis, *et al.*, 2001) y el de Oliver y Beattie (1996), para hormigas, arañas y escarabajos.

En el artículo “Reflexiones acerca de los métodos de muestreo para mariposas en las comparaciones biogeográficas” (Capítulo 3b), se concluye que un muestreo de siete a diez días de duración es suficiente para registrar todas las especies comunes. Este esfuerzo fue documentado para Costa Rica por Sparrow *et al.* (1994), por lo cual se concluye que todas las mariposas comunes en áreas tropicales pueden registrarse en dicho periodo de tiempo. También se concluye que la estacionalidad sí afecta el número y el tipo de especies que se registran durante el muestreo. Por tal razón, se elaboró el análisis fenológico de los *Rhopalocera* de Calakmul (Capítulo 3c).

La fenología de las mariposas de Calakmul presenta un patrón general descrito para las regiones de selvas tropicales, es decir, un incremento en la riqueza de especies en la temporada de secas y uno de mayor tamaño durante la temporada de lluvias (Figura 3, Capítulo 3c), si se considera a la totalidad de Rhopalocera. En manuscrito se crítica la idea generada en el ambiente entomológico, principalmente entre los estudiosos de las mariposas, de un trópico sin estaciones, percepción que aún persiste en algunos de los estudiosos del trópico que realizan sus muestreos en periodos cortos (A. Shapiro, com. pers.). Dicha percepción se debe a que, a diferencia de las regiones templadas en las que las épocas de vuelo de las mariposas están perfectamente definidas por no haber especies que vuelen fuera de esa temporada, en las regiones tropicales en cualquier mes de muestreo se registran grandes cantidades de especies. Para el caso de Calakmul pueden registrarse todos los meses del año al menos 100 especies (aprox. 25%; Fig. 3, Capítulo 3c), y 33 de ellas vuelan los 12 meses del año (Cuadro 3, Capítulo 3c).

Con la información aportada en los Capítulos 3a, 3b y 3c, se tiene la línea de base para el planteamiento de un programa de monitoreo de las mariposas de Calakmul. Si se considera tal información y la lista de especies indicadoras ambientales (*sensu* McGeoch, 1998) de las selvas mediana subperennifolia y baja subcaducifolia (Capítulo 3d), se puede poner en marcha un monitoreo ambiental con poco esfuerzo de muestreo y menor inversión. Además, al ser en su mayoría estas especies de amplia distribución, pueden ser utilizadas en otras regiones tropicales siguiendo las recomendaciones de muestreo señaladas en el Capítulo 3b. Esto también permitiría probar su validez como indicadoras ambientales de disturbio para otras regiones del trópico.

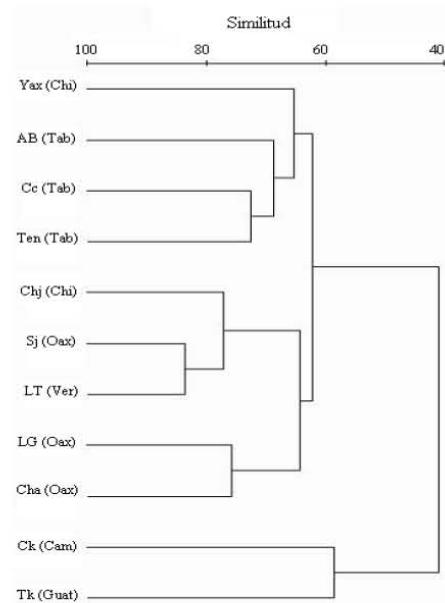
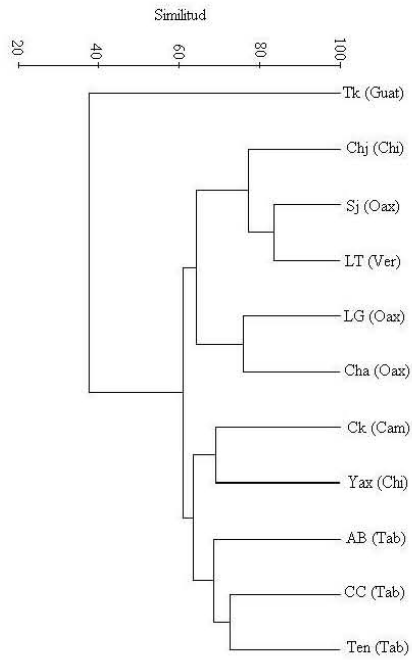


Figura 1. Dendrogramas de similitud entre sitios de México y Guatemala con selva alta perennifolia con base en matrices de similitud obtenidas por medio de un Análisis de componentes Principales (PCA) utilizando el índice de Bray-Curtis, datos binarios de presencia ausencia, sin estandarizar. Tikal: Tk; Guatemala: Guat; Chajul: Chj; Chiapas: Chi; Sierra de Juárez: SJ; Oaxaca: Oax; Los Tuxtlas: LT; Veracruz: Ver; La Gringa: LG; Chalchijapa: Cha; Calakmul: Ck; Campeche: Cam; Yaxchilán: Yax; Agua Blanca: AB; Tabasco: Tab; Cerro Coconá: CC; Tenosique: Ten). Tomada de Maya (2004) y Maya *et al.*, (2005).

Veintiocho especies de las 41 clasificadas como indicadoras ambientales son comunes. Al considerar el método y la técnica de registro de cada una de ellas, se seleccionaron las siguientes 16: *Morpho achilles montezuma*, *Anaea troglodyta aidea*, *Archaeoprepona demophoon gulina*, *Memphis phila boisduvali*, *Fountainea eurypyle confusa*, *Memphis forreri*, *Memphis pithyusa*, *Eunica tatila tatila*, *Myscelia ethusa ethusa*, *Cissia pseudoconfusa*, *Pareuptychia ocirrhoe*, *Taygetis virgilia*, *Ypthimoides renata*, *Historis odius dious*, *Hamadryas februa ferentina* y *Hamadryas julitta* (ver ilustraciones en el apéndice I) . Las nueve primeras son indicadoras de selva conservada y las restantes siete de ambientes perturbados. Además, todas ellas son preferentemente registradas por medio de trampas Van Someren Rydon y en transectos; se presentan en cualquiera de las tres estaciones del año (Capítulo 3c) y, al ser comunes, un esfuerzo de colecta de siete días es suficiente (Capítulo 3b).

Con el uso de estas especies en un programa de monitoreo se pretende, en primera instancia, proporcionar un herramienta para la detección temprana de disturbio de la selva mediana subperennifolia y la selva baja subcaducifolia de los bosques de la Península de Yucatán. De la misma manera, se puede usar para evaluar la recuperación de estos ambientes en áreas que han sufrido algún tipo de perturbación.

Así, con la elaboración de los cuatro manuscritos que componen los resultados de esta tesis, se aporta información nueva de la diversidad de especies de mariposas de la Península de Yucatán. Además, por primera vez, se desarrollaron programas de muestro específicos para los diferentes tipos de estudios de mariposas en ambientes tropicales, basados en análisis con rigor estadístico e información fenológica. A nivel local, quedaron definidas y probadas las especies indicadoras ambientales para el programa de monitoreo en la región de Calakmul, Campeche, México.

El desarrollo de esta tesis logró responder la pregunta central que la originó. Cada uno de los objetivos particulares se resolvieron en los capítulos presentados como parte de los resultados. De ellos surgen una serie de preguntas que permiten el planteamiento de nuevas líneas de investigación para la región, estas preguntas se presentan brevemente a continuación:

La lista de especies reportada para la región de Calakmul (capítulo 3a: Pozo *et al.* 2003), documentó principalmente las especies encontradas en la selva mediana subperennifolia, la selva baja subcaducifolia y en menor grado la selva alta perennifolia. Conociendo ahora la lepidopterofauna del paisaje encontrado en la parte sur de la Península de Yucatán, nace la siguiente pregunta ¿podremos explicar por medio de la diversidad beta y gamma los factores ecológicos y biogeográficos que actúan y han actuado a lo largo de la historia para producir la riqueza encontrada aquí?

El desarrollo del capítulo referente a los métodos y técnicas de muestreo de mariposas de regiones tropicales (capítulo 3b), recomienda, con bases sólidas, el uso de determinadas técnicas de muestreo dependiendo del objetivo de estudio. A partir de lo logrado, se observa la necesidad de desarrollar técnicas de muestreo eficientes para el registro de mariposas del dosel de las selvas tropicales, frontera importante para completar el estudio de esta fauna. De manera asociada, del capítulo referente a la fenología de la lepidopterofauna de la región (capítulo 3c), surge la duda sobre la causa de la existencia de grandes números de especies raras, ¿el contar con técnicas que nos permitan muestrear de manera eficiente dicha sección del bosque podrá reducir el número de especies raras? o ¿las incrementará?

Otra pregunta relacionada con el capítulo de fenología es ¿Cuáles son los factores bióticos o abióticos que producen altos números de individuos para ciertas especies en

determinado momento del muestreo? y que no se observó en los otros años estudiados (vg. *Polygonus manueli manueli*).

Y finalmente, ¿cómo interpretar, en términos de conservación del ambiente, los resultados de las abundancias que se obtendrán a través del monitoreo de las especies de mariposas indicadoras propuestas? Para esta última pregunta ya se evaluó la abundancia de las mismas en parte del área que comprende el denominado Corredor Biológico Mesoamericano (Pozo y Soberón, en preparación).

V. REFERENCIAS

- Austin, G. T., N. M. Haddad, C. Méndez, T. D. Sisk, D. D. Murphy, A. E. Launer y P. R. Ehrlich. 1996. Annotated checklist of the butterflies of the Tikal National Park Area of Guatemala. *Tropical Lepidoptera*, 7, 21-37.
- Balcazar, M. A. 1988. Fauna de mariposas de Pedernales, Municipio de Tacámbaro Michoacán (Lepidoptera: Papilionoidea y Hesperioidea). Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, 89 pp.
- Bauerle, B. 1975. The use of snakes as a pollution indicator species. *Copeia*, 2, 366-368.
- Beccaloni, G. W. y K. J. Gaston. 1995. Predicting the species richness of Neotropical forest butterflies: Ithomiinae (Lepidoptera) as indicators. *Biological Conservation*, 71, 77-86.
- Bell, E. L. y W. P. Comstock. 1948. A new genus and some new species and subspecies of American Hesperiidæ (Lepidoptera: Rhopalocera). *American Museum Novitates*, 1379, 1-23.
- Belshaw, R. y B. Bolton. 1993. The effect of forest disturbance on leaf litter ant fauna in Ghana. *Biodiversity and Conservation*, 2, 256-666.
- Beutelspacher, C. R. 1989. Las mariposas entre los antiguos mexicanos. Fondo de Cultura Económica. México D. F. 104 pp.
- Beutelspacher, C. R. 1991. Estado taxonómico actual en México del complejo *Eurema daira* (Lepidoptera:Pieridae). *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Ser.Zoología*. 62, 115-128.

- Beutelspacher, C. R y W. H. Howe. 1984. Mariposas de México, I Introduccion y generalidades de la superfamilia Papilionoidea, familia Papilionidae. La Prensa Médica Mexicana, Mexico D. F. 128 p.
- Brown, J.W., H. G. Real y D. K. Faulkner. 1992. *Butterflies of Baja California. Faunal Survey, Natural History, Conservation Biology*. The Lepidoptera Research Foundation, Beverly Hills, California, 129 pp.
- Brown Jr., K. S. 1991. Conservation of neotropical enviroments: insects as indicators. En: Collins, M. N. and A. J. Thomas (eds.). *The conservation of insects and their habitats*. Academic Press, London. pp. 349-404.
- Brown Jr., K. S. 1996. The use of insects in the study, inventory, conservation and monitoring of biological diversity in Neotropical habitats, in relation to tradicional land use systems. Decline and conservation of butterflies in Japan. pp. 128-149.
- Brown Jr., K. S. 1997. Diversity, disturbance, and sustainable use of Neotropical forest: insects as indicators for conservation monitoring. *Journal of Insect Conservation*, 1, 1-18.
- Comstock, W. P. y F. M. Brown. 1950. Geographical variation and subspeciation in *Heliconus charitonius* Linnaeus (Lepidoptera: Nymphalidae). *American Museum Novitates*, 1467, 1-21.
- Davis, A. J., J. D. Holloway, H. Huijbregts, J. Krikken, A. H. Kirk-Spriggs, and S. L. Sutton. 2001. Dung beetles as indicators of change in the forests of Northern Borneo. *Journal of Applied Ecology*, 38, 593–616.

- de la Maza, R. F. 1976. Las mariposas y sus estilizaciones en las culturas Teotihuacana (200 a 750 D. C.) y Azteca (1325 a 1521 D. C.). *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopetrología*, 2, 39- 48.
- de la Maza, R. 1987. *Mariposas Mexicanas*. Fondo de Cultura Económica. México, D. F. 304 pp.
- de la Maza, J. y R. G. de la Maza. 1985a. La fauna de mariposas de Boca de Chajul, Chiapas, México (Rhopalocera). Parte I. *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología*, 9, 23-44.
- de la Maza, J. y R. G. de la Maza. 1985b. La fauna de mariposas de Boca de Chajul, Chiapas, México (Rhopalocera). Parte II. *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología*, 10, 1-24
- de la Maza, R. G. y J. de la Maza. 1993. *Mariposas de Chiapas*. Gobierno del Estado de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez. 224 pp.
- de la Maza, R. y D. Gutiérrez. 1992. Ropaloceros de Quintana Roo, su distribución, origen y evolución. *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterologia*, 15, 3-14.
- de la Maza, R. y J. Soberón. 1998. Morphological grouping of Mexican butterflies in relation to habitat association. *Biodiversity and Conservation*, 7, 927-944.
- de la Maza, R. y R. Turrent. 1985. Mexican Lepidoptera: Eurytelinae I. *Sociedad Mexicana de Lepidopterologia*, 4, 1-144.
- DeVries, P. J. 1987. The butterflies of Costa Rica and their natural history: Papilionidae, Pieridae and Nymphalidae. Princeton University Press. Nueva Jersey. 327 pp.
- Dufréne, M. y Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 345-366.

- Felder, R., 1869. Diagnosen neuer von dem k. k. Oberlieutenant H. v. Hedemann in Mexico in den Jahren 1865-1867 gesammelter Lepidopteren. Verhandlungen der Kaiserlich – königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien 19: 465 – 580.
- Field, W. D. 1939. Distribution notes and comments upon a collection of Mexican Lepidoptera. Part. I. Rhopalocera. *The University of Kansas Science Bulletin*, 26, 339-354.
- Forbes, T. M. 1943. Revisional notes on the Danainae (Supplement). *Journal of the New York Entomological Society*, 51, 295-305.
- Freeman, H. A. 1967. *Polyctor polyctor* (Prittwitz) in Mexico (Hesperidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 6, 195-196.
- Galindo-Leal, C. 1997. Diseño de reservas: el "mal congénito" de Calakmul. *Ecotono* 4-7.
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220-227.
- Gilbert, L. E. 1984. The biology of butterfly communities. En: Vane-Wright, R. I. y P. R. Ackery (eds.). *The Biology of Butterflies*. Academic Press, Londres. pp. 41-54.
- Godman, F. D. e I. O. Salvin. 1869-1901. Biología Centrali Americana. Zoología, Insectos, Lepidoptera Rhopalocera. Vol I, II (texto) y III (láminas). London.
- Gutiérrez , A. L. 1999. Síntesis y análisis del conocimiento de los Papilionoideos (Lepidoptera: Papilionoidea) de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D. F. 151 pp.
- Halffter, G. 1998. A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology International*, 36, 3-17.

- Hamer, K. C., J. K. Hill, A. L. Lace y A. M. Langan. 1997. Ecological and biogeographical effects of forest disturbance on tropical butterflies of Sumba, Indonesia. *Journal of Biogeography*, 24, 67-75.
- Heppner, J. B. 1991. Faunal regions and the diversity of lepidoptera. *Tropical Lepidoptera*, 2, 1-85.
- Hill, J. K. y K. C. Hamer. 1998. Using species abundance models as indicators of habitat disturbance in tropical forest. *Journal of Applied Ecology*, 35, 458-460.
- Hill, J. K., K. C. Hamer, A. L. Lace y T. M. Banham. 1995. Effects of selective logging on tropical forest butterflies on Buru, Indonesia. *Journal of Applied Ecology*, 32, 754-760.
- Hoffmann, C. C. 1940. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los lepidópteros mexicanos. I Papilionidea. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México*, 21, 639-739.
- Hoffmann, C. C. 1941. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los lepidópteros mexicanos. II^a parte. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México*, 12, 237-294.
- Howe, W. H. 1975. *The Butterflies of North America*. Doubleday. Garden City, Nueva York, 633 pp.
- INEGI (Instituto Nacional de Geografía y Estadística). 1996. Anuario Estadístico del Estado de Campeche. INEGI, Gobierno del Estado de Campeche, Aguascalientes, Aguascalientes. 306 pp.
- Jenkins, D. 1983. Neotropical Nymphalidae. I. Revision of *Hamadryas*. *Bulletin of the Allyn Museum*. 8, 1-146.

- Jenkins, D. 1984. Neotropical Nymphalidae. II Revision of *Myscelia*. *Bulletin of the Allyn Museum*. 82, 1-51.
- Jenkins, W. D. 1990. Neotropical Nymphalidae VIII. Revision of *Eunica*. *Bulletin of the Allyn Museum*, 131, 1-177.
- Johnson, F. y W. P. Comstock. 1941. *Anaea* of the Antilles and their continental relationship with descriptions of new species, subspecies and forms (Lepidoptera: Rhopalocera: Nymphalidae). *Journal of the New York Entomological Society*, 49, 301-343.
- Kendall, R. O. and W. McGuire. 1984. Some new and rare records of the Lepidoptera found in Texas. *Bulletin of the Allyn Museum*, 86, 1-50
- Kremen, C. 1992. Assessing the indicator properties of species assemblages for natural areas monitoring. *Ecological Applications*, 2, 203-217.
- Kremen, C. 1994. Biological inventory using target taxa: a case study of the butterflies of Madagascar. *Ecological Applications*, 4, 407-422.
- Kristensen, P. N. 1975. Remarks on the family-level phylogeny of butterflies (Insecta: Lepidoptera, Rhopalocera). *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 14, 23-33.
- Lamas, G. 1981. Pasado, presente y futuro de los estudios sobre mariposas neotropicales en América Latina. IV Congreso Latinoamericano de Entomología (Maracay, Venezuela). D39-D57 pp.
- Lamas, G. 1986. Ilustraciones inéditas de Lepidópteros Mexicanos de la Expedición Sessé y Moziño (1787 – 1803). *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología*, 10, 27- 34

- Lamas, G. 1992. Síntesis histórica de la Lepidopterología en América Latina.
Publicaciones Especiale del Museo de Zoología. Universidad Nacional Autónoma de México, 5,75-97
- Lamas, G. 2000. Estado actual del conocimiento de la sistemática de los Lepidopteros, con especial referencia a la región Neotropical. En: Martin-Piera, F., J. J. Morrone y A. Melic (eds.). *Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PRIBES 2000*. Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, pp. 253-260.
- Lamas, G. (Ed.). 2004. *Atlas of neotropical Lepidoptera. Checklist: Part 4A Hesperioidea-Papilionoidea*. Scientific Publishers. Gainesville.
- Lawton, J. H., D. E. Bignell, B. Bolton, F. G. Bloemers, P. Eggleton, P. M. Hammond, M. Hodda, R. D. Holts, T. B. Larsen, N. A. Mawdsley, N. E. Stork, D. S. Srivastava y A. D. Watt. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature*, 391, 72-75.
- León-Cortés, J. 2000. Sphingoidea (Lepidoptera). En: Llorente-Bousquets J., E. González Soriano y N. Papavero (eds.) *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento*. Volumen II. UNAM-CONABIO. México, D. F. pp. 483-500.
- Llorente-Bousquets, J., A. Garcés, T. Pulido e I. Luna. 1990. Manual de Recolección y Preparación de Animales. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Llorente-Bousquets, J., A. Luis-Martínez, I. Vargas-Fernández y J. Soberón-Maneiro. 1993. Biodiversidad de las mariposas: su conocimiento y conservación en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 44, 313-324.

- Llorente-Bousquets, J., A. Luis, I. Vargas y J. Soberón. 1996. Papilionoidea (Lepidoptera).
En: Llorente-Bousquets, J. E., A. N. García y E. González (eds.). *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento*. Instituto de Biología, UNAM y CONABIO. México, D. F. pp. 531-548.
- Llorente-Bousquets, J., L. Oñate, M. A. Luis e I. Vargas. 1997. *Papilionidae y Pieridae de México: Distribución Geográfica e Ilustración*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Facultad de Ciencias (Universidad Nacional Autónoma de México), México, D. F. 228 pp.
- Luis-Martínez, A. y J. Llorente-Bousquets. 1990. Mariposas en el Valle de México: Introducción e Historia 1. Distribución local y estacional de los Papilionoidea de la Cañada de los Dinamos, Magdalena Contreras, D. F. México. *Folia Entomologica Mexicana*, 78, 95-198.
- Luis-Martínez, A., J. Llorente-Bousquets, I. Vargas-Fernández y A. L. Gutiérrez. 2000. Síntesis preliminar del conocimiento de los Papilionoidea (Lepidoptera: Insecta) de México. En: Martín-Piera, F., J. J. Morrone y A. Melic (eds.). *Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PrIBES 2000*. Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, pp.275-285.
- Luis-Martínez, A., I. Vargas-Fernández y J. Llorente-Bousquets. 1991. Lepidopterofauna de Oaxaca I: Distribución y fenología de los Papilionoidea de la Sierra de Juárez. *Publicaciones Especiales del Museo de Zoología. Universidad Nacional Autónoma de México*, 3, 1-119.

- Luis-Martínez, A., I. Vargas-Fernández, y J. Llorente-Bousquets. 1995. Síntesis de los Papilionoidea (Lepidoptera: Rhopalocera) del estado de Veracruz. *Folia Entomologica Mexicana*, 93, 91-133.
- Martínez, E. y C. Galindo-Leal. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: clasificación, descripción y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 71, 7-32.
- Maya-Martínez, A., 2004. Importancia de parches de selva alta subperennifolia húmeda en la diversidad gamma de Papilionoidea (Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae) de Calakmul, México. Tesis de Maestría, ECOSUR, Chetumal, 38 pp + anexo de 47 pp.
- Maya-Martínez, A., C. Pozo y E. May U. 2005. Las mariposas (Rhopalocera: Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae) de la selva alta subperennifolia de la región de Calakmul, México, con nuevos registros. *Folia Entomologica Mexicana*, 42, 123-143
- McGeoch, M.A. 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Review*, 73, 181-201
- Michán, L., J. Llorente-Bousquets, A. Luis-Martínez y J. D. Castro. 2004. Breve historia de la Taxonomía de Lepidoptera en México durante el siglo XX. En: *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento* Vol. IV. Fac. Ciencias. UNAM. México, D. F. pp. 5-42.
- Mooney, H. A., J. H. Cushman, E. Medina, O. E. Salas y E. D. Schulze. 1996. Functional roles of biodiversity: a global perspective. Wiley. Chichester, Nueva York.
- Murphy, D. D. y B. A. Wilcox. 1986. On island biogeography and conservation. *Oikos*, 47, 385-387.

- Noss, R. F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*, 4, 355-364.
- Oliver, I. y A. J. Beattie. 1996. Designing a cost-effective invertebrate survey: a test of methods for rapid assessment of biodiversity. *Ecological Applications*, 6, 594-607.
- Pearson, D. L. y F. Cassola. 1992. World-wide species richness patterns of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae): indicator taxon for biodiversity and conservation studies. *Conservation Biology*, 6, 376-391.
- Raguso, R. A. y J. Llorente-Bousquets. 1991. The butterflies (Lepidoptera) of the Tuxtlas Mts., Veracruz, México, revisited: Species-richness and habitat disturbance. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 29, 105-133.
- Raguso, R. A. y J. Llorente-Bousquets. 1997. Papilionoidea. En: E. González, R. Dirzo y R. Vogt (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología, UNAM. Mexico. pp. 257-291.
- Salinas-Gutiérrez, J.L., A. Luis-Martínez y J. Llorente-Bousquets. 2004. Papilionoidea of the evergreen tropical forests of Mexico. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 58, 125-142.
- Seitz, A. 1924. The Macrolepidoptera of the World. A systematic description of the hitherto known macrolepidoptera. Alfred Kernen Verlag. Stuttgart. Vol V. 1139
- Scoble, M. 1995. *The Lepidoptera. Form, Function and Diversity*. Oxford University Press Oxford. 404 pp.
- Scott, A.J. 1986. *The Butterflies of North America. A Natural History and Field Guide*. Stanford University Press, Standford, California. 583 pp.
- Sparrow, R.H., Sisk, D.T., Ehrlich, R.P. y Murphy, D.D. (1994) Techniques and guidelines for monitoring neotropical butterflies. *Conservation Biology*, 8, 800-809.

- Spellerberg, I.F., 1991. *Monitoring Ecological Change*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Stork, N. E., 1994. Inventories of biodiversity: more than a question of numbers. *Systematics Association Special 50*, 81-100.
- Stork, N. E. y M. J. Samways. 1995. Inventoring and monitoring. En: Heywood, V. H. (ed.) *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge University Press & UNEP. Cambridge. pp. 476-543.
- Stork, N. E., T. J. B. Boyle, V. Dale, H. Eeley, B. Finegan, M. Lawes, N. Manokaran, R. Prabhu y J. Vandermeer. 1997. Criteria and indicators for assessing the sustainability of forest management: Conservation of biodiversity. *Center for International Forestry Research 17*, 1-29.
- Tilman, D. 2000 Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, 405, 208-211.
- Vargas-Fernández, I., J. Llorente-Bousquets y A. Luis-Martínez. 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 Entomologica Mexicana*, 86, 41-178.
- Vargas-Fernández, I., J. Llorente-Bousquets y A. Luis-Martínez. 1996a. Distribución y fenología de tres especies del género *Eunica* en México (Lepidoptera: Nymphalidae). *Tropical Lepidoptera*, 7, 121-126
- Vargas-Fernández, I., A. Luis-Martínez, J. Llorente-Bousquets, y A. Warren. 1996b. Butterflies of the state of Jalisco, Mexico. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 50, 97-138.

- Warren, A., I. Vargas, A. Luis y J. Llorente. 1998. Butterflies of the state of Colima, Mexico. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 52, 40-72
- Watt, A. D., N. E. Stork, P. Eggleton, D. S. Srivastava, B. Bolton, T. B. Larsen, M. D. J. Brendell y D. E. Bignell. 1997. Impact of forest loss and regeneration on insect abundance and diversity. En: Stork, N. E. y M. D. Hunter (eds.). *Forest and insects*. Chapman & Hall. Londres. pp. 273-286.
- Welling, E. C. 1973. A massive migration of *Kricogonia* (Pieridae) in Campeche, México. *Journal of the Lepidopterists' Society* 27, 154-155

APÉNDICE I

Eunica tatila tatila (Herrich-Schäffer, [1855])



Archaeoprepona demophoon gulina (Fruhstorfer, 1904)



Cissia pseudoconfusa Singer, DeVries & Ehrlich, 1983



Fountainea eurypile confusa (A. Hall, 1929)



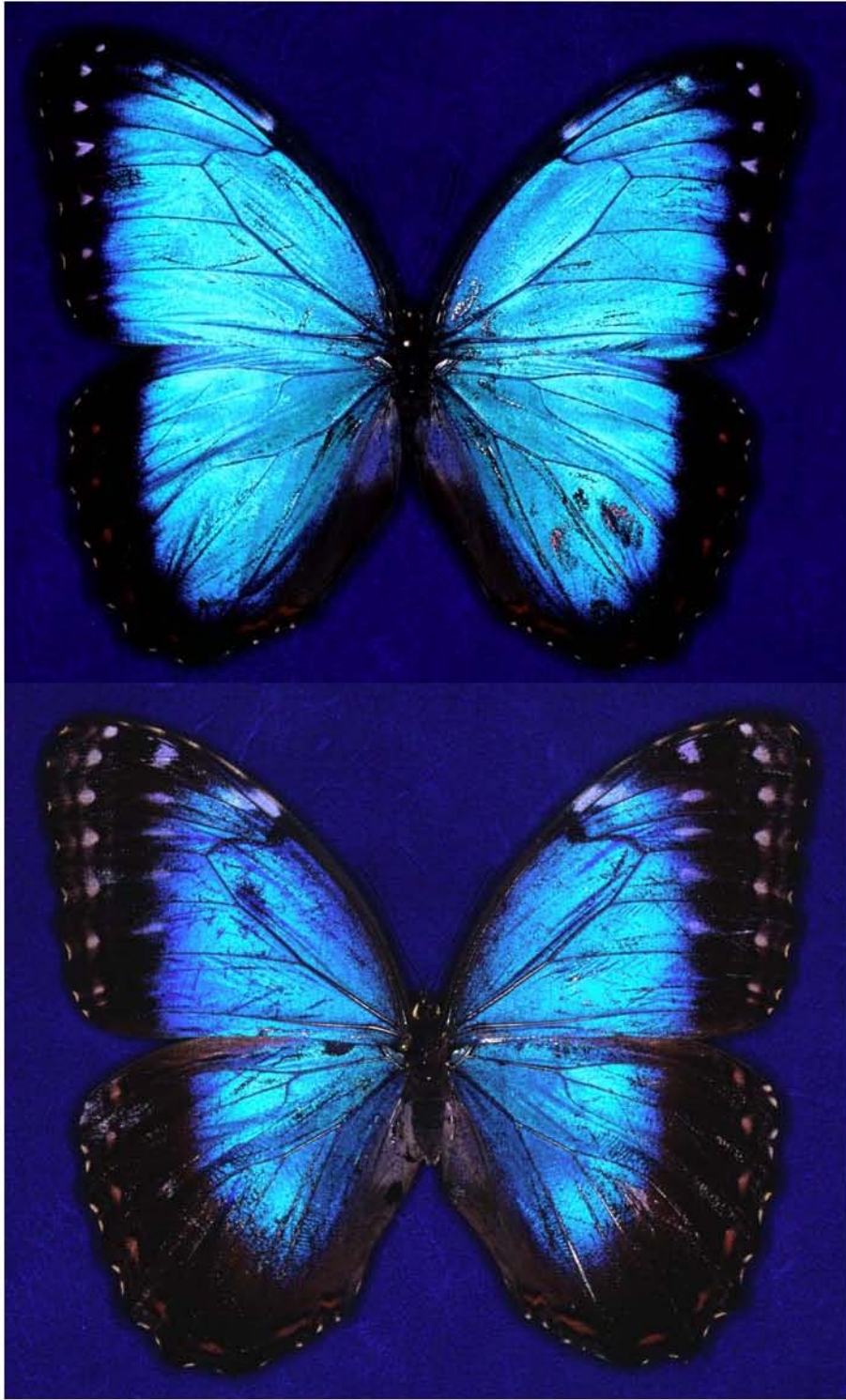
Memphis forreri (Godman & Salvin, 1884)



Hamadryas julitta (Fruhstorfer, 1914)



Morpho achilles montezuma Guenée, 1859



Historis odius dious Lamas, 1995



Hamadryas februa ferentina (Godart, [1824])



Myscelia ethusa ethusa (Doyère, [1840])



Ypthimoides renata (Stoll, 1780)



Taygetis virgilia (Cramer, 1776)



Pareuptychia ocirrhoe ssp. n.



Memphis moruus boisduvali W.P. Comstock, 1961



Memphis pithyusa pithyusa (R. Felder, 1869)

Anaea troglodyta aidea (Guérin-Ménéville, [1844])



