

16
2ey.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



DEPREDACION POR AVES A LA MARIPOSA MONARCA (Danaus plexippus L.) EN SU HABITAT DE HIBERNACION.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE :

PRESENTA

ALFREDO ARELLANO GUILLERMO



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 está 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.

INDICE

RESUMEN	4
INTRODUCCION	6
OBJETIVOS	19
METODOLOGIA	20
RESULTADOS Y DISCUSION	25
CONCLUSIONES	48
AGRADECIMIENTOS	50
BIBLIOGRAFIA	51
ANEXOS	58

RESUMEN

Con la llegada de la mariposa monarca (Danaus plexippus) a sus áreas de hibernación, se inicia una compleja relación depredador - presa - ambiente. Los factores ambientales influyen en los comportamientos de alimentación por calandrias (Icterus galbula abeillei) y pinzones (Peucaeus melanocephalus); esto es, la temperatura afecta de manera directa la cantidad de alimento (monarcas) que consumen estas aves. Además la temperatura influye en la selección del alimento, esto es, los pinzones muestran una marcada preferencia por mariposas machos y ésta se ve acentuada conforme asciende la temperatura, mientras que las calandrias parecen comer más indistintamente con respecto al sexo de la mariposa. Estos comportamientos parecen estar relacionados con las diferencias en los contenidos de toxinas y grasas en mariposas machos y hembras.

Calandrias y pinzones aumentan o disminuyen la cantidad de alimento consumido sincrónicamente.

La posición de las mariposas dentro de las colonias es un factor importante de sobrevivencia; es decir, la probabilidad de muerte de una mariposa por depredación por aves, depende en gran parte del tamaño o densidad de la agrupación donde se encuentra; el riesgo de muerte es mayor si los individuos se encuentran en agrupaciones pequeñas o poco densas debido tal vez a que algunos pájaros concentran su alimentación hacia estas partes para realizar una mejor selección de su alimento.

Se discute el papel que juegan las defensas de la monarca en la depredación y el papel de la monarca como alimento de las aves.

Es posible que las mariposas encontradas muertas sin una causa aparente hayan perecido por un agotamiento de las reservas de grasas.

1. INTRODUCCION

Los bosques de Oyamel (Abies religiosa H.B.K.) en los estados de México y Michoacán albergan año tras año, durante el invierno alrededor de 100 millones de mariposas Monarca (Danaus plexippus L., Danaídas), en su mayor parte procedentes del este de Canadá y los Estados Unidos (Urquhart, 1976a, 1977). Según Brower (1984), estas áreas actúan como "sabanas termales" que moderan las variaciones extremas del clima.

La migración a larga distancia de la monarca junto con otras características, como la gran capacidad de vivir tan largos periodos de tiempo y la formación de densas colonias entre otras, han llamado la atención de la comunidad científica. Probablemente la monarca es la mariposa más conocida en Norteamérica debido en parte a su amplia distribución.

No fué hasta 1976 cuando el Dr. Fred Urquhart de la Universidad de Toronto dió a conocer el gran fenómeno en México, esto gracias a décadas de marcaje y recaptura de mariposas.

A partir del descubrimiento de las áreas de hibernación, se han realizado gran cantidad de estudios y gracias a estos se conocen algunos aspectos de la migración, ciclo de vida, deprecación y algunas otras causas de mortalidad.

1.1 CARACTERISTICAS GENERALES Y CICLO DE VIDA DE Danaus plexippus L.

La mariposa monarca (Danaus plexippus) pertenece a la subfamilia Danaídas, compuesta por aproximadamente 200 especies (Scott, 1986). La monarca es una de las 157 especies de mariposas pertenecientes al grupo de las "milkweed butterflies", llamadas así porque las larvas de estas especies comen sólo de

plantas de la familia Asclepiadaceae, conocidas en los Estados Unidos como "milkweed" y en México como "algodoncillo" o simplemente asclepias. La mayoría de las especies de Danaidae viven en Africa y Asia. Solo 4 especies viven en norteamérica y sólo las Monarcas migran (Brower, 1936).

Las densidades de población de mariposas en Norteamérica varían considerablemente de un lugar a otro; por ejemplo, en la Columbia Británica, Alberta, Arizona y Nuevo México, las poblaciones son pequeñas; sin embargo, en el sur de Ontario, sur de Quebec y en la vecindad de los grandes lagos, se encuentran densas poblaciones. Al parecer, esto es debido en gran parte a la distribución de sus plantas huésped (asclepias) (Urquhart, 1977). La presencia de grandes poblaciones al Este de Norteamérica es debido quizás, a la abundante disponibilidad de Asclepias syriaca, y en el caso del Oeste a la abundancia de A. curassavica y A. fascicularis. Estas 3 especies de plantas muestran una amplia distribución, mientras que otras del mismo género son esencialmente plantas subtropicales y por lo tanto su distribución latitudinal y altitudinal es restringida (Woodson, 1954 en Urquhart, 1977).

Las plantas huésped juegan un papel fundamental en el ciclo de vida de las monarcas; los huevecillos son puestos en tallos, hojas e inflorescencias de estas, todas pertenecientes a la familia de las Asclepiadaceae: Asclepias amplexicaulis, A. cordifolia, A. curassavica, A. nivea, A. purpurascens, A. verticillata, A. fascicularis, A. eriocarpa, A. humistrata, A. curtisii, A. californica, A. exaltata, A. subulata, A. rosea, A. asperula, A. physocarpus, Matelea laevis, M. reticulata, Sarcostema clausa, Calotropis procera, C. gigantea (Scott, 1936).

La larva emerge del huevecillo después de una semana aproximadamente, y vive durante 2 a 3 semanas, tiempo durante el cual multiplica su peso unas 3,000 veces. Durante este periodo, la larva obtiene de la planta huésped nutrientes y compuestos secundarios del grupo de los glucósidos cardíacos también conocidos como cardenolidos (Brower y Moffitt, 1974; Brower y Glazier, 1975; Brower y Fink, 1985; Reichstein et al., 1986). Las larvas comen hojas y flores sin formar nidos. Cuando la larva llega a ser grande, la producción de hormona juvenil se detiene y las estructuras adultas se desarrollan rápidamente dentro de la larva y esta se convierte en pupa (Scott, 1986). Aproximadamente después de 7 días, emerge el adulto; éste, vive 3 ó 4 semanas y las hembras una vez fecundadas, podrán poner 500 o más huevecillos (Zalucky, Brower, com. pers.). Al haber grandes poblaciones de asclepias, las poblaciones de mariposas tienen un potencial de crecimiento enorme. Las mariposas de la última generación que nacen entre agosto y septiembre, tendrán diferencias con las de las generaciones previas en comportamiento y características físicas (Brower, 1986); estas mariposas viven más de 9 meses, durante este periodo, las mariposas no desarrollan órganos sexuales maduros debido a la supresión de la hormona juvenil. La hormona juvenil acelera el crecimiento de los ovarios y las glándulas reproductoras en las hembras y el crecimiento de glándulas tubulares y ductos eyaculatorios en los machos (Herman, en revisión).

Aparentemente, las larvas de la generación del final del verano son sensibles a la duración del fotoperiodo; esta señal, produce cambios en el huevo o larva por lo que los adultos que emergen no tendrán órganos reproductivos maduros; probablemente, estos maduren hasta la siguiente primavera, cuando el fotoperiodo vuelva ser largo. Algunos experimentos

realizados por Herman (en revisión), sugieren que altas cantidades de hormona juvenil aceleran la senectud de las monarcas adultas y los bajos niveles de esta provocan diapausa y la migración al sur. La supresión de la hormona juvenil aunada a la gran cantidad de grasas que acumulan en sus cuerpos permite en parte prolongar la vida de esta generación por espacio de 3 ó 9 meses.

1.2 DIFERENCIAS ENTRE SEXOS

Brower y Calvert (1985), encontraron diferencias en tamaño, peso, contenido de lípidos y cardenolidos entre mariposas machos y hembras. Las diferencias en peso seco, no fueron significativas, sin embargo, los pesos húmedos de los machos, fueron significativamente más altos (machos / hembras = 1.07 ;), probablemente debido a los grandes músculos torácicos (Scott, 1983 en Brower y Calvert (1985).

Las hembras tuvieron significativamente más lípidos ($m/h = 0.74$, $P < 0.001$) y también significativamente más cardenolidos en términos de concentración ($m/h = 0.72$; $P < 0.03$) y en cantidad total ($m/h = 0.80$) aunque este último valor sólo es significativo al nivel de $P < 0.08$ (prueba de Wilcoxon de 2 vías, Brower y Calvert, 1985).

El contenido de lípidos en las hembras puede aumentar hacia el final del periodo de hibernación, cuando las mariposas comienzan a reproducirse. Esto es debido a que los machos transfieren a las hembras espermatozoides ricos en nutrientes los cuales pueden ser utilizados por las hembras en la producción de huevos y posiblemente en su mantenimiento corporal (Suzuki y Zelucky, 1986; Van Nook, en revisión). Brower (1985) considera que las monarcas que vuelan

de regreso grandes distancias, hasta los Estados Unidos y Canadá, son las que han conservado mayor cantidad de lípidos durante el invierno. El calor y el vuelo en las actividades del curso del día, incrementan la utilización de las reservas de grasa. Sin embargo, la inclinación suroeste de las montañas en las que generalmente se establecen las colonias, satisface los requerimientos de conservación de la energía y del vuelo cuando sea necesario (Calvert y Brower, 1986).

1.3 MIGRACION

La monarca es la mariposa de movimientos migratorios más largos del mundo. La mayoría de los adultos del Este de los Estados Unidos y Canadá, pasan el invierno en pocos sitios del Eje Neovolcánico en el centro de México (Urquhart, 1977; Urquhart y Urquhart, 1978). Existen también colonias de mariposas que pasan el invierno en la costa de California, cerca de San Francisco (Brower y Moffitt, 1974; Tuskes y Brower, 1978; Lane, 1981, 1985).

La migración de la monarca, es sin duda un fenómeno biológico único. El profesor Fred Urquhart de la Universidad de Toronto, logró, después de muchos años de trabajo, encontrar el sitio de hibernación de las monarcas mediante marcaje y seguimiento de las mariposas desde el Este de las montañas rocallosas en Canadá (Urquhart, 1976a). Tomando las corrientes de aire, las mariposas viajan un promedio de 73 Kilómetros al día, sin embargo algunas veces viajan hasta 343 Km. en un solo día. Al parecer, las mariposas viajan a través de Texas y tan pronto encuentran la Sierra Madre Oriental, cambian el curso y siguen las montañas hacia el sureste y algunas veces suroeste; finalmente

TESIS CON.
FALLAS DE ORIGEN

encuentran la porción del Eje Neovolcánico al Noroeste de Michoacán y aquí se detienen (Brower, 1985). Hasta ahora no se han registrado colonias de hibernación más al sur.

Durante la migración, las monarcas aumentan su contenido de grasas en un 30 % ; esto es, cuando el adulto emerge de la crisálida, alrededor del 14 % de su peso son grasas, y durante la migración, se incrementa hasta en un 42% debido a la gran cantidad de néctar que obtienen en sus rutas al sur y que transforman en lípidos (Brower 1986); ésto, además del estado fisiológico de letargo reproductivo hacen a la mariposa capaz de viajar tan grandes distancias y vivir relativamente por tanto tiempo (Urquhart, 1977). Es posible que esto explique la gran distribución de la especie que incluye el continente Americano, Europa, Asia e islas del mundo.

Además de las poblaciones migratorias mencionadas anteriormente, existen en algunas áreas, poblaciones que aparentemente no migran. Estas han sido llamadas poblaciones residentes; la condición necesaria para que existan estas poblaciones es la existencia de la planta hospedera para las larvas (Urquhart, 1977).

Estas poblaciones se encuentran al Este y Sur de las áreas de hibernación en México (Urquhart y Urquhart, 1976 en Brower, 1984), en el Caribe e islas del Pacífico (Urquhart, 1960), y en algunas partes de Australia (Urquhart, 1960; literatura citada en Brower, 1984).

La habilidad de las monarcas para encontrar el mismo sitio de hibernación año con año y siendo diferentes generaciones, podría explicarse en cierta forma si éstas se encuentran "programadas" genéticamente para responder a una apropiada conjunción de factores macro y microclimáticos que caracterizan a sitios

específicos adecuados (Brower, 1984).

La formación de las colonias se inicia a principios de noviembre, en un rango del 2 al 9 de este mes aproximadamente (Calvert y Brower, 1986; Arellano, obs. pers.). La fase inicial de formación de la colonia se caracteriza por una intensa actividad de vuelo. Hacia diciembre, la colonia se encuentra algo más consolidada; Hacia finales de febrero ó principios de marzo, las colonias generalmente se mueven hacia cañadas o lugares cerca de arroyos donde la humedad es mayor.

Cuando el calor es más intenso, hacia el final de marzo, los apareamientos y la reemigración comienzan (Calvert y Brower, 1986). Todas estas etapas pueden variar dependiendo de la fluctuación de los factores climáticos (Obs. pers.).

Existe gran diferencia entre los sitios de hibernación y el tamaño de las colonias de México y las de California. Las colonias de mariposas en México pueden llegar a tener una densidad aproximada de 50 millones de mariposas en 5 Has. (Calvert com. pers.), y estas se establecen en bosques de coníferas. Por su parte, las colonias en California mantienen poblaciones que varían de 40,000 a 95,000 mariposas (Brower, 1985) y estas se establecen en eucaliptos. Aparentemente estas densidades no son fuertemente afectadas bajo condiciones naturales, salvo posibles cambios drásticos del tiempo (Calvert et al, 1983) o el efecto del hombre en las áreas que pudieran causar gran mortalidad (Calvert, Arellano, obs. pers.).

1.4 CAUSAS DE MORTALIDAD

1.4.1 Muerte por congelación.

Uno de los grupos de causas de mortalidad de las monarcas es el de factores físicos desfavorables, tales como las bajas temperaturas, la lluvia, granizo y nieve. Las tormentas generalmente causan fuertes efectos sobre la vegetación y consecuentemente a las mariposas posadas en ella; además, debido a la altitud del área y a las noches con cielo despejado las mariposas que se encuentran en las ramas más expuestas, podrían llegar a congelarse y morir (Brower, 1985).

Calvert *et al* (1933), registraron una muerte aproximada de 2.5 millones de mariposas durante la tormenta invernal en enero de 1931, en sólo uno de los sitios de hibernación. Las mariposas fueron desalojadas de sus agrupaciones durante el periodo de la tormenta (10 días) y los individuos continuaron cayendo por algunas semanas después. A pesar de que no se registraron temperaturas ambientales muy bajas, las mariposas murieron debido a la humedad de sus cuerpos, lo que reduce aún más su temperatura corporal, además de los golpes que ejerce el granizo y la nieve sobre sus cuerpos.

La tolerancia a la congelación puede llegar abajo de -10 grados C., teniendo un promedio de -7.7 grados C. cuando las mariposas se encuentran secas; sin embargo, si la superficie corporal está mojada, la temperatura promedio a la que mueren es de -3.3 grados C. (Anderson, en revisión).

Afortunadamente para las mariposas, estas tormentas son ocasionales y los efectos causados no producen grandes pérdidas en las poblaciones de mariposas; además debido a la topografía, la sequedad del invierno es frecuentemente

moderada por cielos nublados y neblina; estas condiciones de humedad, reducen grandemente la pérdida de calor en la noche y consecuentemente, las mariposas se encuentran más protegidas (Brower, 1985).

1.4.2 Defensas en las mariposas y mortalidad por degradación.

Las defensas en las monarcas, se basan en compuestos tales como "cardenolidos" (Glucósidos Cardiacos) (Brower y Moffitt, 1974; Brower y Glazier, 1975; Calvert et al., 1979; Fink y Brower, 1981; Fink y Brower, 1983; Brower, 1984; Brower y Calvert, 1985; Brower y Fink, 1985; Reichstein et al., 1986; Nelson, en revisión), obtenidos de varias especies de asclepias durante su desarrollo como larvas y alcaloides pirrolizantes, obtenidos como adultos de las plantas donde toman néctar (Brower, 1984; Brower y Calvert, 1985; Kelley et al., en revisión). Estos alcaloides son obtenidos por la succión de los fluidos de la descomposición de la vegetación ó en el néctar de algunas especies como Heliotropium, Eupatorium, Senecio y Crotalaria (Literatura citada en Brower, 1984; Scott, 1986).

La acción de los cardenolidos en la defensa es clara, estos compuestos químicos tienen propiedades eméticas altamente efectivas en aves (Brower, 1969, Fink y Brower, 1981). En contraste, el efecto de los alcaloides pirrolizantes, son análogos a ciertos alcaloides nocivos en plantas que pueden producir efectos letales a herbívoros. Tanto larvas como pupas, se encuentran protegidas por cardenolidos, no así por alcaloides pirrolizantes que en este caso sólo protegen a las mariposas hasta que éstas encuentran el recurso ya como adultos. Los cardenolidos podrían ofrecer otra ventaja a las monarcas; la mayor parte de los cardenolidos son transferidos al exoesqueleto (Brower y

Glazier, 1975), lo que los hace más evidentes a los depredadores y podrían ser rechazadas inmediatamente; esto no sucede con los alcaloides pirrolizantes, ya que son acumulados sólo en los tejidos internos del cuerpo (Brower, 1984).

1.4.3 Depredación por roedores.

La depredación por ratones es una causa importante de mortalidad para la mariposa monarca en sus áreas de hibernación. La principal especie depredadora es Peromyscus melanotis (Brower et al, 1985).

Estudios realizados por Glendinning et al, (en prensa), sugieren que un P. melanotis adulto, mata un promedio de 39 mariposas por noche; así, una densidad de 75 ratones por hectárea, pueden matar 2962 mariposas por noche. De esta forma, una estimación de la mortalidad total en una colonia de mariposas de una hectárea, durante un periodo de 135 días, podría ser de aproximadamente 400,000 mariposas o sea el 4 % de la población.

Los resultados obtenidos por Brower et al (1985) mediante análisis espectrofotométricos y de frotis de capas delgadas cromatográficas de cardenolidos en los contenidos estomacales, mostraron que los ratones no seleccionan o rechazan a sus víctimas sobre la base del contenido de cardenolidos, es decir no seleccionan mariposas con menor o mayor contenido de cardenolidos. Sin embargo los ratones prefieren comer mariposas vivas (Glendinning et al, en prensa); estos resultados, indican que las mariposas hidratadas son más succulentas para los ratones ; además es más fácil para éstos, desprender la cutícula que contiene altas concentraciones de cardenolidos, esto, es, se observó que en un 83 % los ratones no consumen la cutícula de las mariposas hidratadas. Cuando las mariposas caen al suelo y las

temperaturas son bajas al grado en que no puedan volar, éstas tienden a trepar por la vegetación, probablemente para evitar así ser depredados por ratones; pero cuando la temperatura es aún menor (< 3° C.) estas se ven imposibilitadas de moverse (Alonso, 1987), entonces la probabilidad de morir por ratones aumenta. La probabilidad de que una mariposa muera a causa de la depredación por ratones, aumenta conforme esta se encuentra más cerca del suelo (Glendinning et al, en prensa).

1.4.4 Depredación por aves.

Mucho se ha hablado sobre la relación que pueda tener la mariposa monarca (Danaus plexippus) y la mariposa virrey (Limenitis archippus) (Brower, 1969; Scott, 1986; Urquhart, 1987; Ritland y Brower, en prensa); se ha sugerido que la mariposa virrey gana protección de la depredación por aves si ésta se asemeja a la monarca. Esta hipótesis está basada en la ventaja que le da a la monarca la obtención de cardenolidos como defensa química durante su estadio de larva. Algunos estudios realizados por Brower (1969), mostraron que una vez que los cardenolidos han producido efectos eméticos en algunas aves (azulejos, Cyanocitta cristata) al ingerir monarcas, éstos evitarán posteriormente comer monarcas o mariposas semejantes. Urquhart (1987), se opone a esta hipótesis por el hecho de que los experimentos fueron realizados con pájaros en jaulas y de hábitos alimenticios no insectívoros. Otro argumento de este autor, es que dado que nunca a visto a un pájaro atacar a una mariposa en condiciones naturales, ¿cómo podrían aprender a evitar a las mariposas?

La discusión de Urquhart está basada sólo en un artículo (Brower, 1969) y

aparentemente no contempla la depredación que existe tanto en las colonias de hibernación en México como en las de California, donde, de existir mimos, sus argumentos podrían no ser válidos.

La cantidad de mariposas muertas a causa de la depredación por aves en sus áreas de hibernación ha sido calculada en un 9% de la colonia. Esta cifra es el resultado de la mortalidad de aproximadamente 2.034 millones de mariposas durante el periodo de hibernación de 22.6 millones de mariposas (Brower y Calvert, 1985). De ésta forma, los pájaros son los causantes de aproximadamente el 60 % de las muertes de la monarca.

Las principales especies de aves depredadoras de monarcas en México son calandrias, Icterus galbula abeillei Lesson, y pinzones, Phaenicurus melanocephalus Swainson (Calvert et al, 1979; Fink y Brower, 1981; Fink et al, 1983; Brower y Calvert, 1985). Otras aves con menor impacto son azulejos, Cyanocitta stelleri y otra especie de calandria, Icterus parisorum (Fink et al, 1983). En California, observaciones de campo y análisis de los exoesqueletos, realizados por Bell y Dayton (en revisión), sugieren que Parus rufescens (Passeriformes) ha aprendido a penetrar el sistema de defensa de las monarcas, a través de una alimentación selectiva, de manera análoga a la de las calandrias en México.

Brower y Calvert (1985), estimaron que calandrias y pinzones matan entre 4,550 y 34,000 mariposas en un sólo día, con un promedio de 15,067 mariposas por día durante el periodo de hibernación. Las calandrias pasan más tiempo picoteando a sus presas y frecuentemente extraen el contenido abdominal; los pinzones son menos diestros, ya que utilizan todo el abdomen y dejan caer el resto de la mariposa (Calvert et al, 1979).

Las calandrias reducen la posibilidad de ingerir cardenolidos a su cuerpo, despojando el músculo torácico, además comen el contenido abdominal sin tomar en cuenta el exoesqueleto; tanto el músculo torácico como el exoesqueleto contienen estas toxinas con altas concentraciones. En contraste, los pinzones consumen la cutícula y los tejidos internos; las calandrias son selectivas una vez que han matado a la mariposa, mientras los pinzones matan y continúan comiendo las partes de la mariposa azarosamente con respecto al contenido de cardenolidos (Fink y Brower, 1981; Calvert et al, 1979).

Las comparaciones de los contenidos de cardenolidos entre muestras de mariposas de México y de los Estados Unidos realizados por Fink y Brower (1981) mostraron mayor concentración de dosis vomitiva en las muestras de California y Massachusetts. Esto al parecer es debido a que la gran parte de las mariposas que hibernan en México, se alimentan durante su etapa larvaria de Asclepias syriaca L. y/o de Asclepias speciosa Torr., ambas contienen bajos contenidos de Cardenolidos; el uso de la tierra y la agricultura, han incrementado la abundancia de éstas plantas en Norteamérica. Esto además, podría explicar de cierta forma la extensa depredación que existe en México, en relación a otros lugares.

Brower y Calvert (1985), proponen la posibilidad de que exista una depredación cíclica de 3 días. Si calandrias y pinzones se alimentan como grupo, éstos pueden acumular niveles tóxicos de cardenolidos, los cuales podrían forzar a éstos a buscar un alimento alternativo, produciendo así el ciclo de 3 días. Estas aves pueden comer mariposas hasta empacar a sentirse enfermas, entonces comerán el recurso alternativo y, una vez recuperadas comen nuevamente mariposas.

El comportamiento de estas aves al parecer es más complejo; el riesgo que corre una mariposa de morir, es mayor estando hacia la periferia de la colonia y aparentemente existe una mayor depredación en colonias pequeñas comparadas con las grandes. Esto es, la magnitud de la depredación es inversamente proporcional al tamaño de la colonia. En este aspecto, la depredación por aves, puede jugar un papel muy importante en la evolución del comportamiento de agregación de la monarca (Calvert *et al.*, 1979; Brower y Calvert 1985).

A pesar de que se han realizado varios trabajos sobre este tema, quedan todavía dudas y aspectos por profundizar; en particular, y como objetivos de este trabajo, tenemos:

- Conocer el grado de diferencias en los comportamientos de alimentación por calandrias (*Icterus galbula abaillei*) y por pinzones (*Peucaea malanoccephalus*) en su alimentación de mariposas monarca (*Danaus plexippus L.*).
- Evaluar las condiciones ambientales que puedan afectar los comportamientos de alimentación de estas 2 especies de aves.
- Con los resultados obtenidos, tratar de entender si es posible que el impacto de la depredación por aves influya en los comportamientos o adaptaciones antidepredador de las mariposas, y si la gran cantidad de alimento que representen las mariposas para estas aves durante el invierno puede tener relevancia ecológica para estas poblaciones de aves.

2 METODOLOGIA

2.1 AREA DE ESTUDIO

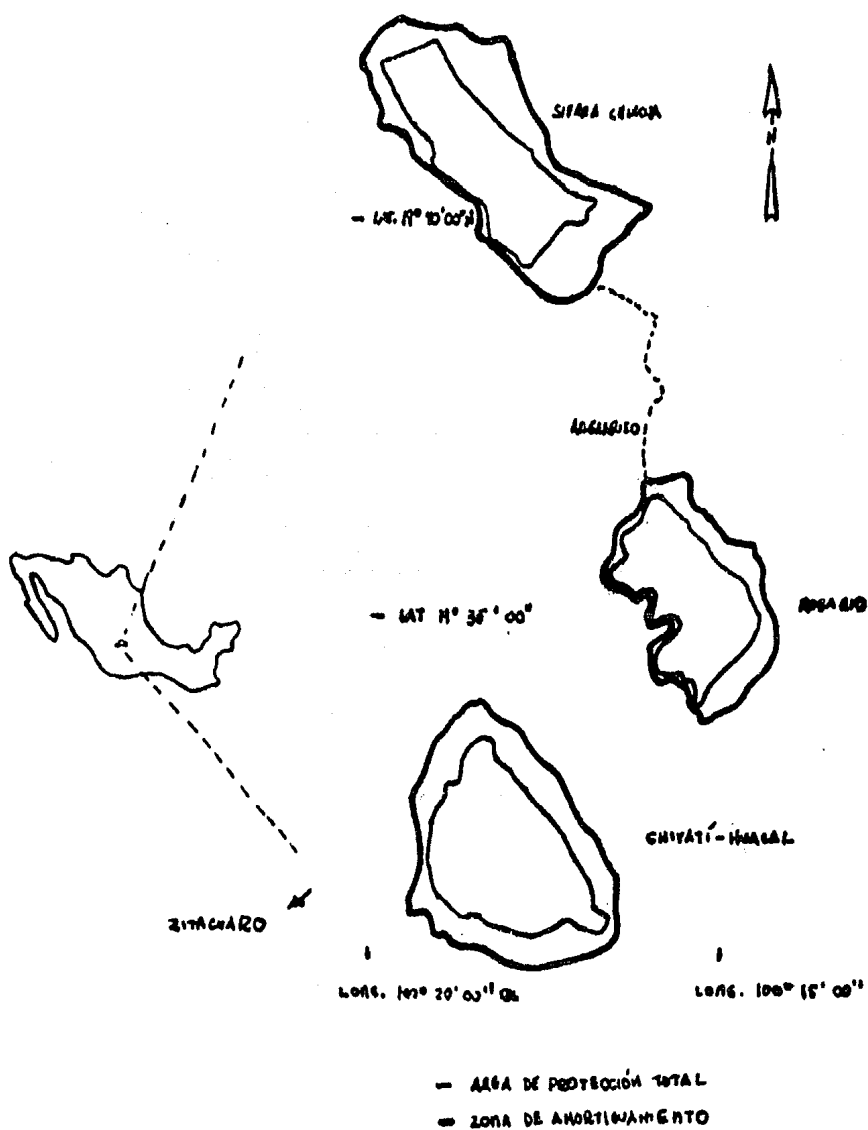
El área de estudio se localiza en la sierra de Chincua al Noreste de Michoacán (Fig. 1) en las áreas conocidas como Peña Cargada y Barranca Honda en los ejidos de Cerro Prieto y Anganguero ($19^{\circ}40' 48''$ de latitud N. y $100^{\circ}17' 54''$ de longitud O., Cetenal, 1976). Esta área se encuentra a una altura aproximada de 3100 M.S.N.M.

La vegetación se compone de un bosque de coníferas, en su mayor parte dominada por oyamel (Abies religiosa H.B.K.). Conforme se desciende en altura, se encuentran otras especies, como pinos (Pinus pseudostrobus Lindl.) cedro (Cupressus lindleyi), encinos (Quercus spp) y ocasionalmente tepozanes (Buddleia cordata H.B.K.).

El sotobosque lo componen en su mayoría, arbustos de la familia Compositae (9 o 10 especies de Senecio, algunos Eupatorium y Stevia) y Labiadae del género Salvia. Cubriendo el suelo, crece en matorrales densos Alchemilla procumbens Rose y Acaena spp. Otras especies importantes del sotobosque son Baccharis conferta H.B.K. y Cirsium spp entre otras.

2.2 REGISTROS DE TEMPERATURA

Estos registros se tomaron con la finalidad de conocer las fluctuaciones de los parámetros físicos con relación a la estructura del bosque y al transcurso de la temporada, así como para detectar si éstos influyen en la depredación. Se registraron las temperaturas del 16 de enero al 28 de febrero de 1986 en la colonia de mariposas con 6 termómetros (Taylor max-min). Estos termómetros se



DETENAL. AMANIGUO 1976

ESCALA 4:50,000

Fig. 2 Localización de 3 de las principales Áreas de hibernación de la mariposa monarca en el estado de Nichoacán. Las colonias generalmente se establecen dentro del Área de protección total.

colocaron 3 en zonas cerradas del bosque y 3 en zonas abiertas (claros del bosque). Estos claros tenían un tamaño aproximado de 600 m². Los termómetros fueron puestos a una altura aproximada de 1.50 m. del suelo. Diariamente se registraron las temperaturas máximas y mínimas en las zonas abiertas y cerradas, y se calcularon los promedios.

2.3 DENSIDAD DE MARIPOSAS

Para poder hacer comparaciones entre la depredación en áreas abiertas y áreas cerradas del bosque se necesitaba una medida de la densidad de mariposas de cada área. La metodología utilizada para realizar esto, consistió en tomar como densidad de cada red (trampa) a los individuos posados en éstas entre las 7 y 8 A.M., hora en que las mariposas se encuentran inactivadas debido a las bajas temperaturas.

La cantidad de mariposas en cada red, refleja de cierta forma la cantidad de individuos que pasan la noche perchados en ella, ya sea que son tirados por los pájaros, que caen por el viento o simplemente porque ahí se percharon; esto nos da una idea relativa de la cantidad de mariposas que se encuentra arriba de ellas.

Esta metodología nos resolvió el problema de la variabilidad en la densidad, pues las colonias no son muy estables en este sentido, es decir, las densidades de las agrupaciones pueden cambiar considerablemente de un día a otro y con un registro diario en cada área se registraban las fluctuaciones en números.

2.4 MARIPOSAS MUERTAS POR DEPRDACION

Las muestras de mariposas muertas por depredación, se obtuvieron mediante redes circulares 1.13 m. de diámetro y con una profundidad de 45 cm.. Estas redes fueron colocadas linealmente a una altura aproximada de 1.50 m. sobre el suelo (para evitar una posible confusión con la depredación por roedores) y con una separación de 3 m. entre cada una. Las redes se colocaron en áreas abiertas y áreas cerradas del bosque siendo un total de 30 redes; de esta manera se abarcó gran parte del area cubierta por la colonia de monarcas.

Las muestras se obtuvieron diariamente durante un total de 44 días (16 enero - 28 febrero) entre 7 y 8 A.M. haciendo distinciones en el tipo de muerte; esto es, la diferenciación de muerte por calandrias y pinzones se realizó reconociendo el daño en el cuerpo de la mariposa. Las calandrias generalmente abren el abdomen y/o el tórax de la mariposa y sólo comen el contenido sin hacer caso del exoesqueleto; por su parte, los pinzones sólo comen grandes porciones de la mariposa dejando caer el resto del cuerpo.

En estas muestras sólo se tomaron en cuenta a los individuos muertos o moribundos en los que se reconocía el daño del depredador, esto es, no se tomaron en cuenta partes independientes del cuerpo como alas o cabezas donde generalmente no se puede distinguir la diferencia de los daños de los depredadores ni tampoco si dichas partes independientes pertenecieron a la misma mariposa o no.

Se definió como mariposas moribundas a aquellas que aún mostraban movimientos pero no podían volar aún dándoles calor.

2.5 MARIPOSAS MUERTAS SIN CAUSA APARENTE

Durante los primeros días de observación, se encontró que algunas mariposas morían sin una causa o motivo aparente (es decir, sin rasgos de depredación, golpes o muerte por congelación); entonces se decidió incluirlas en el registro.

La toma de las muestras se llevó a cabo de la misma forma que para las muestras de depredación.

La idea de analizar estas muestras en el laboratorio para observar algún rasgo de depredación surgió porque, muchas veces, los pájaros al alimentarse de éstas fallan al atraparlas o perciben fuertes concentraciones de toxinas en el cuerpo y sólo las dañan causando a veces su muerte (Brower com. pers. Arellano obs. pers.); algunas veces, este daño puede observarse fácilmente en las alas o el cuerpo de la mariposa, pero en algunas ocasiones sólo observándolas minuciosamente son visibles.

Debido a esto, se analizó a las mariposas en el laboratorio mediante una solución de KOH al 10%; esta solución limpia y aclara los exoesqueletos haciendo más fácil la observación de posibles daños. La solución se hirvió durante 5 y 10 min. y se aplicó a las mariposas; posteriormente se observaron al microscopio.

2.6 ANALISIS DE LOS DATOS

El análisis estadístico de los datos se realizó con un análisis de varianza (ANDEVA 1 y 2 vías) y pruebas de regresión del paquete estadístico Hewlett Packard.

3 RESULTADOS Y DISCUSION

3.1 MARIPOSAS MUERTAS SIN CAUSA APARENTE

De la muestra obtenida de mariposas muertas sin causa aparente (40 individuos) analizadas en el laboratorio, ningún individuo mostró rasgos o daños causados por depredación, tanto alas como cuerpos de las mariposas fueron observados minuciosamente bajo el microscopio estereoscópico.

Una segunda posibilidad considerada que pudiera explicar las muertes sin causa aparente, fué la muerte por congelación; para saber si esta fué la causa, se hizo un análisis de estos registros mediante una relación directa con los promedios de las temperaturas bajas de cada día. También se realizó una prueba entre las posibles diferencias de muertes sin causa aparente de áreas abiertas y áreas cerradas del bosque, esto es, si existían diferencias de temperatura entre ambas áreas, posiblemente se reflejaría en la cantidad de individuos muertos de cada área.

Un análisis de regresión entre las bajas temperaturas y los individuos muertos sin causa aparente no mostró una relación significativa ($P > 0.05$). Tampoco se encontraron diferencias significativas entre la cantidad de dichas muertes entre áreas abiertas y áreas cerradas del bosque (ANDEVA $F = 0.024$, g.l. = 1, $P > 0.05$); no obstante se encontraron diferencias de temperatura entre ambas áreas ($n = 44$, $A = 2.15 \pm 0.19$; vs $C = 2.33 \pm 0.2$). La cantidad de muertes de cada área se dividió entre la densidad (ver metodología del cálculo de densidad) de mariposas de su área.

Estos resultados, aunados al hecho de que las temperaturas más bajas registradas en la colonia (temperatura más baja 27 enero, $-0.55^{\circ}\text{C}.$) no se acercaron a los promedios de muerte por congelación registrados durante esta misma temporada ($-7.7^{\circ}\text{C}.$ mariposas secas; $-3.3^{\circ}\text{C}.$ mariposas húmedas, Anderson en prensa), descartan la posibilidad de muerte por congelación.

En algunas ocasiones estas mariposas se encontraban moribundas y al poco tiempo morían; esta muerte podría explicarse por una tercera posibilidad, que las mariposas pudieran morir por un agotamiento en las reservas de grasas.

La mayor parte de las monarcas se alimentan hacia el final del periodo de hibernación (marzo), cuando la mayor parte de las plantas del sotobosque se encuentra en floración. Sin embargo, algunas mariposas se alimentan durante los primeros meses del periodo. Algunas observaciones muestran que muchas de estas mariposas se encuentran en malas condiciones, esto es, con daño en las alas y/o cuerpo y delgadas con relación a las mariposas del resto de la población. Esto no sucede al final del periodo en que al parecer la mayoría de las mariposas se alimenta para iniciar la reemigración y/o recuperar grasas perdidas durante la cópula; entonces podría ser posible que las mariposas que se alimentan en los meses de diciembre, enero y principios de febrero sean las que han agotado las reservas de grasas y de alguna forma necesitan alimento (Calvert, com. pers.; Arellano obs. pers.).

Durante los meses de diciembre, enero y febrero, los días son generalmente más fríos y el fotoperiodo más corto en relación al resto del año, lo que les daría a las mariposas menos tiempo de encontrarse activadas y encontrar flores con néctar disponible para alimentarse, esto, aunado al hecho de que el número de plantas que florece es menor en esta época que hacia marzo, podría llevar a

las mariposas a utilizar su reserva energética de grasas hasta agotarla. Calvert *et al* (1983), mencionan que la cantidad de lípidos varía de 3 a 241 mg. en las mariposas que hibernan; el mantenimiento de las bajas temperaturas en el cuerpo de la mariposa conserva lípidos, esto es, diapausa e inactividad reproductiva (Masters *et al*, en prensa). Actividades como reproducción, caminado y aleteo, junto con altas temperaturas y carencia de néctar disponible durante los primeros meses de hibernación, pueden llevar a la mariposa a morir por un agotamiento de las reservas de grasas.

Esta hipótesis podría comprobarse por medio de análisis de lípidos en las monarcas muertas y mediante experimentos con monarcas en jaulas donde se controle y manipule el alimento y el microclima.

3.2 RELACION TEMPERATURA DEPREDACION

Al parecer existe relación entre la temperatura diaria y la depredación; es decir, la temperatura ejerce cierta influencia en la cantidad total de depredación. El número de mariposas muertas a causa de la depredación por aves se incrementa cuando la temperatura desciende y viceversa; en la gráfica (Fig. 2) se puede observar este patrón durante todo el periodo de estudio, y es bien claro el gran incremento en la muerte de individuos durante el periodo de más bajas temperaturas. El análisis se hizo con los promedios de la temperatura del día (promedio de las temperaturas máximas y mínimas registradas durante el día) y con los promedios de las temperaturas mínimas registradas (Fig. 3 $n=44$, $r=-.39$, temp. baja; $n=44$, $r=-.41$, temp. media).

El hecho de encontrar más mariposas muertas en días fríos podría tener al menos 2 explicaciones; la primera, es que en éstos días, más pájaros de otros lugares llegan a esta zona en busca de alimento. De esta manera al haber más depredadores el número de mariposas muertas sería mayor. Una segunda posibilidad más plausible, es que son las aves de la zona las que aumentan su consumo debido a la posible necesidad de más grasas para compensar la pérdida de energía durante periodos fríos. Estas aves al igual que muchas otras insectívoras (Morse, 1980), concentran su alimentación hacia las partes frías del día, sin embargo, cuando los días son nublados y las temperaturas bajas durante todo el día, se puede observar la depredación por estas aves durante la mayor parte del día (Brower y Calvert, 1985; Arellano obs. pers.). Es posible que las aves gasten más energía forrajeando cuando las temperaturas son altas

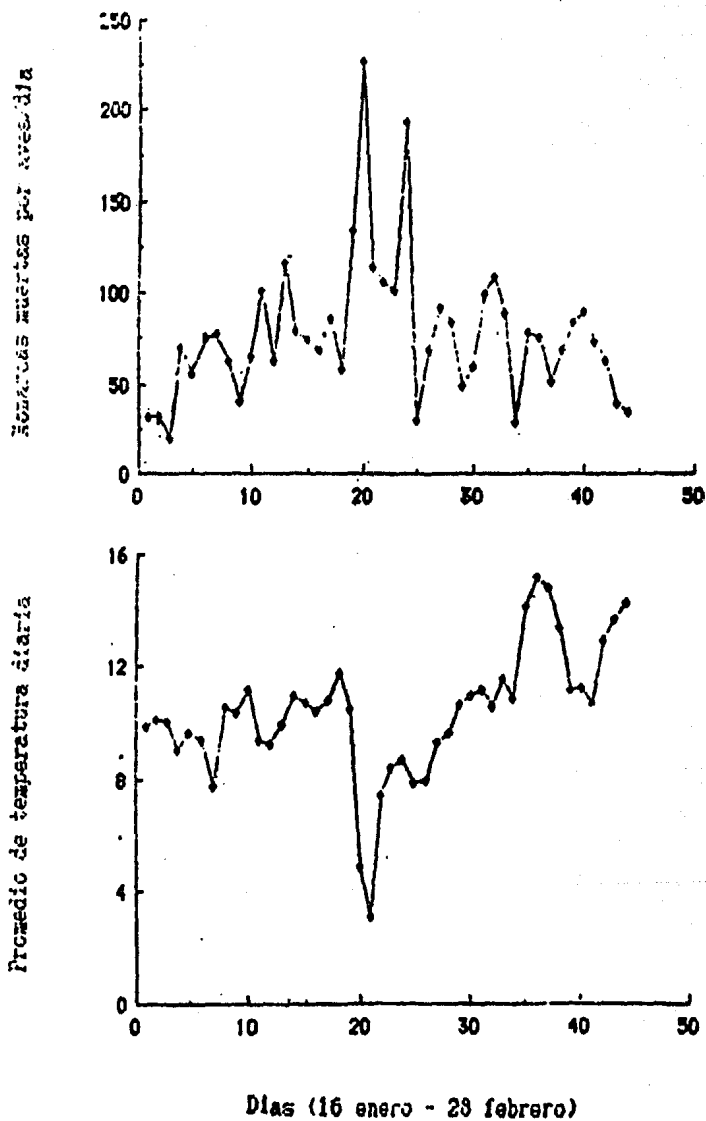


Fig. 2 Depredación total diaria y temperaturas promedio diarias. La gráfica muestra aumentos en la intensidad de depredación durante periodos fríos.

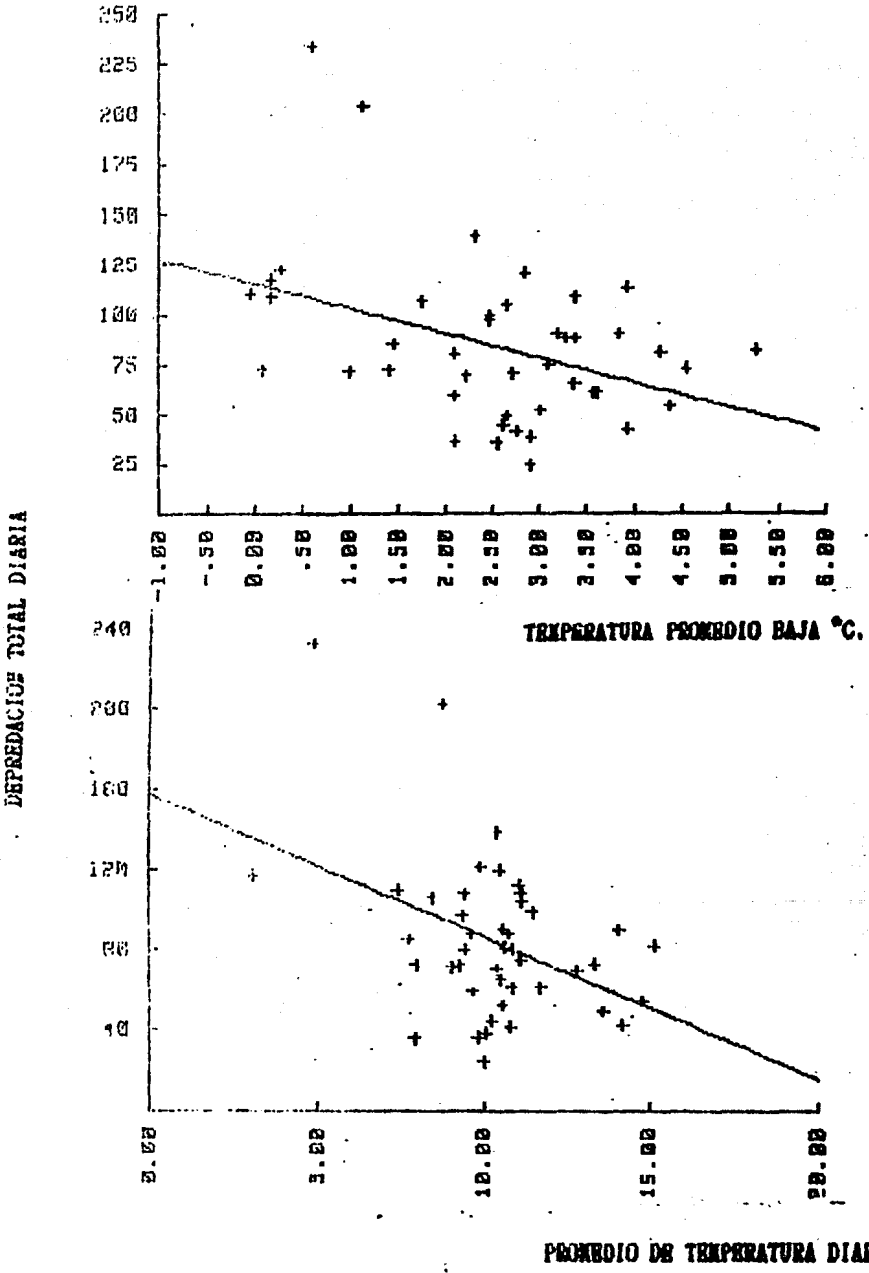


Fig. 3 Relación entre la temperatura y la intensidad de deprecación por día. Arriba, promedio de temperaturas mínimas registradas diariamente. Abajo, promedio de las temperaturas máximas y mínimas diarias. Estos valores mostraron una variación de 3.12°C. a 15.2°C. durante 44 días. En ambos casos es evidente la influencia de la temperatura en la deprecación (n = 44, r = -.39, baja; n = 44, r = -.41, media).

debido al desgaste de la búsqueda del alimento y por otra parte porque la actividad de los organismos ectotérmicos (en este caso insectos) es mayor con altas temperaturas, lo que causaría un costo adicional de persecución y captura. Esto sucede en parte con las monarcas y su comportamiento de " cascada " cuyo efecto es mayor conforme aumenta la temperatura (Brower com. pers.; Arellano obs. pers.).

Este comportamiento, es una respuesta de las mariposas al Dióxido de Carbono (CO₂), esto es, cuando los pájaros expelen CO₂ durante su alimentación, las agrupaciones de mariposas se dejan caer de las ramas y troncos en forma de cascada. Las mariposas son más sensibles al CO₂ conforme aumenta la temperatura.

Morse (1980), menciona que el concentrar la alimentación hacia las partes frías del día, puede ser una respuesta a la poca disponibilidad de insectos durante la parte cálida, lo que efectivamente incrementaría los costos de captura.

Este comportamiento parece indicar que estas aves siendo organismos endotérmicos necesitan más grasas para mantenerse a cierta temperatura durante el frío y además gastan menos energía cuando obtienen su alimento en periodos fríos; esto es consistente con la maximización de la energía propuesta por Schoener (forrajeo óptimo) (1969, en Morse, 1980). Esta hipótesis se basa en obtener la mayor cantidad de energía posible en un periodo de tiempo; en este caso para estos pájaros, los días fríos podrían tener una mayor demanda en la obtención de grasas y un menor gasto energético en la captura de la presa.

3.2.1 Selección del alimento en relación a la temperatura.

Al parecer, la temperatura ejerce una mayor influencia en el comportamiento de depredación por calandrias *Icterus galbula abaillei* L. y pinzones *Phaethicus melanocephalus* S. pues parece ser que no solo provoca cambios en la cantidad de alimento, sino también en la selección de éste.

Para este análisis, la temperatura promedio diaria, fué separada en 4 intervalos: 1) temperaturas menores de 9°C.; 2) temperaturas entre 9 y 10°C.; 3) temperaturas entre 10 y 11°C. y 4) temperaturas mayores de 11°C. y fué tomada la proporción de sexos de las mariposas depredadas, tanto por calandrias como por pinzones.

El análisis de varianza (ANDEVA) se realizó comparando por separado la depredación por calandrias y por pinzones de acuerdo a los intervalos de temperatura. El análisis mostró una relación estadísticamente significativa (ANDEVA, 1 vía $F = 3.63$, g.l. = 3, $P < 0.05$) de preferencia por mariposas machos de acuerdo a los intervalos de temperatura para el caso de los pinzones, esto es, los pinzones son selectivos con respecto a la obtención de su alimento, eligiendo más machos; esta selectividad se ve incrementada conforme aumenta la temperatura (Fig. 4).

Las calandrias, parecen mostrar este mismo patrón, sin embargo la tendencia no resultó estadísticamente significativa (ANDEVA, 1 vía $F = 1.39$, g.l. = 3, $P > 0.05$) (Fig 5).

Una segunda prueba se realizó comparando las proporciones de mariposas macho depredadas en cada rango de temperatura con la proporción de mariposas macho de la población (Fig. 6).

Depredación por pinzones

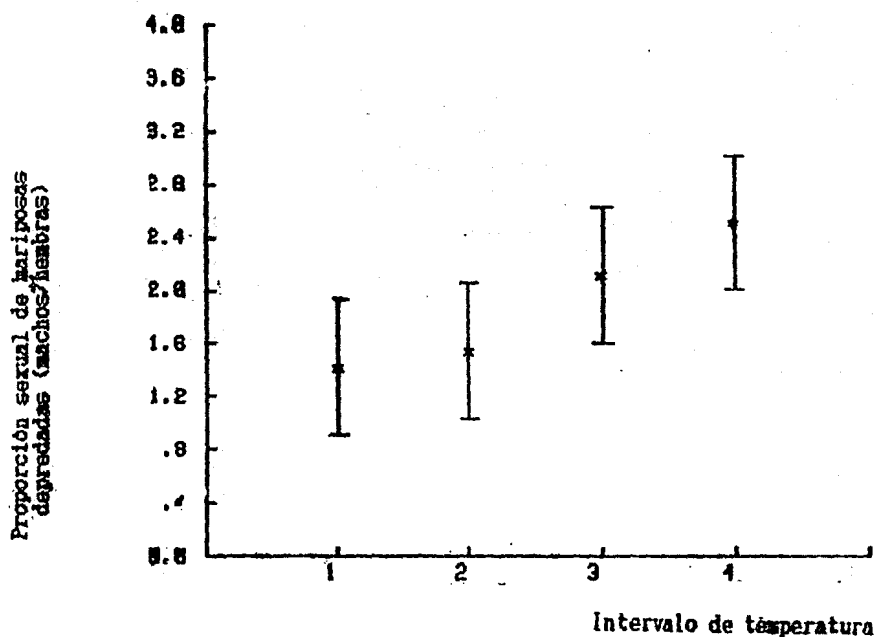


Fig. 4 Proporción sexual de mariposas depredadas por pinzones (machos/hembras), en relación a los intervalos de temperatura; 1) temperaturas menores de 9°C., 2) temperaturas entre 9 y 10°C., 3) temperaturas entre 10 y 11°C. y 4) temperaturas mayores de 11°C. (promedio de las temperaturas máximas y mínimas diarias). El ANDEVA muestra que los pinzones comen significativamente ($F = 3.63$, g.l. = 3, $P < 0.05$) más mariposas macho conforme la temperatura se incrementa.

DEPRDACION POR CALANDRIAS

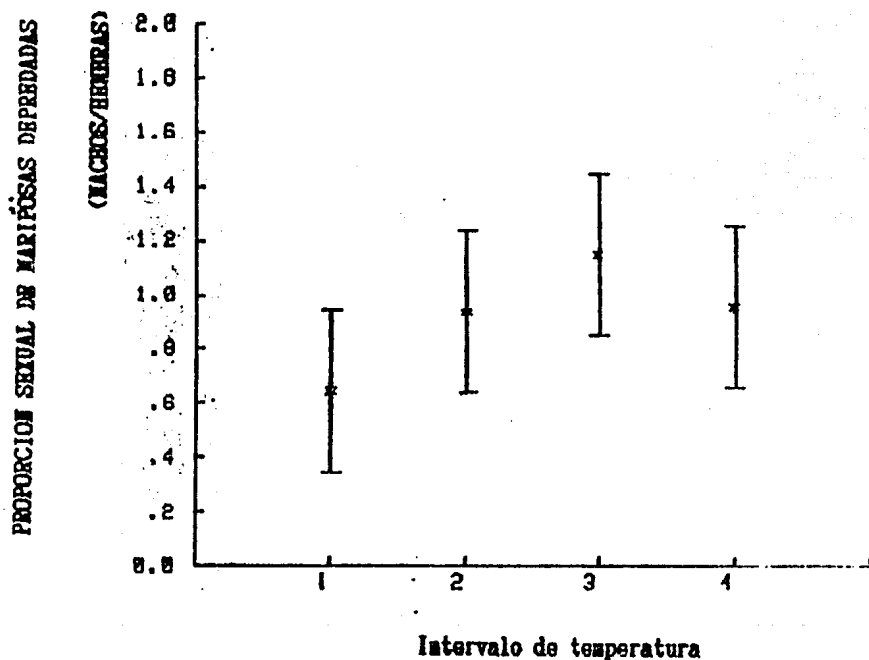


Fig. 5 Proporción sexual de mariposas depredadas por calandrias (machos/hembras) en relación a los intervalos de temperatura: 1) temperaturas menores de 9°C., 2) temperaturas entre 9 y 10°C., 3) temperaturas entre 10 y 11°C. y 4) temperaturas mayores de 11°C. (promedio de las temperaturas máximas y mínimas diarias). El ANOVA no muestra diferencias significativas ($F = 1.39$, g.l. = 3 $P > 0.05$) de selección por parte de estas aves, sin embargo se observa una pequeña tendencia selectiva de machos a altas temperaturas.

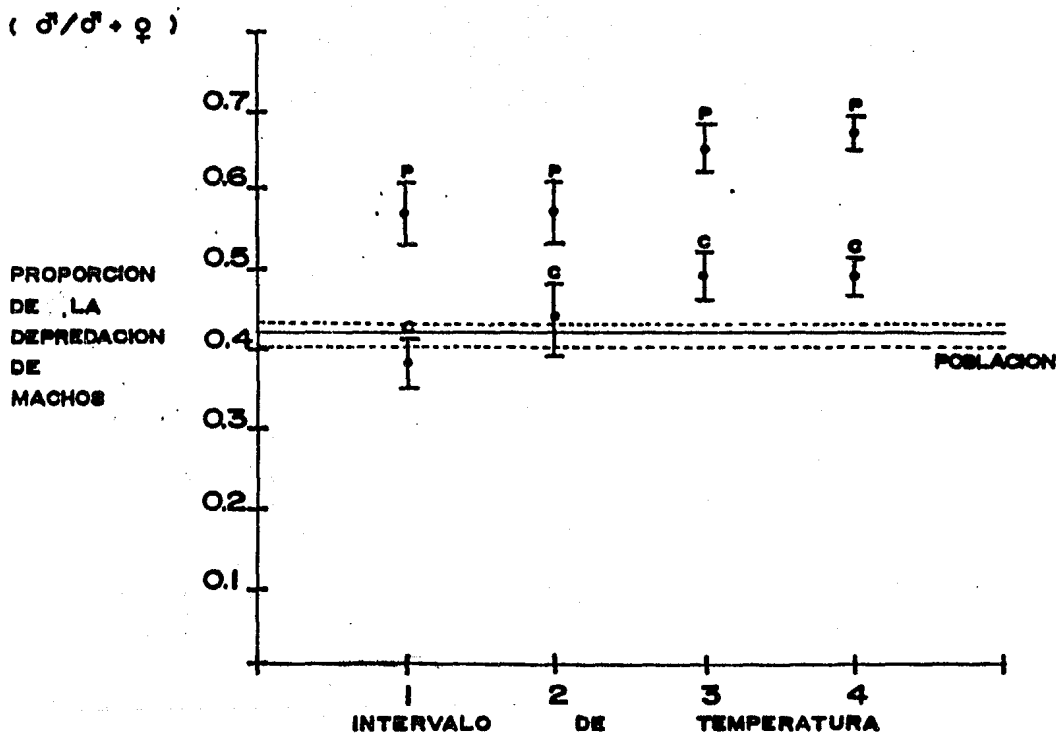


Fig. 6 Proporción de la depredación de mariposas machos en relación a los intervalos de temperatura y a la proporción de machos en la población. Los intervalos de temperatura representan la temperatura promedio diaria 1) temperaturas menores de 9 C., 2) temp. entre 9 y 10 C., 3) temp. entre 10 y 11 C. y 4) temp. mayores de 11 C. Las barras representan la depredación por calandrias (C) y por pinzones (P). Las barras muestran sólo dos solapamientos de las calandrias para los dos primeros intervalos de temperatura.

Las bandas de error (diferencias mínimas significativas) mostraron sobreposición sólo en los dos primeros intervalos de temperatura para el caso de las calandrias, mientras que los pinzones siempre se mantienen mostrando una marcada preferencia por mariposas macho, sobre todo con altas temperaturas. Los restantes dos intervalos de altas temperaturas para las calandrias, parecen indicar que éstas pueden realizar una selección análoga pero no tan conspicua como la de los pinzones (la estadística no fué significativa).

La causa más convincente de los comportamientos de selectividad por parte de calandrias y pinzones podría estar relacionada con la cantidad de toxinas y lípidos en los cuerpos de las mariposas machos y hembras. Si bien las calandrias no realizan una marcada selección de acuerdo al sexo de la mariposa, estas lo hacen de acuerdo con las partes del cuerpo de la mariposa (Calvert *et al.*, 1979; Fink y Brower, 1981) consumiendo sólo aquellas con bajas concentraciones de cardenolidos. Por su parte, los pinzones comen indistintamente las partes del cuerpo de la mariposa, pero estos realizan su selección prefiriendo machos, éstos contienen menores concentraciones de cardenolidos (Brower y Calvert, 1985) y también menores cantidades de alcaloides pirrolizantes (Kelley *et al.*, en prensa). Posiblemente, el aumento en la selectividad de mariposas macho por pinzones durante los días cálidos, va en relación a que al tener mayor necesidad de alimento en periodos fríos, estos no pierden tiempo en la selección o bien que necesiten más lípidos de las hembras en días fríos; éstas, contienen significativamente más lípidos que los machos (Scott, 1983 en Brower y Calvert, 1985). Los pinzones pueden llegar a acumular cierta cantidad de toxinas en su cuerpo aparentemente sin sufrir gran daño (Fink y Brower, 1981); no es el caso de las calandrias, ya que los cardenolidos producen un efecto emético en ellas.

Tanto calandrias como pinzones evitan de alguna forma ingerir una mayor cantidad de cardenolidos a sus cuerpos, obteniendo de mariposas machos mayor peso húmedo y menor contenido de toxinas y de mariposas hembras, más grasas.

3.2.2 Depredación y defensas en la monarca

Los resultados de las últimas investigaciones realizadas por Kelley *et al* (en prensa), muestran que posiblemente los alcaloides pirrolizantes sean más importantes que los cardenolidos como defensas de las monarcas en las áreas de hibernación en México. Las mariposas que aquí hibernan, contienen menor dosis de cardenolidos, en comparación a monarcas de otros sitios tales como California y Massachusetts (Fink y Brower, 1981), sin embargo se han localizado los alcaloides pirrolizantes en las mariposas que hibernan en México, los cuales, sugieren recursos comunes de estos alcaloides en las rutas de migración de las monarcas (Kelley *et al*, en prensa) e incluso existe la posibilidad de que las mariposas obtengan mayores cantidades de estos alcaloides en las áreas de hibernación. Scott (1986), menciona que los machos Danaide son atraídos hacia los líquidos de la descomposición de plantas tales como Crotalaria, Eupatorium, Heliotropium y Senecio, de donde obtienen estos alcaloides. Tanto el género Eupatorium como Senecio se encuentran ampliamente representados en las zonas de hibernación (Arellano y Alonso, obs. pers.)

¿ son las defensas de las monarcas realmente efectivas para protegerlas de la depredación por aves?

El comportamiento de estas 2 especies de aves, no apoya la efectividad de las defensas químicas postuladas con respecto a la monarca, sin embargo, la potencial depredación por aproximadamente 32 especies de aves insectívoras y omnívoras de 16 familias (ver apéndice) que habitan en la zona se evita casi al máximo.

El comportamiento de calandrias y pinzones revela su gran habilidad para forrajear y optimizar sus rangos de alimentación. El invierno es la temporada de temperaturas más frías, días cortos y baja renovación de insectos disponibles para la alimentación (Morse, 1980); sin embargo, esto no sucede para estas aves, ya que ellas encuentran una abundancia de alimento durante el invierno con la llegada de las mariposas, una relativa facilidad de localización y captura debido a la estabilidad que presentan las colonias, además de la poca actividad que presentan. Bajo este tipo de condiciones cambiantes, estos animales pueden disfrutar de grandes posibilidades de explotar nuevos recursos y, como consecuencia es posible que tengan una gran variabilidad en sus rangos alimenticios. Si estos pájaros disminuyen el tiempo requerido para forrajear, podrán dedicar más tiempo a otras actividades como la reproducción, cuidado y alimentación de las crías entre otras.

Podría ser posible que las mariposas como alimento, fueran un factor limitante del tamaño poblacional de las aves, por el hecho de permanecer sólo alrededor de 5 meses en el área; sin embargo, estos 5 meses son los de mayor escasez de otros insectos (Morse, 1980). La gran plasticidad de alimentación de calandrias y pinzones puede ayudar, en este sentido a mantener grandes densidades de población durante todo el año, es decir, explotando eficientemente el recurso " normal " (otros insectos) durante el verano y continuar la explotación de las monarcas durante el siguiente invierno. Los datos aquí presentados no nos dan la certeza de que esto ocurra, un estudio de demografía y dinámica poblacional de estas aves nos podría llevar a conclusiones más precisas.

El gran éxito de la monarca, puede atribuirse en parte a sus adaptaciones y comportamientos de defensa, que si bien no mantiene a los individuos a salvo de la depredación puede permitir a las poblaciones mantenerse en grandes densidades.

Los comportamientos y adaptaciones que presenta la monarca para su defensa, como son las defensas químicas antes mencionadas, el comportamiento de cascada, la ventaja que le confiere trepar por la vegetación a bajas temperaturas evitando así la depredación por ratones (Alonso, 1987; Glendinning *et al.* en prensa), posiblemente fueron adquiridas por una necesidad de defensa de una depredación extensiva a que se vieron sometidas durante mucho tiempo.

En la actualidad, la mortalidad promedio de monarcas debido a la depredación por aves, es de 15,000 mariposas por día (Brower y Calvert, 1985) que si bien parece ser un número alto, representa sólo el 9 % de la población total durante el periodo de hibernación (135 días aproximadamente). Este valor parece ser bajo como para ejercer una fuerte presión y así causar modificaciones o adquirir nuevos comportamientos de defensa en las monarcas. Sin embargo esto no lo podemos saber con certeza ya que intervienen puntos que no conocemos como la tasa de heredabilidad de los caracteres en cuestión en las poblaciones de monarcas. Si la mayoría de las aves insectívoras de la zona (ver apéndice) llegara a utilizar a las monarcas como recurso, evitando sus defensas y de esta manera causar una mayor mortandad, posiblemente se constituiría como una presión selectiva que en presencia de variabilidad genética en la monarca daría lugar al proceso selectivo y en última instancia, posiblemente causaría nuevas adaptaciones en las mariposas para evitar una depredación extensiva.

5.3 SINCRONIA EN LA DEPREDACION

Calandrias y pinzones muestran una marcada sincronía durante la depredación diaria (Fig. 7); estos pájaros aumentan o disminuyen proporcionalmente la cantidad de alimento según sus requerimientos diarios. A pesar de ser 2 especies diferentes, éstos pájaros han llegado a formar un verdadero grupo para la obtención de su alimento; calandrias y pinzones forrajeaban en bandadas mixtas (Brower y Calvert, 1985) y aparentemente sus requerimientos de monarcas son similares, pues durante el periodo de toma de datos, se observó una gran similitud en las oscilaciones de la intensidad de depredación (Figs. 8 y 9).

Es posible que calandrias y pinzones encuentren menos competencia alimentándose de monarcas que de otros insectos, pues al parecer, la incidencia de otros consumidores de monarcas en la zona es mínima, como es el caso de roedores (Brower *et al.*, 1985; Glendinning *et al.*, en prensa) y otras aves que sólo ocasionalmente comen algunas mariposas (Fink *et al.*, 1983; Arellano, obs. pers.). Por el contrario existe en la zona gran cantidad de aves insectívoras y omnívoras de 30 especies (ver apéndice) que podrían representar potencial competencia a calandrias y pinzones como consumidores de otros insectos. Según Nosedal (1984), estas 30 especies, se podrían agrupar de acuerdo a sus hábitos alimenticios como 5 especies insectívoros acechadores, 12 especies insectívoros colectores de follaje, 4 especies insectívoros de corteza, 3 especies insectívoros al vuelo y 6 especies omnívoras. Las diferencias en cuanto a los comportamientos de alimentación parecen explicar la coexistencia de todas las especies; sin embargo, es posible que haya competencia entre ellas, pues los diferentes alimentos atraen a diferente número de consumidores. Según Morse

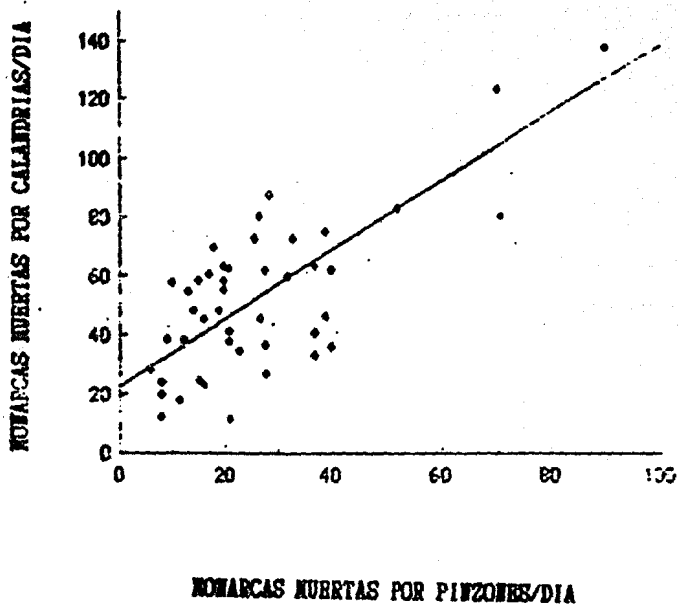


Fig. 7 Relación entre las cantidades diarias de depredación por calandrias y pinzones. La gráfica muestra una marcada sincronía entre la depredación de ambas especies, ($n=44$, $r=.44$)

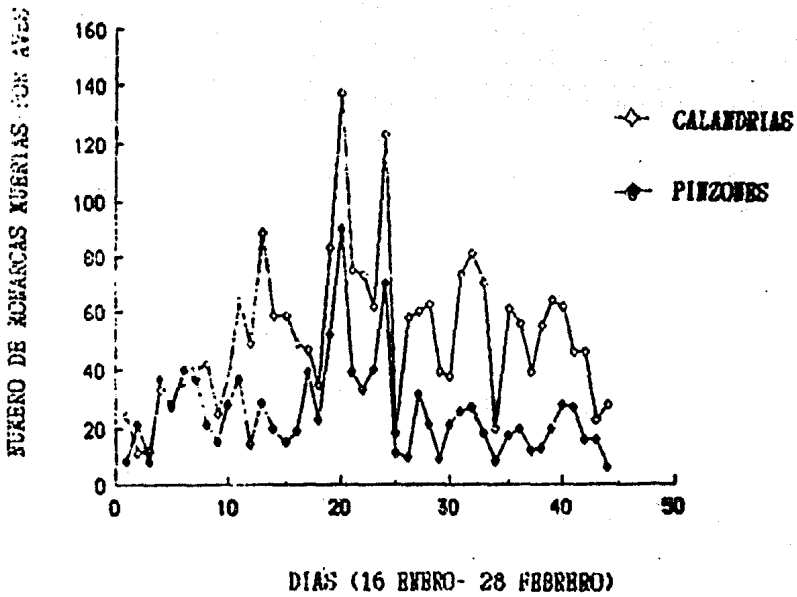
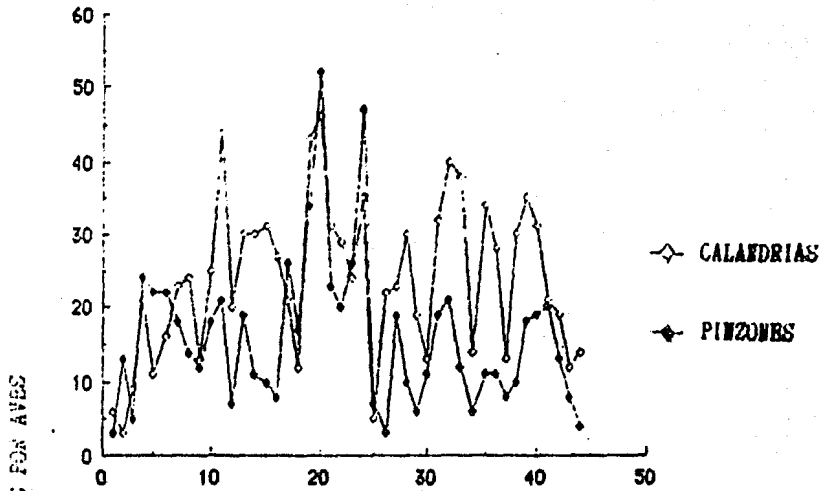


Fig. 9. Depredación diaria por calandrias y pinzones durante 44 días del período de hibernación. La figura muestra mayor intensidad en la depredación por calandrias, sin embargo las fluctuaciones son relativamente similares.

TOTAL DE KACHOS MUERTOS



TOTAL DE HEMBRAS MUERTAS

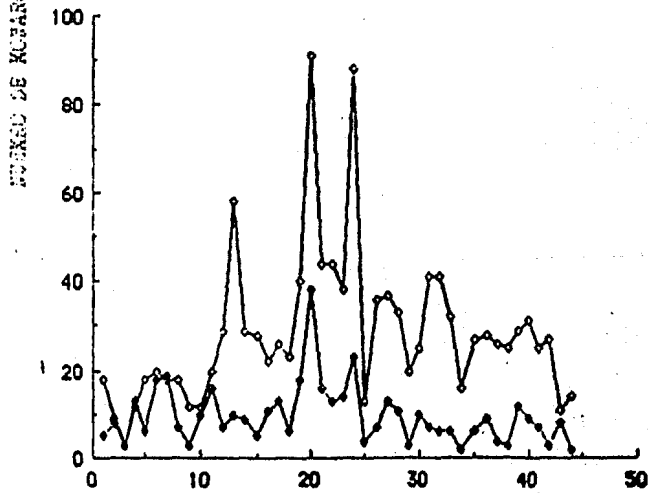


Fig. 7 Depredación diaria de mariposas macho y hembras por ambas especies de aves. Las gráficas muestran marcada sincronía en las variaciones en la intensidad de depredación.

(1980), cada alimento expone al animal a diferente número de consumidores. Entonces ¿ es posible que calandrias y pinzones modificaran sus hábitos de alimentación con el fin de evitar la competencia ?.

Lack (1944, en Krebs, 1985), plantea que la diversidad puede ser el resultado de la competencia en el pasado entre especies afines, así la presión de selección puede hacer que las especies se muevan hacia sitios diferentes o modificar sus hábitos de alimentación con el fin de evitar la competencia. Sin embargo sólo hay pequeñas evidencias que demuestran que caracteres desplazados han sido debidos a la competencia y éstos son muy difíciles de comprobar. Conell (1980), plantea que uno de los pasos más difíciles de probar es establecer que el mecanismo por el cual surgió la divergencia fué debido a la competencia interespecifica más que por otro mecanismo. El método para hacerlo en el campo podría hacerse manipulando la distribución y abundancia de las especies.

3.4 DEPRDACION EN RELACION A LA ESTRUCTURA DEL BOSQUE

Aparentemente, la estructura del bosque (zonas densas y claros del bosque) no es un factor que influya en la depredación por calandrias y pinzones. Los resultados obtenidos de la depredación en áreas abiertas y áreas cerradas del bosque dentro de la colonia de mariposas, no mostraron diferencias significativas (ANDEVA, pinzones $F = .199$, g.l. = 1, $P > 0.05$; calandrias $F = 3.304$, g.l. = 1, $P > 0.05$). Para corregir los efectos de densidad, se dividió la cantidad de muertes de cada área entre su densidad (ver metodología de densidad).

Brower y Calvert (1985), creen probable que la depredación por aves se concentre hacia las áreas abiertas, por ser estas más accesibles al ataque de los pájaros. Sin embargo, consideramos que el comportamiento de estas especies es algo diferente; al tomar cada red (trampa) por separado, es notable que la probabilidad de que una mariposa muera, depende en gran parte de la agrupación donde se encuentre (Fig. 10). El número de mariposas muertas por depredación en cada red, se dividió entre la densidad de la misma.

La curva mostró una relación inversa, debido a lo cual se dividió uno entre probabilidad de muerte para linearizar la curva.

El número de mariposas muertas por depredación en cada red, se dividió entre la densidad del sitio donde se encontraba cada red. Las mariposas posadas en agrupaciones pequeñas, poco densas ó inclusive solas, corren un mayor riesgo de morir por depredación; gran parte de la depredación por aves se concentra hacia las pequeñas agrupaciones sin importar la localización de estas, ya sea al centro o a la periferia de las colonias o en zonas abiertas o cerradas del

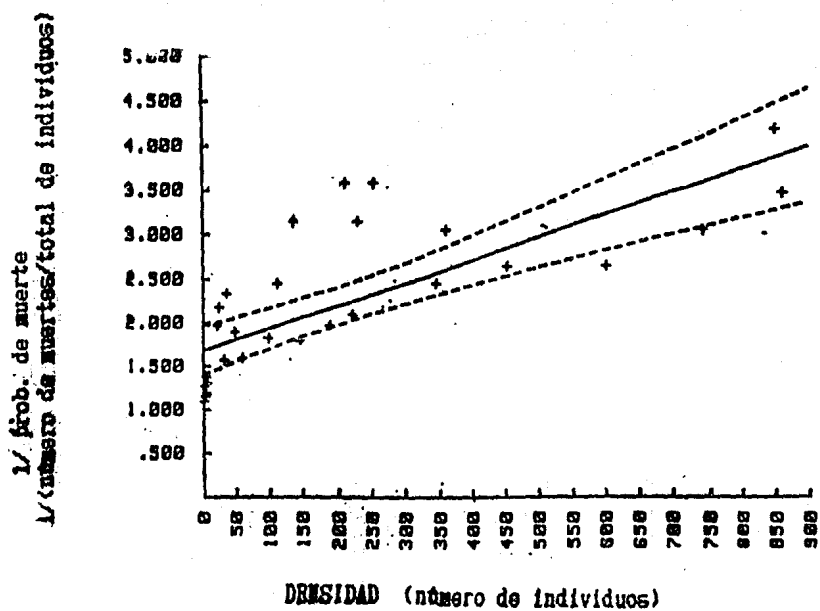


Fig 10- Probabilidad de muerte por depredación en relación a la densidad de las agrupaciones de mariposas. La probabilidad de muerte se calculó como la cantidad de individuos muertos por depredación, entre el total de mariposas vivas y muertas en las redes (trampas) (n= 30 redes, r= 0.75)

cosque, quizá porque de esta manera es más fácil hacer una selección del alimento.

Es posible que este sea el patrón que siguen las aves, poniendo menos atención lugar donde la agrupación de mariposas esté colocada; esto es consistente con el hecho de que muchas aves concentran su alimentación hacia la periferia de la colonia (Brower y Calvert, 1985), donde las mariposas generalmente se encuentran más dispersas.

4 CONCLUSIONES

1) Es posible que gran cantidad de las mariposas muertas sin causa aparente, perezcan debido a un agotamiento en las reservas de grasas; las altas temperaturas en su zona de invernación, la reproducción junto con otras actividades, aunadas a la carencia de néctar disponible en la zona, pueden llevar a estas mariposa a morir.

2) La temperatura juega un papel muy importante en los comportamientos de depredación por calandrias y pinzones. Al parecer, la depredación aumenta conforme desciende la temperatura, lo cual podría explicarse por al menos 2 hipótesis no excluyentes; a) es posible que estos pájaros necesiten más grasas (energía) durante periodos fríos y b) la obtención del alimento puede ser más fácil estando el insecto inactivado.

3) Los pinzones (Phaethicus melanocephalus) muestran gran preferencia por mariposas macho, tal vez porque estos contienen menores cantidades de toxinas como defensa (cardenolidos y alcaloides pirrolizantes). Por su parte, las calandrias (Icterus galbula abaillei) parecen comer indistintamente mariposas macho y hembra.

4) La selectividad por pinzones disminuye conforme desciende la temperatura, tal vez debido a la necesidad de obtención de grasas que puedan proporcionar las hembras durante periodos fríos.

5) A pesar de la intensa depredación por calandrias y pinzones, las defensas de las monarcas siguen siendo efectivas, pues al parecer éstas contrarrestan la potencial depredación de gran cantidad de aves insectívoras y omnívoras

identificadas en la zona.

6) Calandrias y pinzones muestran gran semejanza de requerimientos alimenticios durante toda la temporada, aumentando o disminuyendo la cantidad de alimento sincrónicamente.

7) Es posible que calandrias y pinzones encuentren menos competencia durante su alimentación de monarcas, pues la incidencia de otros consumidores de monarcas en la zona es mínima comparada con la de otros insectos.

8) La probabilidad de que una mariposa muera a causa de la depredación por aves depende en parte del tamaño o la densidad de la agrupación donde se encuentre; existiendo un mayor riesgo cuando la agrupación sea pequeña o poco densa. Es posible que las aves realicen una mejor selección del alimento si las agrupaciones son poco densas.

AGRADECIMIENTOS

A James Anderson, William Calvert, John Glendinning, Tonya Van Hook, Antonieta Arismendi y Mónica Ramírez por su ayuda y comentarios durante el trabajo de campo. A Carlos Cordero, Alberto Ken Oyama, Jorge Llorente, Juan Nuñez y Luis Eguarte por sus valiosos comentarios y asesoría en la elaboración del escrito.

A Edmundo Maldonado y Evodio de Jesús por su asistencia en el campo.

Gracias especiales a Alfonso Alonso, por sus buenas ideas y apoyo durante todo el trabajo y a Lincoln Brower por hacer posible la realización de este estudio. Agradezco muy especialmente a Jorge Soberón el interés por este trabajo y las ideas, apoyo y asesoría prestada al mismo.

Mi reconocimiento a Rodolfo Ogarrio, Carlos Gottfried, Fernando Ortiz Monasterio, Susana Rojas, Ma. Elena Camus, Ignacio Cantó y Roberto Solís por su labor e interés. Finalmente a todas aquellas personas que de alguna forma contribuyeron a la realización de éste trabajo.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

BIBLIOGRAFIA

- Alonso, M. A. 1987 Estudio de un sistema defensivo de la mariposa monarca (Danaus plexippus L.) en los sitios de hibernación en México. Tesis de Licenciatura, U.S.A.M. México.
- Anderson, J.B. y L. P. Brower (en revisión) Ecological factors critical to the cold-hardiness of overwintering monarch butterflies (Danaus plexippus) in Mexico. En Biology and Conservation of the Monarch Butterfly. S.E. Kalcolm, M.P. Zalucky and J.P. Donahue (editors). Natural History Museum of Los Angeles County. Contributions in science.
- Brower, L.P. 1969 Ecological chemistry. Scientific American 220(2): 22-29
- Brower, L.P. 1984 Chemical defense in butterflies pp. en R.I. Vane-Wright and P.R. Ackery (eds.), The Biology of Butterflies. Academic press, London 11: 109-134
- Brower, L.P. 1985 New perspectives on the migration biology of the monarch butterfly (Danaus plexippus L.) en M.A. Rankin (ed.) Migration: Mechanisms and adaptive significance - University of Texas Marine Science 27 (suplement): 748-785
- Brower, L.P. 1985 The yearly flight of the monarch butterfly. Pacific Discovery 38(1): 1-8
- Brower, L.P. 1986 The migrating monarch. Science year. World Book Inc. 12-27.

- Brower, L.P. AND C.M. Moffitt. 1974 Palatability dynamics of cardenolides in the monarch butterfly. Nature **249**: 280-283
- Brower, L.P. and S. Glazier. 1975 Localization of heart poisons in the monarch butterfly. Science **188**: 19-25
- Brower, L.P. and W.H. Calvert. 1985 Foraging dynamics of bird predators on overwintering monarch butterflies in Mexico. Evolution **39**(4): 352-368.
- Brower, L.P. and L.S. Fink. 1985 A natural toxic defense system: cardenolides in butterflies versus birds. Annals New York Academy of Sciences **443**: 171-186.
- Brower, L.P., B.E. Horner, M.A. Marty, C.M. Moffitt and B. Villa-R. 1985. Mice (Peromyscus maniculatus, P. spicilegus, and Microtus mexicanus) as predators of overwintering monarch butterflies (Danaus plexippus) in Mexico. Biotropica **17**(2): 89-99.
- Calvert, H.W. and L.P. Brower. 1986 The location of monarch butterfly (Danaus plexippus L.) overwintering colonies in Mexico in relation to topography and climate. J. Lep. Soc. **40**(3): 164-187.
- Calvert, V.H., L.E. Hedrick and L.P. Brower. 1979 Mortality of monarch butterfly (Danaus plexippus L.): Avian predation at five overwintering site in Mexico. Science **204**: 847-851.
- Calvert, V.H., W. Zuchowsky and L.P. Brower. 1983 The effect of the rain, snow and freezing temperatures on overwintering monarch butterflies in Mexico. Biotropica **15**: 42-47.

- Calvert, W.H., N.E. Hyatt y E.P. Mendoza. 1986 The effects of understory vegetation on the survival of overwintering monarch butterfly (Danaus Plexippus L.) in México. Acta Zool. Mex. 8: 1-17.
- CENVAL . 1976 Carta topográfica, México y Michoacán. Angangueo E14A26, escala 1:50,000
- Connell, J.H. 1980 Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. Oikos 35: 131-138
- Fink, L.S. and L.P. Brower: 1981 Birds can overcome the cardenolide defense of monarch butterflies in México. Nature 291: 67-70.
- Fink, L.S., L.P. Brower, R.E. Waide and P. R. Spitzer. 1983 Overwintering monarch butterflies as food for insectivorous birds in México. Biotropica 15(2):151-153.
- Glendinning, J.I., A. Alonso Mejía and L.P. Brower. (en prensa) Behavioral and ecological interactions of foraging mice (Peromyscus melanotis) with overwintering monarch butterflies (Danaus plexippus) in México. Oecologia
- Herman W. (en revisión) The endocrinology of the monarch butterfly. En Biology and Conservation of the monarch butterfly. S.B. Malcolm, M.F. Zalucky and J.P. Donahue (editors). Natural History Museum of Los Angeles County. Contributions in Science.

- Kelley, R.B., J.F. Seiber, A.D. Jones, H.J. Segall and L.P. Brower. (en prensa) Pirrolizidine Alkaloids in overwintering monarch butterflies (*Danaus plexippus*) from México. J. Chem. Ecol.
- Krebs, Ch. 1984 Ecología, estudio de la distribución y la abundancia. Harla 753 pp.
- Lane, J. 1981 El estado actual de los sitios de hibernación de la mariposa monarca en la alta California. Atala 2(1-2): 39-42.
- Lane, J. 1985 California's monarch butterfly trees. Pacific Discovery. Jan-March 1985: 21-25
- Masters, R.A., S.B. Malcolm and L.P. Brower. (en prensa) Thermoregulatory behavior and adaptations for overwintering in the monarch butterfly (*Danaus plexippus*) in México. Ecology
- Morse, D. 1980 Behavioral mechanisms in ecology. Harvard University press. Cambridge Massachusetts U.S.A.
- Nelson C.J. (en revisión) Sequestration and storage cardenolides by monarch butterflies. En biology and Conservation of the monarch butterfly. S.B. Malcolm, M.P. Zalucky and J.P. Donahue (editors). Natural History Museum of Los Angeles County. Contribution in Science.
- Nocedal, J. 1984 Estructura y utilización del follaje de las comunidades de pájaros en bosques templados del valle de México. Acta Zool. Mex. 6

- Reichstein, T., J. Von Euw, J. A. Parsons, and M. Rothschild. 1986 Heart poisons in the monarch butterfly. Science 161: 861-866.
- Ritland, D.B. and L.F. Brower. (in revision) A reassessment of the mimicry relationship among viceroys, monarchs and queens in Florida. In Biology and Conservation of the Monarch Butterfly. S.B. Malcolm, M.P. Zalucky and J.P. Donahue (editors). Natural History Museum of Los Angeles County. Contribution in Science.
- Scott, J.A. 1986 The butterflies of North America. Stanford University Press. 583 pp.
- Suzuki, Y. and M.P. Zalucky. 1986 The influence of the sex ratio on female dispersal in Danaus plexippus (L.) (Lepidoptera: Danaidae). J. Aust. Ent. Soc. 25: 31-35.
- Tuskes, P. M. and L.P. Brower. 1978 Overwintering ecology of the monarch butterfly Danaus plexippus in California. Ecol. Entomol. 3: 141- 153.
- Urquhart, F.A. 1960. The monarch butterfly. University of Toronto Press. Toronto Canada.
- Urquhart, F.A. 1976a Found at last: The monarchs winter home. Nat. Geog. 150(2): 160-173.
- Urquhart, F.A. 1977 Overwintering areas and migratory routes of the monarch butterfly (Danaus p. plexippus, Lepidoptera: Danaidae) in North America with special reference to the western population. Can. Ent 109: 1583-1589.

- Urquhart, F.A. 1987 The monarch butterfly: international traveler. Nelson Hall Inc., Chicago Illinois U.S.A.
- Urquhart, F.A. and N.R. Urquhart 1978 Autumnal migration routes of the eastern population of the monarch butterfly (Danaus plexippus L; Danaidae: Lepidoptera) in North America to the overwintering site in the Neo-volcanic plateau of Mexico. Can. Ent. 111:15-18.
- Van Hook, T. (in revision) Sexual selection in monarch butterflies (Danaus plexippus L.) overwintering in Mexico: Non random mating via male choice and alternate male mating strategies. In Biology and Conservation of the monarch butterfly. S.B. Malcolm, N.P. Zalucky and J.P. Donahue (editors). Natural History Museum of Los Angeles County. Contribution in Science.

LITERATURA CONSULTADA

- Robins C.S., E. Brown and H.S. Zim. 1966 Birds of North America. A guide to field identification. Golden Press. New York.
- SEDUE. 1985 La mariposa monarca (Danaus plexippus) y su zona de invernación. Reporte técnico, temporada 1984-1985.
- Zar, J.H. 1984 Biostatistical analysis. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall. 718 pp.

APENDICE

**LISTA DE OTRAS AVES INSECTIVORAS Y ONEIVORAS IDENTIFICADAS EN
LA ZONA DE HIBERNACION DE LA MARIPOSA MONARCA, SIERRA CHINCUA MICH.**

-- INSECTIVOROS ACECHADORES

<u>Myiarchus tuberculifer</u>	Tyrannidae
<u>Contopus pertinax</u>	Tyrannidae
<u>Nitrophaea phaeocercus</u>	Tyrannidae
<u>Empidonax fulvifrons</u>	Tyrannidae
<u>Myoborus miniatus</u>	Parulidae

-- INSECTIVOROS COLECTORES DE FOLLAJE

<u>Regulus satrapa</u>	Sylviidae
<u>Regulus calendula</u>	Sylviidae
<u>Parus sclateri</u>	Paridae
<u>Vermivora calata</u>	Parulidae
<u>Vermivora ruficapilla</u>	Parulidae
<u>Dendroica auduboni</u>	Parulidae
<u>Dendroica nigriscans</u>	Parulidae
<u>Dendroica townsendi</u>	Parulidae
<u>Dendroica occidentalis</u>	Parulidae
<u>Eraticus ruber</u>	Parulidae
<u>Campephilus magalopterus</u>	Trogloditidae
<u>Troglodytes aedon</u>	Trogloditidae

-- INSECTIVOROS COLECTORES DE CORTEZA

<u>Picus auricularis</u>	Picidae
<u>Dendrocopus stricklandi</u>	Picidae
<u>Lepidocolaptes leucogaster</u>	Dendrocolaptidae
<u>Certhia familiaris</u>	Certhiidae

-- INSECTIVOROS AL VUELO

<u>Nyctridon albicollis</u>	Caprimulgidae
<u>Tachyaneta albilinea</u>	Alaudidae
<u>Myrundo rustica</u>	Alaudidae

-- OMNIVOROS

<u>Dendrotix macroura</u>	Phasianidae
<u>Passer domesticus</u>	Floceidae
<u>Icterus parisorum</u>	Icteridae
<u>Myadestes obscurus</u>	Turdidae
<u>Catharus occidentalis</u>	Turdidae
<u>Sialia mexicana</u>	Turdidae
<u>Toxostoma curvirostre</u>	Mimidae
<u>Cyanocitta stelleri</u>	Corvidae

clave según Bocedal (1981).
 identificación SEDUE Mich., Calvert W.H., obs. pers.