

178

197



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIO DE LA DEPREDACIÓN DE LA MARIPOSA MONARCA (*Danaus plexippus*) POR AVES, EN RELACIÓN A LA ESTRUCTURA DEL BOSQUE DE OYAMEL EN UN SITIO DE HIBERNACIÓN EN EL ESTADO DE MICHOACÁN, MÉXICO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

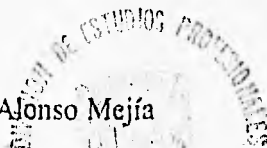
B I Ó L O G O

P R E S E N T A

ENEIDA BEATRIZ MONTESINOS PATIÑO

Director de Tesis: Dr. Alfonso Alfonso Mejía

TESIS CON FALLA DE ORIGEN



FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR



TESIS CON FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

11.23

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

Estudio de la depredación de la mariposa monarca (Danaus plexippus) por aves, en relación a la estructura del bosque de oyamel en un sitio de hibernación en el estado de Michoacán, México.

realizado por Eneida Beatriz Montesinos Patiño

con número de cuenta 8704001-6, pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario Dr. Alfonso Alonso Mejía

Propietario Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa

Propietario Dr. Alejandro Morón Ríos

Suplente Dr. Zenón Cano Santana

Suplente M. en C. Sergio Ibáñez Bernal

FACULTAD DE CIENCIAS

Consejo Departamental de Biología

COORDINACIÓN
DE BIOLÓGICA

Para mi mamá , por estar conmigo en cualquier momento, por escucharme e impulsarme para seguir siempre adelante.

A mi Papá mi primer maestro de biología y amigo.

A mis hermanos Andrés Ibel y Lalo quienes aveces complican pero siempre divierten las cosas.

A mi Mamá Cuquita y a mi papá Tano donde quiera que esten.

A mis Tías Rosy y Felicitas por creer en mi.

Con mucho amor para Eduardo quien me enseñó a soñar y a lograr esos sueños

Al maestro Héctor Pérez , hay algún maestro a quien siempre recuerdas y aún más si lo que más te gusta de la biología se lo debes a ellos.

Para Pepin, mi futuro biólogo

A la Sierra Chincua por mostrarme las cosas más importantes de la vida.

A ti, tu sabes que siempre estarás conmigo.

Agradecimientos

Le agradezco a mi comité Tutorial Dr. Alfonso Alonso Mejía, Dr. Ken Oyama, Dr. Alejandro Morón, Dr. Zenón Cano y M. en C. Sergio Ibañez Bernal por tomarse la molestia de leer mi tesis e interesarse por ella, gracias por sus comentarios y sugerencias.

A Alfonso Alonso, por aparecer repentinamente en mi vida y cambiarme de taxónoma a ecóloga, por haber compartido su conocimiento de las monarcas conmigo y por transmitir ese amor irradiante por los bosques de oyamel y las monarcas. Así como por los ratos buenos y malos que pasamos juntos.

Agradezco muy especialmente a Eduardo Rendón quien si no formó parte del comité, quiero mencionar que formó esta tesis con sus regaños, comentarios, sugerencias, análisis estadístico etc. y sobre todo por su enseñanzas tanto en el campo como en el laboratorio. Gracias por tu ayuda para la toma diaria de las monarcas, en el análisis de las muestras depredadas y de las condiciones microclimáticas, por tu rica comida, por cuidarme en las montañas no tan solitarias de Sierra Chincua y por soportarme en los días de neurósis y sobre todo por compartir tu conocimiento, tu tiempo, tu amor a los bosques de oyamel y tu amor conmigo.

A mi codirector Ken Oyama quiero agradecerle muy especialmente por haberme adoptado en su laboratorio durante la elaboración de esta tesis, por sus incontables comentarios y ayuda en el análisis estadístico, por molestarse en corregir cada detalle y por todas sus sugerencias. Por el apoyo constante académico y de amistad. Gracias Doc.

A Alejandro Morón por sus comentarios y sugerencias, por tomarse el tiempo de discutir muchos aspectos de la tesis. Por escucharme no solo de la tesis sino de cuestiones personales, gracias por esas tardes tan amenas. Gracias por tus consejos.

A Glen Furnier por su amistad y consejos en esta nueva etapa de mi vida.. Al Dr. Isidro Montesinos por sus comentarios a la tesis.

Al Dr. Manuel Maass por su apoyo y ayuda logística y por permitirme usar las estaciones microclimáticas

Seis meses en las altas montañas de Michoacán me llevaron a conocer a mucha gente que de alguna manera estuvo involucrada en esta tesis. A todos ellos les agradezco por haber compartido parte de su tiempo conmigo: a Eligio García Serrano y Mario Domínguez quienes me ayudaron a coleccionar las monarcas muchas veces entre las cuales los días 24 de Diciembre y primero de enero, muchas gracias chavos. A Don Alejandro Mondragón, Abel Cruz, Rubén Tellez y Don Plácido por acompañarme al campo y por salvarnos la vida más de cuatro veces con sus ricos guisos. A la señora

Cecy del Río por alojarnos en el Palomar de Zitácuaro, convertido en laboratorio cuando analizábamos las mariposas y respirábamos un poco de la montaña..A los muchachos de la Profepa del estado de Michoacán José Luis Arroyo, Eraclio, Chepe, Lupe, Rafa, Hugo, Gustavo por brindarnos facilidades para entrar a Chincua, por su compañía en los recorridos y por su amistad. A los señores Nacho y Lupita Alonso, por sus apoyo constante. Le agradezco al INE la facilitación de los permisos para entrar a la Reserva para coleccionar las mariposas depredadas, especialmente a Lucy Neyra quien siempre estuvo en contacto con nosotros para cualquier eventualidad. Al Laboratorio del zoología del Dr. L. P. Brower en la Universidad de Florida y a todos sus integrantes quienes me permitieron ocupar un espacio para parte del análisis de los datos. A los chavos del Laboratorio de genética y Evolución molecular del Centro de Ecología: Paty, Sofy, Adriana, Alejandra, Rodolfo, Rosalinda, Carlos, Adrián, Toño, Pablo, Victor, Sergio, Álvaro, León, Liz, Luis, Rosaura, Angeles, Caro, Jenny, Marco y a la Dr. Alicia, quienes me dieron parte de sus tiempo en las computadoras y quienes tan solo se limitaron a llamarme "apañadora". Especialmente a Rodolfo por ayudarme en mis dudas con la computadora. A Carlos Lara por aclararme muchas dudas en estadística y por enseñarme a usar los paquetes estadísticos. A la Dra. Elena Álvarez Buylla por sus sugerencias, a Paty delgado por acompañarme en noches de vela y a Angeles Cortés por su ayuda en la revisión de la literatura. También le agradezco a Andrés Montesinos, Loyda y Gonzalo Sotuyo por su ayuda en la creación de las figuras. A mis amigos Carlos, Salomón, Don Chucho, Jesús, Gume, Rubén, Ray y Elvira por sus consejos y apoyo en todos estos años.

Y finalmente quiero agradecer a la Palomita, una suburban 1980, la cual nos hizo algunos días fáciles en las subidas de la montaña.

RESUMEN

La mariposa monarca (*Danaus plexippus*) migra a finales del verano desde el norte de Estados Unidos y Canadá, para hibernar en los bosques de oyamel (*Abies religiosa*) de los estados de México y Michoacán. A pesar de que se conoce muy bien este fenómeno de migración, no se ha documentado el efecto de la perturbación de los bosques donde la mariposa hiberna, sobre la dinámica del comportamiento de la mariposa. Algunos de los sitios de hibernación fueron protegidos por el decreto de la Reserva Especial de la Biósfera Mariposa Monarca (REBMM). Sin embargo, fueron aprovechados forestalmente antes del decreto de la REBMM. Por lo que las mariposas hibernan en bosques cuya estructura del dosel es muy heterogénea.

Como un intento de demostrar que las aperturas producto de la tala irracional, en los bosques de oyamel pueden tener efectos importantes para el fenómeno de hibernación de la mariposa, en este estudio, se puso a prueba que la mortalidad por depredación por tres especies de aves (Calandrias *Icterus galbulla abeilli* e *Icterus parisorum*, y un pinzón, *Pheucticus melanocephus*) a la mariposa monarca puede incrementarse en sitios abiertos de dosel.

En en la colonia de hibernación Llano del Toro, de la Sierra Chincua, Michoacán, se estimó la mortalidad de la mariposa monarca en sitios que fueron aclareados por la tala anterior al decreto de la Reserva y aquellos con mejor cobertura arbórea para la temporada 1993-1994. Se pusieron 25 redes en sitios abiertos y 25 en sitios cerrados, estimándose con éstas, la cantidad de mariposas depredadas diariamente por aves.

Se encontró que las mariposas que se agruparon en sitios abiertos tuvieron una mortalidad mayor que las perchadas en sitios cerrados. Así como también, se observó que la depredación se incrementó a lo largo de la temporada de hibernación exclusivamente en los sitios abiertos.

Se monitoreó la temperatura en la colonia, pero no se encontró ninguna relación con el incremento de la depredación y las temperaturas registradas.

Las aves generalmente consumen mariposas menos tóxicas. Dadas las condiciones de los sitios abiertos, las mariposas pierden más compuestos tóxicos en estos sitios. Por lo que las aves prefieren los sitios abiertos para alimentarse de las monarcas. Las calandrias atacaron más mariposas en ambos sitios que los pinzones. Ambas especies de aves consumieron un mayor número de mariposas macho que hembras, y estos tuvieron más daño físico que las hembras consumidas.

La depredación es tan solo una de las causas de mortalidad de la mariposa monarca en los sitios de hibernación, las cuales pueden incrementarse en los sitios perturbados del bosque. Por esto, se propone que las áreas núcleo, donde se establecen las colonias, no sean aprovechadas forestalmente. Este estudio sugiere la importancia de considerar dentro de los planes de manejo y conservación de la REBMM, propuestas que incrementen la densidad arbórea del bosque con el fin de crear mejores condiciones para disminuir la mortalidad de la mariposa monarca en sus sitios de hibernación en México.

CONTENIDO

| | |
|--|-----|
| Agradecimientos | I |
| Resumen | III |
| Capítulo I. Introducción General | |
| 1.1 Biología general de la mariposa monarca | 1 |
| 1.2 Migración de la mariposa monarca | 7 |
| 1.3 Hibernación en México. | 14 |
| 1.4 Remigración | 22 |
| 1.5 El área de estudio | 25 |
| 1.6 Objetivos Generales | 26 |
| | |
| Capítulo II. Mortalidad de la mariposa monarca respecto a la heterogeneidad de la cobertura de dosel del bosque de oyamel (sitios abiertos y sitios cerrados) <i>Abies religiosa</i> (H.B.K.) Schl. & Cham. | |
| 2.1 Introducción | 27 |
| 2.2 Objetivos | 29 |
| 2.3 Método | 29 |
| 2.4 Resultados | 36 |
| 2.5 Discusión | 38 |

Capítulo III. Depredación por Calandrias (*Icterus galbula abeillei* Lesson, *Icterus parisorum* Bonaparte) y pinzones (*Pheucticus melanocephalus* Swainson) a la mariposa monarca.

| | |
|-------------------------------|-----------|
| 3.1 Introducción | 42 |
| 3.2 Objetivos | 46 |
| 3.3 Método | 47 |
| 3.4 Análisis de los datos | 47 |
| 3.5 Resultados | 48 |
| 3.6 Discusión | 51 |
| Conclusiones Generales | 54 |
| Literatura Citada | 57 |

CAPÍTULO I.

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 Biología general de la mariposa monarca

1.1.1 Taxonomía y morfología de la mariposa monarca.- La monarca es un lepidóptero perteneciente al suborden Rhopalocera nombre propuesto por Dumeri (1823 en Scoble 1992) para referirse a aquellas mariposas cuyas antenas terminan en forma de clava o maza. Dentro de este grupo se incluye a la Superfamilia Papilionoidea (Kristensen 1984) en la cual está integrada la familia Nymphalidae a la que pertenece la monarca. Esta familia comprende unas 6,000 especies (Ackery 1984). Los adultos de esta familia tienen el primer par de apéndices reducidos, los machos carecen del tarso y pretarso, mientras que en las hembras, los tarsos consisten únicamente de cuatro segmentos cortos (Chapman 1982). La larva se caracteriza por poseer un par de filamentos carnosos en el mesotórax. La pupa se fija a un substrato a través del cremáster que se encuentra en la parte distal del abdomen (Toliver en Stehr 1987).

La mariposa monarca pertenece a la subfamilia Danainae la cual comprende 157 especies, principalmente tropicales (Scott 1986). La característica de esta subfamilia es que los machos presentan un par de órganos tubulares llamados plumeros, en la parte terminal del abdomen. Estos están formados por escamas modificadas a manera de pelos los cuales pueden evertirse por la presión de la hemolinfa y retraerse por la acción de los músculos abdominales. Su función es dispersar las feromonas que son producidas por las células tricógenas glandulares que se encuentran en la base de cada pelo. Aparentemente las feromonas sirven para atraer a las hembras (Boppré 1993, Schneider 1993).

Los plumeros son evertidos e introducidos en los órganos androconiales, localizados en las alas posteriores (puntos negros), adyacentes a la vena cubital 1.

El contacto entre los plumeros y los órganos androconiales es indispensable para la biosíntesis de feromonas en estas mariposas (Boppré 1993, Schneider 1993).

A esta subfamilia pertenece el género *Danaus* que contiene 11 especies distribuidas en tres subgéneros, de los cuales, el subgénero *Danaus* comprende a la especie *plexippus* (Kitching *et al.* 1993).

Los huevos de esta especie son de color blanquecino-grisáceo, de forma ovalada, poseen múltiples estrías. La larva tiene dos tubérculos largos y carnosos en el mesotórax y dos más cortos que se originan en el octavo segmento abdominal. Cada segmento de su cuerpo esta adornado por un grupo de anillos blanco, negro y amarillos brillantes que denotan su coloración aposemática. La crisálida es oval y gruesa, de color verde-azulosa a través de la cual se puede observar la forma temprana de desarrollo del adulto; cerca de la parte anterior de la crisálida se presentan puntos grandes de color negro y una hilera de puntos intercalados -negros y dorados- localizados bajo el tercer segmento del abdomen. En la región correspondiente al tórax de la crisálida también presenta puntos dorados (Scott 1986).

En los plumeros de los machos de *Danaus plexippus*, no han sido encontradas feromonas de dihidropirrilozina (Bellas *et al.* 1974, Boppré 1993) ya que al parecer el contacto androconial no ocurre, debido a la reducción en el tamaño de los pelos y quizá a que las células glandulares no son funcionales (Boppré 1993). Kelley *et al.* (1987) por su parte, encontraron alcaloides pirrolizados del tipo diéster y monoéster y sugiere que estos pueden actuar como feromonas. Sin embargo, Boppré (1993) menciona que a pesar de que la mariposa monarca puede almacenar los alcaloides pirrolizados, parece ser que no son capaces de secretar, vía plumeros, derivados de estos compuestos.

Una posible explicación de la falta de funcionalidad y reducción de los pelos y por tanto, de la producción de feromonas, es la alta probabilidad que tienen las monarcas de encontrar pareja en los sitios de hibernación ya que los individuos de ambos sexos se encuentran congregados en un área restringida. En las poblaciones no hibernantes (no migratorias) la atracción entre los sexos se produce únicamente sobre sus plantas hospederas (plantas del género *Asclepias*) por lo que las posibilidades de encuentro también son elevadas. Un fenómeno

relacionado con esta pérdida de producción de feromonas ha sido el desarrollo de una conducta aparentemente agresiva del macho hacia las hembras, ya que estos capturan y someten a las hembras hasta que ellas acceden a la cópula (Van-Hook 1993).

Las hembras difieren morfológicamente de los machos porque carecen de los órganos androconiales y de los plumeros, y también presentan mayor cantidad de escamas en las venas de las alas lo que las hace verse más gruesas.

1.1.2 Origen y distribución de la monarca.- Existen varias hipótesis para explicar el origen y los patrones de distribución actual de las mariposas monarca. Una forma de determinar el origen de la monarca es estimando el tiempo de divergencia de sus antecesores más cercanos utilizando caracteres morfológicos y/o marcadores moleculares. El primer estudio utilizando aloenzimas sugiere un tiempo de origen para *Danaus plexippus* de aproximadamente 1.75 millones de años (Kitching 1986).

Kitching *et al.* (1993) menciona que el antecesor del subgénero *Danaus* provenía probablemente del viejo mundo, el subgénero se desarrolló en América del Sur durante el Plioceno. Colonizó Centroamérica y posteriormente alcanzaron Norteamérica al encontrar una gran diversidad de especies de asclepias (Woodson 1954). Dado el origen del subgénero se cree que las relaciones sistemáticas del género *Danaus* están más a favor de un origen en el Nuevo Mundo donde se desarrolló la especie *plexippus*. Se apoya esta teoría ya que, hasta antes de 1840 no había registros de esta especie fuera del Continente Americano y del Caribe. Se registra posteriormente a esta fecha en algunas otras regiones del continente. Por ejemplo, en 1859 se registra por primera vez la presencia de la mariposa monarca en las Islas Bermudas (Hilburn 1989).

La distribución cosmopolita de la mariposa monarca ha generado diversas ideas sobre su posible expansión. Aparentemente cruzó el Océano Pacífico en barco llegando hasta Nueva Zelanda (Walker 1914 en Vane-Wright 1993). En 1860, se hace mención de ellas en las Islas Carolinas y las Marquesas. Fue encontrada alrededor de 1870 en Australia (Marks 1963, New 1991) llegando a esta isla posiblemente de una manera similar que en el caso de Nueva Zelanda.

En el Museo Británico de Historia Natural se tienen ejemplares que datan de 1880 provenientes de Nueva Guinea. Por estas mismas fechas se establecen en Tasmania, las Islas Canarias, Nueva Caledonia, las Islas Molucas y las Solomon (Scott 1986). En los siguientes 15 años se registran en Hong-Kong, Taiwan, Java, Borneo y las Filipinas (Ackery y Vane-Wright 1984).

Ocasionalmente se han registrado en la Gran Bretaña y Oeste de Europa atravesando el Atlántico posiblemente en barco (New 1991).

En América se distribuyen desde el norte de Saskatchewan en Canadá (cerca de los Grandes Lagos) hasta el sur de Perú.

Vane-Wright (1993) sugiere que la expansión de la distribución de la mariposa monarca en América se originó en respuesta al fenómeno de deforestación; el cual se inició en Norteamérica a finales del siglo XVIII, a causa de la colonización europea. Esto probablemente favoreció la explosión de las poblaciones de *Asclepias*, las plantas indispensables para el desarrollo de las larvas de las monarcas.

1.1.3 Ciclo de vida de las monarcas.- Las monarcas detectan las plantas pertenecientes del género *Asclepias* (Wells y Wells 1992) ovipositando en el envés de sus hojas, tallos e inflorescencias aproximadamente 400 huevos, colocados en forma aislada. conforme el embrión se desarrolla los huevos se tornan más oscuros. Experimentalmente se ha demostrado que la eclosión de la larva ocurre en 3 días a temperaturas de 30°C y hasta 12 días a temperaturas de 8°C (Urquhart 1960). Las *Asclepias* son de vital importancia en la vida de las mariposas, ya que de sus hojas, tallos y frutos se alimentará la larva obteniendo las sustancias tóxicas que sirven como defensa contra los depredadores. Estas sustancias pueden pasar a los diferentes estados de desarrollo de la monarca y actuar como sustancias de protección.

El crecimiento de la larva depende del recurso alimenticio y de la temperatura. Pasa por cinco estadios en un período de 13 a 21 días a temperaturas de 35°C (Urquhart 1960), aunque el desarrollo larval puede completarse hasta en 38 días a temperaturas tan bajas como 7°C (Zalucki 1982). Zalucki (1982) menciona que la mortalidad de las larvas puede incrementarse a los 31°C.

Llegado el momento de la pupación, la larva elige un sitio adecuado donde colgarse. Para adherirse al sustrato forma un pequeño cojinete de seda al cual se fija por medio de los cláspers anales, quedando colgada con la cabeza hacia abajo (Urquhart 1970).

El adulto se desarrolla cambiando el color verde-azuloso a una tela translúcida por la que es posible observar los colores típicos de la monarca. La temperatura y la humedad pueden ser factores determinantes en el tiempo de eclosión del adulto que generalmente ocurre a los siete días (Urquhart 1970).

El adulto empuja hasta romper la cápsula pupal, en este momento es una mariposa con las alas pequeñas muy pegadas a su cuerpo. Caminan hasta la parte superior de la cápsula y su abdomen se contrae para enviar grandes cantidades de hemolinfa hasta las alas, las cuales empiezan a tomar su tamaño normal.

La maduración sexual ocurrirá en tres días, un adulto puede sobrevivir alrededor de cuatro semanas, en las cuales se alimentará del néctar de las flores y buscará su pareja para reproducirse (tienen apareamientos múltiples) e iniciar así una nueva generación (Fig. 1.1) (Urquhart 1970).

Como los estados de desarrollo son dependientes de la temperatura, las generaciones pueden variar de un año a otro (Brower 1977). Además, el tiempo de vida del adulto también puede variar debido a los mismos factores, por ello es posible el solapamiento de las generaciones.

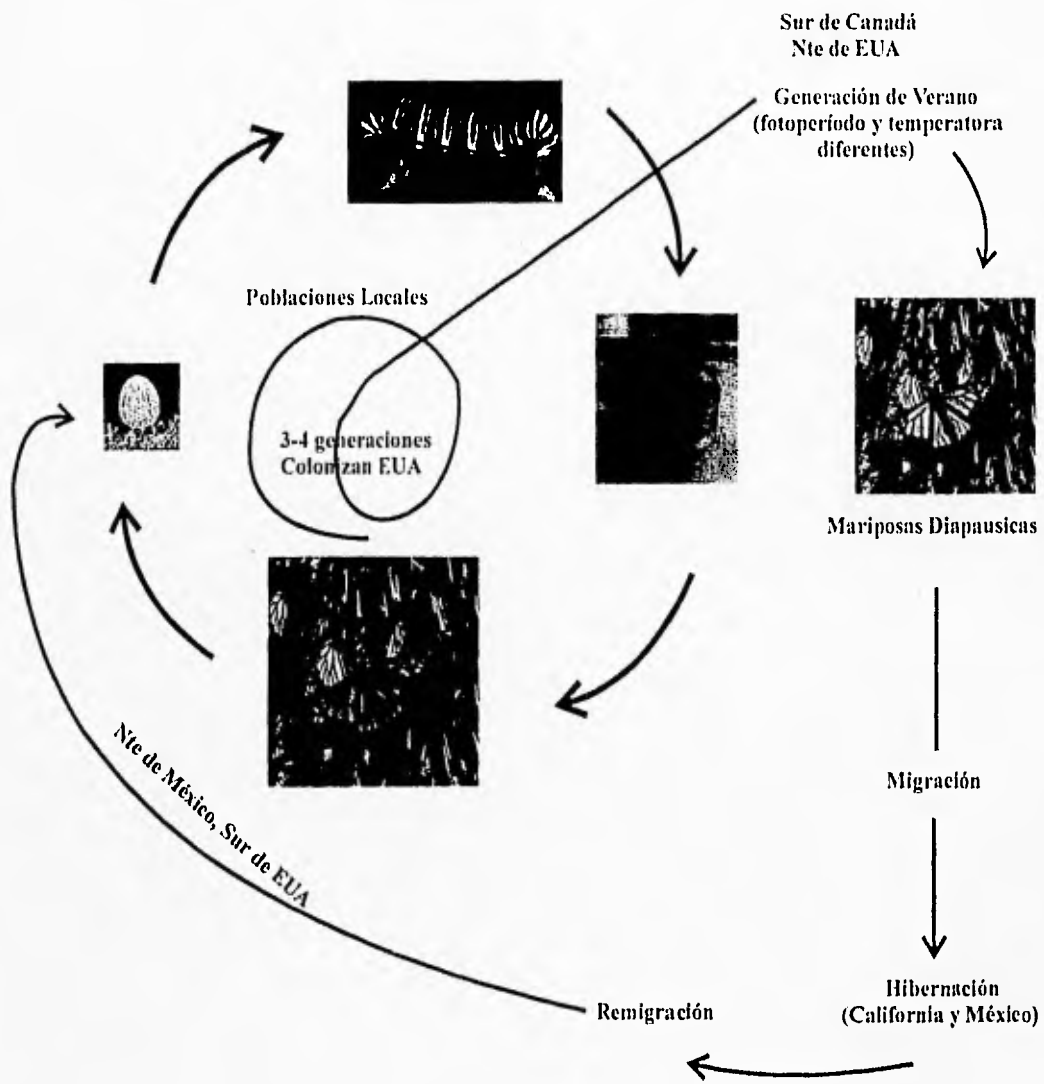


Figura 1.1 Ciclo de vida de la mariposa monarca *Danaus plexippus*.

1.2 Migración de la mariposa monarca

1.2.1 Generalidades de la migración.- El fenómeno de migración se refiere a la desocupación temporal del hábitat de la especie cuando las condiciones climáticas o recursos no son adecuados para la sobrevivencia. Las especies viajan a otro hábitat de similares o muy diferentes características (pero no afectan la sobrevivencia de los individuos) para fines de reproducción, o bien para hibernar conservando bajo su metabolismo y por lo tanto con casi nula actividad, aguardando hasta el momento en que las condiciones de su hábitat original cambien y puedan remigrar a él. Este fenómeno se presenta generalmente en época invernal y la hibernación ocurre en lugares más sureños.

La mariposa monarca es uno de los ejemplos de migración más fascinantes debido a la gran distancia que recorren para hibernar. Este evento además es muy espectacular debido a la conducta de agrupación de millones de monarcas. Por ejemplo, aproximadamente 10 millones de mariposas por hectárea en los sitios de hibernación en México (Brower y Calvert 1985).

Generalmente los adultos de monarcas que eclosionan entre agosto y septiembre y que se distribuyen cerca de los Grandes Lagos al sur de Canadá y al Norte de Estados Unidos son los que presentan la conducta de migración e hibernación. Es posible que aquellos adultos que emergieron antes de agosto y sobrevivieron hasta estas fechas también migren debido a que están sometidos a las mismas condiciones que las recién eclosionadas (E. Rendón com. pers.).

En estos meses, las mariposas empiezan a diferenciarse fisiológicamente de aquellas mariposas no expuestas a las condiciones medioambientales que prevalecen en el verano. Son capaces de vivir hasta ocho meses, acumulando durante los primeros meses de vida grandes cantidades de lípidos, además de que no hay desarrollo de los órganos reproductivos.

1.2.2 Factores que determinan la migración.- Como se mencionó, estas mariposas presentan diferencias tanto conductuales como fisiológicas; una de ellas es la referente a la diapausa reproductiva que es de vital importancia para las

monarcas. Se mencionará a continuación qué factores previenen el evento reproductivo, así como otros factores involucrados con el fenómeno de migración.

Diapausa reproductiva

La diapausa reproductiva en las mariposas migrantes se refiere al hecho de que éstas son incapaces de reproducirse debido a la inmadurez sexual de sus órganos.

Cuando se aproxima el verano las temperaturas en Norteamérica son menores a los 20°C y la duración del día es de menos de 12 hrs. Estos factores pueden ocasionar disminución en la secreción de hormona juvenil en la pupa de las monarcas (Barker y Herman 1976). Esta hormona es un lípido producido por los *corpora allata* y tiene la función en el estado adulto de los insectos, de acelerar el crecimiento y maduración de los ovarios y glándulas reproductivas en las hembras y el crecimiento de las glándulas accesorias tubulares y ductos eyaculatorios en los machos (Barker y Herman 1973, Pan y Wyatt 1971, 1976; Herman 1993). Por consiguiente los adultos emergen en un estado de diapausa reproductiva (Herman 1973, Barker y Herman 1976, Lesman y Herman 1981).

Quizá la importancia de la diapausa radique en prevenir del evento reproductivo cuando la planta hospedera no esta disponible durante el invierno, de lo contrario las larvas morirían por falta de recurso alimenticio. La energía destinada a este suceso (por ejemplo nutrientes destinados a los huevos) es ahora utilizada como reserva energética que servirá para la migración y la hibernación.

La maduración de los órganos reproductivos se produce en las colonias de hibernación a finales de febrero y principios de marzo cuando el fotoperíodo cambia y las temperaturas son lo suficientemente altas como para desencadenar la maduración sexual.

Temperatura

Las bajas temperaturas ocasionadas por las masas de aire polar provenientes del norte, pueden ser otro factor que determina la migración, evitando de esta forma los inviernos extremos de Canadá y los Estados Unidos.

Asclepias.

Las asclepias son las plantas hospederas indispensables para la sobrevivencia y desarrollo de las larvas. Estas plantas son muy diversas y se encuentran ampliamente distribuidas en Norteamérica. El género *Asclepias* comprende unas 108 especies (Woodson 1954) cuya radiación adaptativa ocurrió durante el Cenozoico.

Sus tejidos contienen toxinas del tipo de los glucósidos cardiacos que actúan como defensa química contra depredadores potenciales.

Las asclepias presentan una fenología muy marcada, al llegar el invierno conservan tan solo las raíces por lo que no hay recurso disponible para las larvas de monarcas, esto puede ser un factor más que ocasione la migración hacia el sur.

Brower (1985) sugiere que la fenología, distribución y abundancia de las asclepias como recurso para las larvas, determinan aspectos de la historia de vida de la monarca tales como la migración o la ocupación local, distribución de las poblaciones y densidad poblacional.

1.2.3 Rutas de migración.- Se distinguen básicamente dos rutas de migración definidas por la distribución de las poblaciones (Fig. 1.2). La población de monarcas cuyos adultos emergieron durante el verano en el lado oeste de los Montañas Rocallosas es pequeña e hiberna en las costas del estado de California, entre San Francisco y San Diego y posiblemente más al sur (Urquhart 1960, Urquhart y Urquhart 1977, Tuskes y Brower 1978, Brower 1985) (Fig. 1.2a)

Las mariposas que ocupan el lado oeste de la Montañas Rocallosas comprenden la segunda población cuya densidad es mayor y migran hasta las altas montañas del Eje Neovolcánico mexicano (Urquhart 1976, Urquhart y Urquhart 1976, 1977 y 1978) (Fig. 1.2b).

Llegado el momento de la migración esta población se mueve en dirección sur-oeste a través de las Montañas Rocallosas, cruzan el estado de Texas y entran a México por el este de Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas (De la Maza 1978).

A la altura de Cd. Victoria encuentran la Sierra Madre Oriental y cambian su curso en dirección sur-este, llegan hasta la Altiplanicie Mexicana la que atraviesan tomando nuevamente una dirección sur-oeste; para finalmente llegar a

la porción central del Eje Neovolcánico en los estados de México y Michoacán donde formarán las colonias de hibernación.

De la Maza y Calvert (1993) mencionan la presencia de agrupaciones de monarcas en los estados de Guerrero y Jalisco inclusive se ha propuesto que las monarcas pueden formar colonias en las montañas de Oaxaca; ya que se les ha visto pasar por la Sierra de Juárez (De la Maza *et al.* 1977). Aunque no ha sido confirmada la presencia de colonias en estos estados se sugieren que éstas monarcas provienen de la población del este de EUA.

Parte de esta última población, posiblemente las que viven entre los Grandes Lagos y la costa del Atlántico se cree que definen una tercera ruta migratoria, volando en dirección norte-sur pasando por la Florida (Fig. 1.2c) . Brower (1985) sugiere que la hibernación de estas mariposas a lo largo de la costa Atlántica puede ocurrir.

De la Maza (1995) propone además, que estas mariposas atraviesan el Golfo de México y se dirigen a Cuba, donde las temperaturas rompen la diapausa reproductiva formando parte de las poblaciones locales. Otras pueden alcanzar primero las costas de Veracruz o bien llegar a Yucatán, ya que en la Reserva de la Biósfera de Sianka'an se les ha visto volando, de hecho han sido vistas en gran número en Guatemala (De la Maza y Calvert 1993). En realidad aún es un misterio el destino final de estas mariposas.

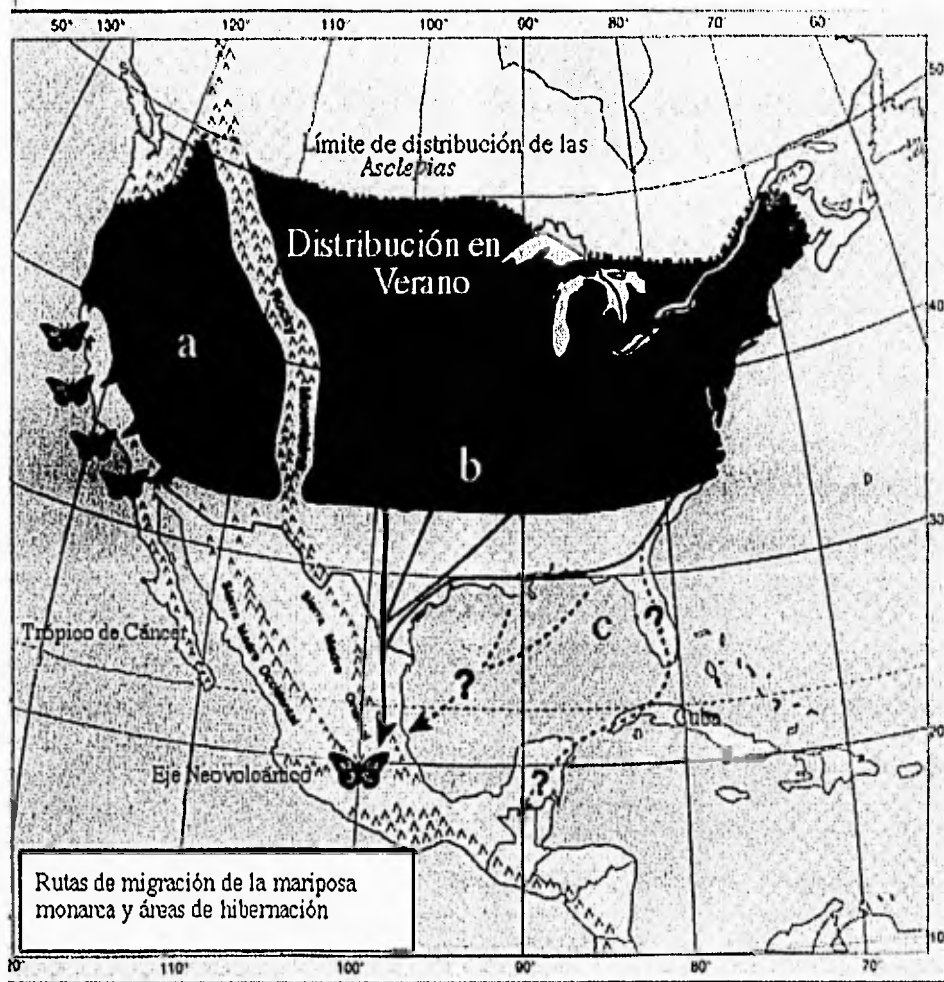


Figura 1.2 Rutas de migración de la mariposa monarca. La población que emerge al oeste de las montañas Rocallosas migra a la costa de California dónde formaran los sitios de hibernación (a). Mientras que la población de monarcas que emerge al Sur de Canadá y este de los Estados Unidos con respecto a las Rocallosas, migran a los Estados de México y Michoacán constituyéndos los sitios de hibernación más importantes debido a la gran densidad de mariposas que se agrupan en estos lugares (b). La tercera ruta de migración se muestra en la figura, pero se desconocen cuales son los sitios exactos de hibernación (c). (Modificado de Brower 1995).

1.2.4 Reservas energéticas. - Las reservas energéticas de la mariposa monarca son cruciales para los sucesos de migración e hibernación. Están formadas por lípidos que son sintetizados durante el estado larval, mismos que son almacenados y conservados por los adultos. En primera instancia, le servirán en el inicio de su viaje migratorio, durante el viaje, las mariposas se alimentarán del néctar de las plantas en flor que encuentran en las costas del Golfo y el Eje Neovolcánico. Los carbohidratos provenientes del néctar son convertidos a lípidos (Cenedella 1971, Brown y Chippendale 1974, Turuner y Chippendale 1981, Brower 1985 y James 1986) y formarán parte de las reservas energéticas utilizadas en la hibernación.

Brown y Chippendale (1974) y James (1986) mencionan que la alimentación y biosíntesis de lípidos durante la migración puede ser afectadas por las condiciones medioambientales. Las temperaturas bajas inactivan a las mariposas por lo que es más difícil calentar sus músculos torácicos para poder acudir a las fuentes de néctar. Las temperaturas mayores a los 30°C detienen la síntesis de lípidos, además de incrementar la actividad de las mariposas lo que las lleva a gastar sus reservas energéticas. Por otra parte, las altas temperaturas pueden ocasionar rompimiento de la diapausa reproductiva.

Los lípidos son transportados como lipoproteínas por la hemolinfa (Turuner y Chippendale 1981) y llevados a sitios específicos de almacenaje tales como el cuerpo graso en el abdomen; estas macromoléculas constituyen cerca del 45% del peso seco de las mariposas y son principalmente del tipo de las lipoproteínas neutrales (sin fósforo).

Cuando las mariposas llegan a los sitios de hibernación han incrementado su contenido de lípidos hasta en un 500% en comparación con el peso al eclosionar (Brower 1985).

1.2.5 Viaje migratorio. - El viaje migratorio de las monarcas comienza en el Sur de Canadá y norte de los Estados Unidos recorriendo en promedio 73 Km en un día; aprovechan las corrientes de aire alcanzando una velocidad de vuelo de 40 km por hora y recorren hasta 350 km en un día (Alonso y Arellano 1989).

Las mariposas vuelan durante el día y cerca de las 18:00 hrs seleccionan los sitios temporales de reposo. Alonso (1987) menciona que dicha selección

depende de los árboles apropiados para agruparse, de las fuentes de néctar y de la topografía del lugar. Pernoctan en conjuntos de hasta 600 ejemplares (De la Maza 1995) pero jamás llegan a ser como las densas agrupaciones de los sitios de hibernación.

1.2.6 Orientación a los sitios de hibernación.- Existen dos hipótesis que tratan de explicar como encuentran la ruta adecuada para llegar a los sitios de hibernación cada año. Una de ellas es la referente al compás del sol; es decir el uso de la polarización de la luz solar en el cielo ajustando a este el ángulo de vuelo. Sin embargo, los datos de Kanz (1977) sugieren que las monarcas no usan este sistema de orientación.

La segunda hipótesis se refiere al uso del compás magnético de la tierra para orientarse a los sitios de hibernación (Jones y MacFadden 1982). Schmidt-Koenig (1993) menciona que las monarcas pueden determinar su migración directamente, usando un campo geomagnético. En apoyo a estas hipótesis Jones y MacFadden (1982) reportan la presencia de magnetita en la cabeza y tórax de los adultos de monarca. Por su parte, Ortíz-Monasterio *et al.* (1984) mencionan las grandes anomalías magnéticas que existen cerca de los sitios de hibernación y especulan que tales anomalías pueden ser una señal indicativa de los sitios.

Debido a que hay de tres a cuatro generaciones posteriores a las mariposas remigrantes provenientes de México, la conducta de migración e hibernación no puede ser producto del aprendizaje. Es muy probable que las mariposas estén programadas genéticamente para tales eventos y quizá responden a factores físicos como las anomalías magnéticas y a factores macro y microclimáticos de las localidades específicas de las rutas de migración y de los sitios de hibernación (Brower 1985).

1.3 Hibernación en México.

1.3.1 Decreto de la Reserva Especial de la Biósfera Mariposa Monarca (REBMM).- El fenómeno de agregación e hibernación de la mariposa monarca era desconocido para los investigadores dedicados al estudio de la biología de la monarca. Después de muchos años dedicados al marcaje y recaptura de mariposas realizadas por el Dr. Urquhart y colaboradores de la Universidad de Toronto, se conocieron las rutas de migración y los sitios de hibernación de la mariposa monarca en las altas montañas de México (Urquhart 1976, Brower 1977, 1995).

Con el hallazgo de los sitios de hibernación en México, las autoridades, científicos y la comunidad en general se interesaron por el maravilloso fenómeno de este lepidóptero, dándose los primeros intentos de protección de la mariposa, así como de la conservación de los sitios de hibernación. El 25 de mayo de 1980 se decretó como zonas de reserva y refugio de la fauna silvestre los lugares donde la mariposa hiberna (Diario Oficial de la Federación 1980).

Dado el fenómeno de hibernación, éste es considerado como un elemento más del ecosistema y el 9 de octubre de 1986 se decretó la REBMM (Diario Oficial de la Federación 1986) comprendiendo una superficie de 16,110 hectáreas, entre los estados de México y Michoacán. Bajo este decreto se protegen 5 santuarios (Tabla 1) ubicados entre los 19° 20' y 20° 00' de latitud norte y los 100° 08' y 100° 25' de longitud oeste.

En la reserva se distingue la siguiente zonificación:

A. Zona núcleo. Área indispensable para la permanencia de las colonias de hibernación y donde las únicas actividades permitidas son las de investigación. Las vedas de aprovechamiento forestal y cinegético son permanentes.

B. Zona de amortiguamiento. Aquellas que se destinan para proteger la zona núcleo del impacto exterior y en dónde se pueden realizar actividades económicamente productivas, pero bajo ciertas normas ecológicas que protejan el medio ambiente, las vedas de aprovechamiento forestal y cinegético son temporales.

Cuadro 1.1 Santuarios protegidos por el decreto de la REBMM y el área correspondiente en zona núcleo y zona de amortiguamiento. Datos: Diario Oficial de la Federación, 1986.

| NOMBRE | Zona núcleo (Ha) | Zona de amortiguamiento (Ha) | TOTALES (Ha) |
|-----------------------|---------------------|---------------------------------|-----------------|
| Cerro Altamirano | 245 | 1133 | 1378 |
| Sierra Chincua | 1060 | 1636 | 2696 |
| Sierra El Campanario | 901 | 989 | 1890 |
| Cerros Chivatí-Huacal | 940 | 1074 | 2014 |
| Cerro Pelón | | | |
| Fracción I. | 658 | 6787 | 8132 |
| Fracción II. | 687 | | |
| T o t a l | 4491 ha | 11619 ha | 16110 h. |

1.3.2 Los bosques de oyamel.- Las colonias de hibernación de mariposa monarca se forman en bosques compuestos principalmente por oyamel (*Abies religiosa*), pues proporcionan las características climáticas y fisiográficas que las monarcas requieren para su sobrevivencia durante 135 días de hibernación (del 15 de noviembre al 1° de abril) Calvert y Brower 1986).

Las altitudes de estos sitios proveen de temperaturas lo suficientemente bajas para que las mariposas permanezcan en un estado de diapausa reproductiva (Herman 1989) y conserven sus reservas energéticas (Tuskes y Brower 1978, Chaplin y Wells 1982, Brower 1985).

Las masas de aire subtropical provenientes del Pacífico, son lo suficientemente húmedos para que las mariposas no se dessequen, además de ser moderadamente fríos lo que evita la muerte de las mariposas por congelación.

1.3.3 *Las colonias de hibernación.*- Las mariposas monarcas llegan cada otoño al Eje Neovolcánico en el cual eligen unos pocos sitios entre los 3000 y 3400 msnm, donde la vegetación predominante son los bosques de oyamel *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl & Cham. en los cuales formarán agregaciones constituyendo las colonias de hibernación, cuya densidad ha sido estimada en 10 millones de mariposas por hectárea (Brower y Calvert 1985). Las colonias se forman en laderas con orientación suroeste.

Calvert y Brower (1986) reportaron cerca de 30 colonias de hibernación, algunas de las cuales se localizaron en sitios no protegidos por el decreto de la Reserva Especial de la Biósfera Mariposa Monarca (REBMM) (Diario Oficial de la Federación 1980) entre los 19° 10' y 20° 00' N y los 99° 55' y 100° 40' W (Fig 1.3).

Calvert y Brower (1986) concluyen que las principales colonias de hibernación son: Cerros Chivatí-Huacal, Sierra El Campanario, Sierra Chincua en el estado de Michoacán y Cerro Pelón en el estado de México. Formando colonias más pequeñas en Cerro Altamirano (Edo. de México y Michoacán), San Andrés, Mil Cumbres (Michoacán) y Oxtotilpan (México), mientras que las colonias de Piedra Herrada y Palomas (Edo. de México) llegan a ser tan densas como las formadas en Sierra Chincua (E. Montesinos obs. pers.).

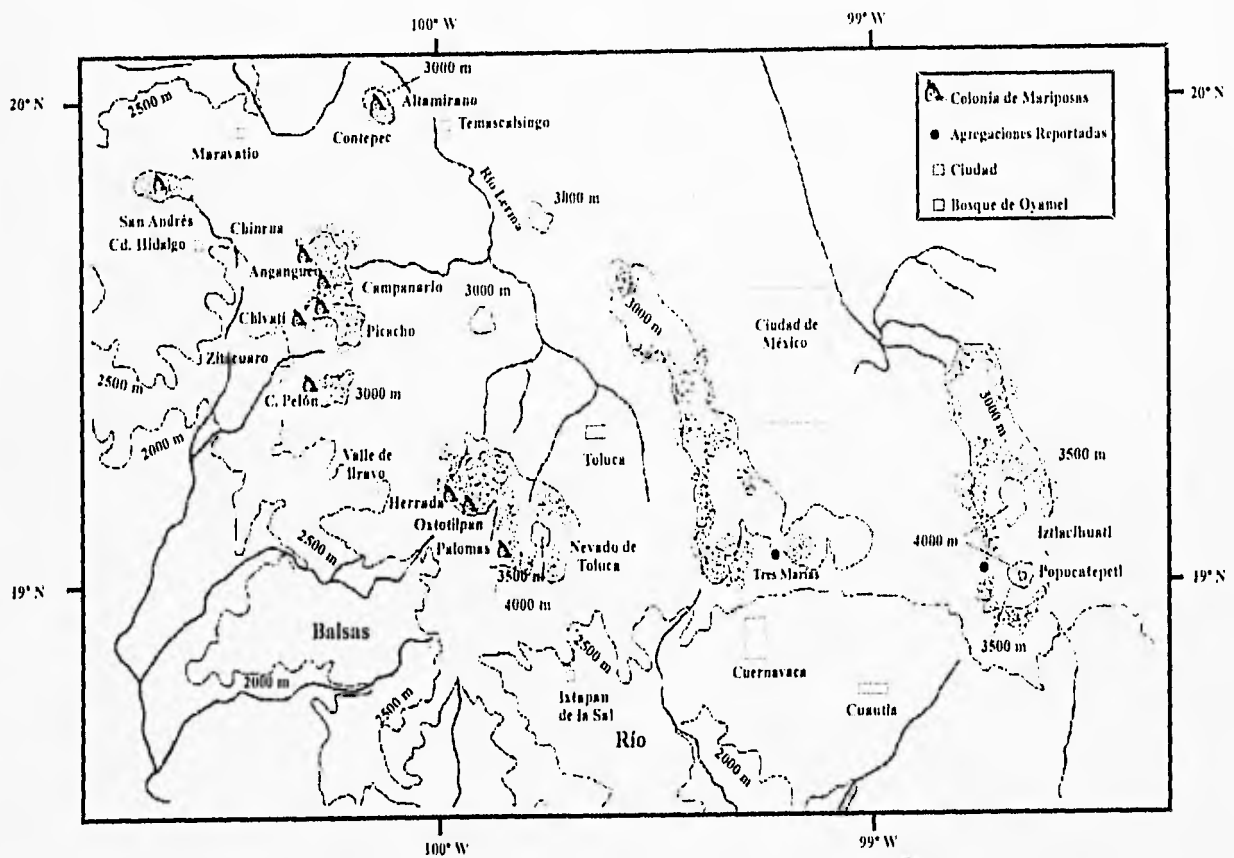


Figura 1.3 Algunos de los sitios de hibernación de la mariposa monarca en los Estados de México y Michoacán. Tan sólo cinco de estos sitios están protegidos por el decreto de la REBMM (Modificado de Calvert y Brower 1986)

1.3.4 Comportamiento de las colonias.- Las mariposas llegan a los sitios de hibernación entre la última semana de octubre y las primeras semanas de noviembre; forman pequeñas agrupaciones en sitios que no siempre son los definitivos para la hibernación. Al parecer los sitios centrales del lugar donde se establecerá la colonia son elegidos por las primeras mariposas que llegan, con base en que presentan las condiciones de pendiente y altitud que prefieren las monarcas, además de poseer buenas condiciones de bosque, esto es, son grupos de árboles mayores de 21 metros, que proveen un dosel cerrado (E. Rendón 1996). Las mariposas que llegan posteriormente se establecerán alrededor de dicho sitio. Es posible que para este momento, las agrupaciones se formarán independientemente de la calidad del bosque, lo que permite suponer que para esta fase de la formación de la colonia uno de los factores más importantes que definen el establecimiento de la colonia es de tipo conductual (Rendón com. pers.).

La actividad de estas agrupaciones es evidente debido a la constante llegada de las mariposas. Es común observar miles de mariposas volar alrededor de los sitios de agregación.

En noviembre las agregaciones van juntándose conforme se mueven a sitios más bajos; una de las ventajas de este movimiento es el de estar en sitios más protegidos de los vientos provenientes del suroeste y de las tormentas ocasionales (Mosiño-Alemán y García 1974).

La llegada de las mariposas continúa hasta el mes de diciembre. Las mariposas ocupan las ramas de los oyameles de manera dispersa y raramente ocupan los troncos. Para mediados de enero se empaquetan densamente en las ramas y los troncos y es entonces cuando las colonias están bien consolidadas y llegan a ocupar áreas de bosque de entre 0.1 y 5 ha (Calvert y Brower 1986). La actividad de las monarcas y el movimiento de la colonia es prácticamente nulo y representa la parte estable de la colonia durante la temporada de hibernación.

A finales de febrero y principios de marzo las colonias presentan movimiento, dirigiéndose a sitios con mayor humedad como cañadas o cerca de arroyos, la gran actividad se manifiesta cuando las mariposas acuden a las fuentes de agua.

Frecuentemente las colonias pueden dividirse en dos o más partes conforme las mariposas se reagrupan al regresar de los arroyos.

Después de la segunda quincena de febrero, las monarcas empiezan a aparearse y se preparan para la remigración, es por esto que en estas fechas la colonia decrece paulatinamente (Calvert y Brower 1981, Calvert *et al.* 1982).

1.3.5 Factores de mortalidad en los sitios de hibernación.- Debido a las condiciones climáticas extremas tales como las bajas temperaturas, lluvia, nieve, granizo, tormentas que pueden ocurrir en los sitios de hibernación (Mosiño-Alemán y García 1974), la mortalidad de la mariposa monarca puede incrementarse más que en condiciones normales.

Ante los factores físicos desfavorables las mariposas presentan adaptaciones conductuales que les permiten sobrevivir. Si ellas caen al suelo, caminan y trepan a la vegetación reduciendo la posibilidad de morir por congelación (Calvert y Cohen 1983, Calvert *et al.* 1983, Alonso *et al.* 1993)

Calvert *et al.* (1983) menciona que el sotobosque proporciona estructuras sobre las cuales las mariposas pueden trepar a posiciones que ofrecen mayor seguridad contra depredadores y contra las condiciones climáticas extremas. Alejarse del suelo brinda condiciones microclimáticas más cálidas y más secas; de tal manera que no se forma rocío en el cuerpo de la mariposa, el cual podría congelarse formándose los cristales que atraviesan los tejidos de la mariposa y le provocan la muerte (Alonso *et al.* 1992). Anderson y Brower (1993) mencionan que estos cristales invaden los espiráculos de la mariposa actuando como núcleos que promueven el congelamiento de los flúidos del cuerpo.

Cuando los días son soleados las mariposas se asolean en las ramas de los oyameles, si en un momento se nubla, levantan el vuelo, sobrevuelan la colonia por espacio de cinco minutos y regresan a las agrupaciones (Calvert *et al.* 1992). Esta conducta se ha interpretado como termoregulación ante una rápida baja en la temperatura. Aprovechan el calor que había sido obtenido por el asoleo para elevarse y vuelan para conservar el calor en su musculatura torácica, lo suficientemente alto para poder regresar a las agrupaciones.

En días particularmente fríos las monarcas difícilmente podrían volar a temperatura ambiente por lo que presentan conductas especiales de termoregulación, gracias a éstas pueden escapar de las temperaturas letales y además ahorran la energía para evitar el consumo de lípidos, necesarios para la sobrevivencia durante el período de hibernación (Masters 1993, Masters *et al.* 1988, Alonso *et al.* 1993).

Una de las conductas de termoregulación se refieren al aleteo (titiriteo) Alonso *et al.* (1993) demostraron que las mariposas que aleteaban y caminaban al mismo tiempo elevaban su temperatura hasta 11.7° C generando un pequeño calor miogénico para poder alejarse del suelo trepando por la vegetación o bien volaban si alcanzaban temperaturas cercanas a los 16°C para regresar a las agrupaciones.

Otra forma de elevar la temperatura, es cuando las mariposas se asolean extendiendo sus alas, así tienen una superficie mayor para que la luz solar incida sobre ellas, permitiendo el calentamiento del cuerpo (Masters 1993); al asolerarse las mariposas alcanzan la temperatura umbral de vuelo en unos 30 segundos a 1 minuto (Masters *et al.* 1988).

La monarca también es capaz de generar calor gracias a su morfología, las escamas del tórax y de la base de las alas son alargadas, asemejando un minúsculo pelo, el cual reduce la pérdida de calor (Church 1960).

Gracias a la acción de sustancias tales como las proteínas presentes en la hemolinfa y que actúan como anticongelantes químicos, las mariposas son capaces de resistir temperaturas hasta por debajo de los -14°C (Duman y Horwath 1983). Sin embargo, la muerte puede ocurrir entre los -1.5°C y 5°C en sitios con baja cobertura arbórea (Calvert y Brower 1981, Calvert *et al.* 1982).

Glendinning *et al.* (1988) estimaron que en una colonia de monarcas de aproximadamente una hectárea, caían al suelo cerca de 64,000 monarcas diariamente, de las cuales el 92% eran monarcas vivas, el 6% depredadas por aves, el 1% moribundas y el restante muertas sin conocer la causa.

1.3.6 *Reproducción en los sitios de hibernación.*- A partir de la segunda quincena de febrero la temperatura en los sitios de hibernación aumenta y el fotoperíodo cambia. Estos factores indican el inicio de los eventos reproductivos y la subsecuente remigración.

Debido al aumento de la temperatura, se incrementan los niveles de hormona juvenil por lo que la diapausa reproductiva se rompe y los órganos sexuales maduran. Como consecuencia los apareamientos empiezan a ser notorios en estas fechas.

Van-Hook (1993) describe la reproducción en los sitios de hibernación como un evento no azaroso y de conducta agresiva. Se encontró que machos pequeños y maltratados (referente a la cantidad y calidad de las escamas y del estado de los márgenes de las alas) seleccionaban hembras grandes y en buenas condiciones.

Estos machos capturan hembras en pleno vuelo, ellos pliegan sus alas y juntos caen al suelo. Es aquí donde el macho intenta copular con la hembra ayudándose de sus cláspers genitales. Las hembras generalmente luchan en esta fase, pero si el contacto genital ocurre, la hembra se calma y el macho la levanta en vuelo, este evento es llamado vuelo posnupcial.

Se cree que la hembra accede a la cópula con estos machos pequeños debido a que necesita nutrientes para la producción de huevos y estos le son proporcionados vía la transferencia de espermatozoides (Boggs y Gilbert 1979, Oberhauser 1988 y 1989, Wells *et al.* 1993). Cerca del 65% de los espermatozoides corresponde a proteínas las cuales pueden ser un factor limitante en la producción de huevos.

Es posible que cuando copulen con estos machos el desarrollo gonádico no se haya completado (Herman *et al.* 1985) por lo que existe la hipótesis de que estos pequeños machos no sean los que fecunden a las hembras. Los machos que copulan en los sitios de oviposición quizá sean los que finalmente tengan más oportunidad de fertilizar los huevos que fueron producidos gracias a los nutrientes proporcionados por los machos pequeños en los sitios de hibernación (Van-Hook 1993).

Debido a que los machos pequeños tienen pesos bajos, éste refleja un bajo contenido de lípidos; se cree que tienen menos oportunidad de remigrar y competir con los machos de mayor tamaño en los sitios de oviposición. La conducta de capturar a las hembras en vuelo es quizá una ventaja respecto a la competencia intraespecífica para estos machos, debido a su tamaño y peso respecto a los otros machos. Así que aparearse en los sitios de hibernación quizá sea su única opción.

1.4 Remigración

A mediados de marzo las monarcas remigran hacia el norte para recolonizar las tierras de reproducción al Norte de EUA y sur de Canadá (Fig.1.4).

Se han propuesto dos hipótesis para explicar la recolonización en la primavera (Brower 1985, Malcolm *et al.* 1993): 1) Recolonización única o en un sólo paso, la cual menciona que las mariposas remigrantes colonizan por completo el este de Norteamérica, 2) Recolonizaciones sucesivas, en esta hipótesis se argumenta que las mariposas remigrantes dejan sus huevos en el sur de EUA y mueren, dejando que sus descendientes continúen con la remigración hacia el norte.

Con base en datos de temperatura, latitudes y tiempo promedio entre las generaciones de monarcas, Cockrell *et al.* (1993) sugieren que se producen cinco generaciones de monarcas en un año y concluyen que las monarcas van recolonizando Nortamérica por generaciones sucesivas.

Malcolm *et al.* (1993) aceptan la misma hipótesis con base en la presencia de glucósidos cardíacos en los tejidos de la monarcas. Las mariposas que provienen de México llegan al sur de EUA en Texas y Louisiana y ovipositan sobre *Asclepias viridis*, esta planta tiene altas concentraciones de glucósidos cardíacos los cuales son incorporados a los tejidos de las mariposas haciéndolas altamente tóxicas. Las hembras colectadas al norte de los EUA y al sur de Canadá difieren de las remigrantes, lo que sugiere que no eran las mariposas provenientes de México las que recolonizaban.

Se cree que una o dos generaciones maduran en el sur de EUA, estas continúan con la remigración y dan origen a la generación que madurará en el Norte (Cockrell *et al.* 1993).

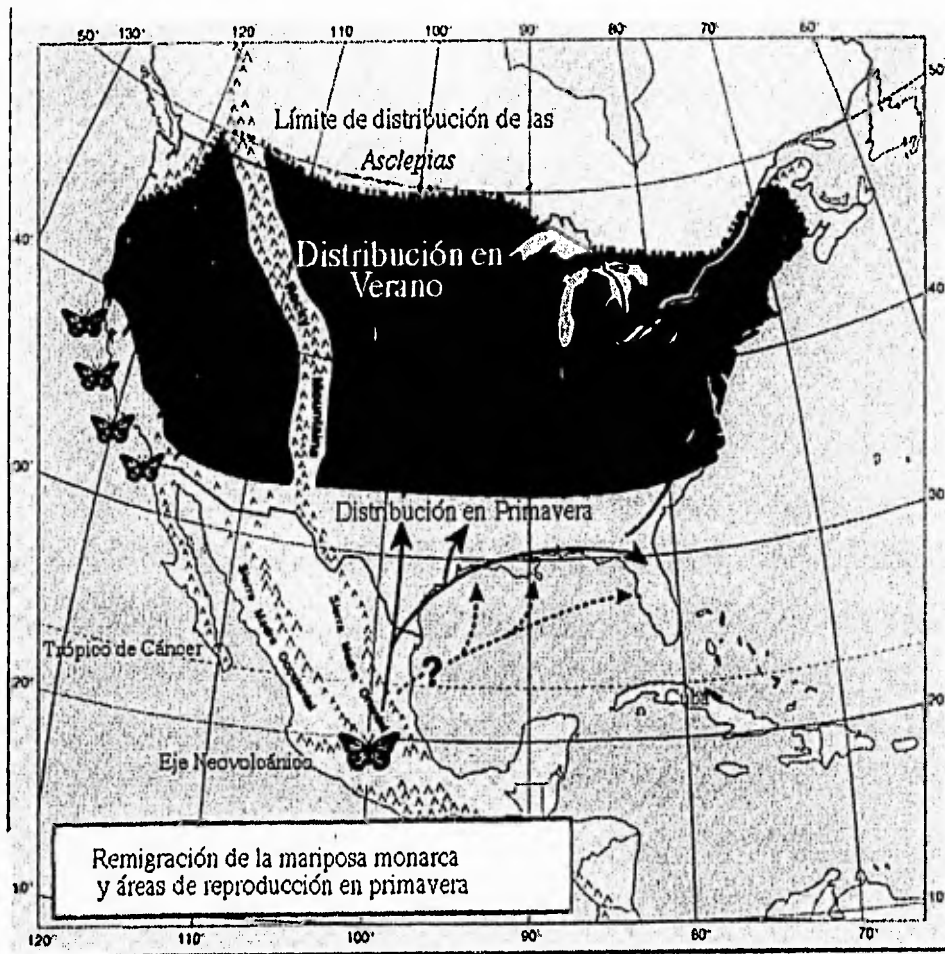


Figura 1.4 Remigración de la mariposa monarca y recolonización de los sitios de crianza. Las monarcas provenientes de los sitios de hibernación mexicanos remigran hasta el sur de EUA dónde ovipositarán y morirán. Sus descendientes continuarán la remigración y recolonización de una manera sucesiva hasta el norte de EUA y sur de Canadá, completándose con unas cinco generaciones de monarcas, la última de las cuales emprenderá el viaje migratorio a México. (Modificado de Brower 1995).

1.5 El área de estudio.

El presente trabajo se llevó a cabo en la Sierra Chincua, esta es una masa montañosa perteneciente al Eje Neovolcánico localizada al noroeste de Michoacán, México (19° 40' 48" N y 100° 17' 54" O) (Calvert y Brower 1986).

El clima de la región es del tipo C(W₂)' (W) (b') (i)g que corresponde al más húmedo de los templados subhúmedos con lluvias en verano (García 1976 en Espejo-Serna *et al.* 1992). La temperatura media anual oscila entre los 5 y 12°C. La temperatura del mes más frío entre los -3 y los 18°C y la del mes más caliente entre 6.5 y 22°C. Las regiones más altas del Eje Neovolcánico tienen marcados patrones estacionales. La época de lluvias se presenta de mayo a octubre correspondiendo el invierno a la época seca, aunque en esta y principios de la primavera, pueden ocurrir tormentas ocasionales, lluvias, fuertes vientos e inclusive puede caer nieve (Mosiño-Alemán y García 1974).

El relieve y altitud de la región hacen de esta una excelente zona de captación pluvial y recarga acuífera; se encuentra en la vertiente del Pacífico en la porción norte de la región hidrológica Lerma-Santiago y la porción sur de la región del Balsas. Sierra Chincua presenta arroyuelos permanentes pero de poca corriente, el de mayor importancia es el que se conoce como Zapatero. Todas estas corrientes forman parte de las cuencas del Balsas y del Lerma-Santiago.

La geomorfología del área se originó durante el periodo Terciario de la Era Cenozoica, esta constituida principalmente por conos cineríticos y derrames de lava formados por rocas andesíticas, además existen afloramientos de otras rocas ígneas extrusivas e intrusivas del Terciario que yacen sobre las rocas mesozoicas. Los suelos de Sierra Chincua incluyen una asociación de andosol húmico, ócrico y ócrico con fase gravosa.

El área de hibernación Sierra Chincua, comprende un bosque templado dominado por el oyamel *Abies religiosa* en donde principalmente se forman las agrupaciones de mariposa monarca. Otras especies arbóreas son *Pinus pseudostrabus* Lindl. y *Cupressus lindleyi* Klotzch (Soto-Nuñez y Vázquez-García 1993).

La estructura del bosque esta constituida principalmente por cuatro estratos. El estrato arbóreo está compuesto principalmente por *Abies religiosa*, *Pinus pseudostrobus* y *Cupressus lindleyi*, además de otras especies arbóreas de altura máxima aproximada de seis metros, tales como *Buddleja cordata* H.B.K. y *B. lanceolata* Benth. El estrato arbustivo está compuesto principalmente por especies agrupadas dentro de las nanofanerofitas con una altura máxima de cinco metros; como principales representantes tenemos a *Senecio angulifolius* D.C., *S. roldana* D.C., *S. salignus* D.C., y *S. barba-johannis* D.C. El estrato herbáceo está constituido por las camefitas que alcanzan una altura de 1.5 m y entre las que encontramos a *Senecio prenanthoides* A. Rich., *S. cardiophyllus* Hemsl., *S. sanguisorbe* D.C., *S. tolucanus* D.C., *Salvia cardinalis* H.B.K., *S. concolor* Lamb., *S. elegans* Vahl., *S. hirsuta* Jacq., *S. lavanduloides* Kunth, *S. microphylla* H.B.K., *Gnaphalium salicifolium* D.C., *Satureja macrostema* Briq. El estrato rasante o mucinal donde se agrupan las criptógamas, numerosas especies de musgos, hongos y líquenes.

1.6 Objetivos Generales

Encontrar evidencias que muestren los efectos de los sitios de bosque a los cuales se les extrajo madera, sobre la mortalidad de la mariposa monarca

Proporcionar conocimiento objetivo acerca de la mortalidad de la mariposa monarca para que sea utilizado en la reformación de los programas de manejo de la REBMM.

CAPÍTULO II

MORTALIDAD DE LA MARIPOSA MONARCA *Danaus plexippus* L. RESPECTO A LA HETEROGENEIDAD DE LA COBERTURA DEL DOSEL DEL BOSQUE DE OYAMEL *Abies religiosa* (H.B.K.) SCHL. & CHAM.

2.1 Introducción

Los bosques de oyamel compuestos principalmente por *Abies religiosa* tienen las condiciones climáticas adecuadas para que la mariposa monarca pase el invierno en México (Calvert *et al.* 1982, 1989; Anderson y Brower 1996). Sin embargo, estos bosques se aprovecharon forestalmente antes de que se creara la Reserva Especial de la Biósfera Mariposa Monarca (REBMM) (Snook 1993), por lo que actualmente tienen diferentes grados de apertura del dosel. Esto ocasiona que las mariposas hibernen en bosques con un dosel heterogéneo y por tanto, con diferentes riesgos de mortalidad.

Una de las principales causas de mortalidad en los sitios de hibernación en México es la depredación por aves, especialmente por dos especies de calandrias (*Icterus galbula abeillei* Lesson e *Icterus parisorum* Bonaparte) y una especie de pinzón (*Pheucticus melanocephalus* Swainson). Las mariposas monarca al poseer grandes cantidades de lípidos (Brown y Chippendale 1974, Waldford 1980, Brower 1985, Calvert y Lawton 1993) representan una fuente energética para las aves. Estos insectos permanecen prácticamente inactivos por los 135 días que dura el período de hibernación (Brower 1985, Masters *et al.* 1988), lo que hace de estas mariposas una presa fácil de atacar cuando se encuentran agrupadas en densidades de hasta 10 millones de monarcas por hectárea en las colonias de hibernación (Brower y Calvert 1985).

La concentración de los glucósidos que las mariposas obtienen de sus plantas hospederas durante la etapa larval (*Asclepias* spp.) (Brower y Glazier 1975, Brower 1984, Malcolm y Brower 1989, Nelson 1993) y que son utilizados

como defensa contra los depredadores (Fink y Brower 1981, Brower y Fink 1985, Malcolm 1992) disminuyen con el tiempo (Alonso y Brower 1994).

De esta forma, la mortalidad de monarcas que se presenta durante la hibernación se debe a que poseen gran cantidad de lípidos, a la disminución de las concentraciones de sustancias tóxicas y la accesibilidad que los grupos de mariposas representan para las aves. Para efecto de hacer interpretaciones acerca de la depredación habrá que considerar que la mortalidad puede variar con las condiciones microclimáticas (Arellano *et al.* 1993).

Existen estimaciones de la mortalidad de la mariposa monarca en sitios de hibernación (Calvert *et al.* 1979, Brower y Calvert 1985, Arellano *et al.* 1993), pero estos no documentan como la mortalidad pueden cambiar en función de la estructura del bosque. Esto es relevante en el contexto de las tasas de deforestación que han ocurrido, y que siguen ocurriendo con talas ilegales, en los sitios de hibernación de la mariposa monarca.

En la Sierra Chincua la estructura del bosque presenta una gran heterogeneidad en la cobertura del dosel, esto es debido a que existen parches de terreno forestal en donde no hay árboles que aporten su follaje. Las propiedades de este bosque permiten que sea un lugar adecuado para realizar estudios comparativos de la mortalidad de las mariposas monarca, en sitios carentes de cobertura del dosel versus sitios cubiertos por la presencia de árboles cuyas copas conforman el dosel.

En este estudio, se pretende conocer si las perturbaciones que este rodal ha sufrido, como producto de la corta de oyameles, tienen alguna relación con la dinámica de la depredación por aves a las monarcas.

2.2 Objetivos

El objetivo general de este estudio fue determinar los patrones de depredación por aves a la mariposa monarca durante la hibernación en relación con la heterogeneidad en la cobertura del dosel del bosque.

Los objetivos particulares fueron los siguientes:

Determinar si existen diferencias en la intensidad de depredación por aves a las monarcas agrupadas en sitios abiertos y cerrados del dosel.

Caracterizar la depredación por aves a la monarca en sitios abiertos y cerrados del dosel a través del tiempo de hibernación.

Analizar la depredación por aves a las monarcas en el contexto de la temperatura de sitios abiertos y cerrados durante la hibernación.

2.3 Método

El estudio se llevó a cabo del 13 de diciembre de 1993 al 5 de marzo de 1994 (83 días) a un costado de la localidad denominada Llano del Toro en la Sierra Chincua, Mich., México. La colonia se ubica a los 19° 40.58'. En este santuario se forman consistentemente 3 colonias de hibernación de mariposa monarca a una altitud de 3200 msnm con exposición suroeste.

El sitio de estudio forma parte de una cañada por donde corre el arroyo Zapatero, los árboles de este paraje sirvieron como el sustrato biológico donde se establecieron las agrupaciones de mariposas que conformaron la colonia de hibernación denominada Llano del Toro, el cauce del arroyo llega a formar pequeños cuerpos de agua donde las mariposas se proveen de este líquido.

2.3.1 Descripción de sitios abiertos y cerrados.

Para definir la heterogeneidad del bosque de oyamel se determinó, en primera instancia, la estructura de edades del rodal del bosque donde se estableció la colonia de mariposas monarca Llano de Toro en la Sierra Chincua Mich.,

México. Se estimó que en una hectárea de bosque con las condiciones del rodal en cuestión, se tiene una densidad de árboles de 459 individuos por ha., con un área basal de 50.12 m² y una cobertura de 70.9% (Rendón 1996).

Con este análisis se pudo establecer que los árboles de oyamel se encuentran distribuidos en parches y que la cobertura del dosel en el rodal obedece a este arreglo espacial heterogéneo de los oyameles. Aproximadamente el 28 % del rodal, entre las agrupaciones de oyameles, correspondieron a parches sin árboles debido a la tala con propósitos de explotación que en otro tiempo se presentó en estos sitios del bosque (Rendón 1996).

Con lo anterior se pudo conocer que la cobertura del dosel se encuentra distribuida en parches de sitios abiertos, mezclados a manera de mosaico con sitios cubiertos por las ramas y hojas de los árboles agrupados; con base en esta información se seleccionaron sitios que consideramos representativos de cada tipo de sitio abierto y cerrado que a continuación se definen:

Sitios abiertos.- son lugares en los que, debido a la falta de árboles se pueden diferenciar aperturas considerables del dosel y en los cuales las mariposas se agrupan en los árboles que limitan dicha apertura. Así las mariposas que se agrupan en estos oyameles limitantes y que se orientan hacia el lugar abierto quedan expuestas.

Sitios cerrados.- son sitios en los que las agrupaciones de árboles le confieren cobertura de dosel al lugar, de manera que las mariposas que ahí se agrupan se encuentran acogidas por el dosel de los grupos de oyameles.

En cada uno de los tipos de sitios fueron colocadas, bajo las ramas con mariposas, redes de intercepción de monarcas. Dichas redes contaban con un diámetro de 1.13 m y 0.45 m de profundidad, y se colocaron a un metro de altura para evitar que las mariposas depredadas por aves cayesen al suelo en donde podían confundirse con las atacadas por roedores. Se monitorearon un total de 25 redes con categoría de abierto ya que se dispusieron en sitios abiertos y 25 redes con categoría cerrado durante 83 días.

Después de los primeros 23 días de que comenzó el muestreo, hubo la necesidad de mover parte de las redes que se encontraban fuera de los nuevos límites de la colonia, como resultado del desplazamiento de los grupos de

mariposas (Fig.2.1). Éstas se volvieron a ubicar en el nuevo sitio donde se reagruparon las monarcas, asignándoles la misma categoría del dosel. La reubicación de las redes, que así lo requirieron, se hizo, una vez más, con base en el análisis cualitativo (visual) del sitio donde se colocarían las redes.

Es preciso mencionar, que para la ubicación y reubicación de cada red, se consideró de manera importante que la presencia de agrupaciones de mariposas, en las ramas de los árboles, bajo las cuales se colocaron las redes, fuera similar. Además cabe aclarar que dicha similitud en la presencia de monarcas fue establecida visualmente, debido a que resulta prácticamente imposible manejar cifras de densidad de estos insectos agrupados en las colonias de hibernación.

2.3.2 Captura de mariposas depredadas por aves y determinación de eventos de depredación.

Las mariposas monarca depredadas fueron interceptadas por las redes. Cuando las aves atacan a las mariposas, esta pierden fragmentos corporales, tales como alas o apéndices las cuales también fueron consideradas en el análisis de la mortalidad.

Las redes se revisaron diariamente después de las 10:00 hrs, cuando las aves terminan de alimentarse. Para efecto de analizar esta parte de la depredación, se registró el número de mariposas muertas capturadas en las redes que mostraban daños causados evidentemente por el ataque de las aves, se clasificaron cuatro modalidades de evento de depredación, como se explica a continuación:

- i.-De manera general, se consideró como un evento de depredación, el hecho de encontrar en las redes a individuos atacados, pudiendo presentar estos todas sus partes o en ocasiones ausencia de alas, apéndices o abdomen.
- ii.-Cuando en las redes encontramos un solo tórax, abdomen o un ala, también se registró como individuo o evento de depredación.
- iii.-Cuando se encontró un tórax sin abdomen pero con las alas, se determinó su sexo gracias a la morfología de las alas, de manera que sí en la misma red se encontró un abdomen que fuera compatible (con base en el sexo) se tomaban como un sólo evento de depredación. Si el abdomen no fuese compatible se consideran dos eventos de depredación.

iv.-En las redes donde se encontraron varias alas aisladas los eventos de depredación fueron determinados utilizando los siguientes criterios: se determinó su sexo, posición (delantera o trasera, izquierda o derecha), tamaño (estimado por la longitud de las alas anteriores, desde el punto de intersección con el tórax al ápice del ala) y finalmente la condición de las alas. Esta condición se estimó por medio de una escala cualitativa según el siguiente esquema: a) condición I: alas excelentes, es decir, alas con la mayor parte de sus escamas, coloración brillante y márgenes intactos prácticamente similares a las alas de una mariposa recién eclosionada. b) condición II: alas que han perdido parte de sus escamas lo cual reduce la brillantez. c) condición III: alas que han perdido aún más escamas y además presentan daño en los márgenes. d) condición IV: el color de las alas es bastante opaco, los márgenes están rotos así como otras regiones alares también pueden estar rotas).

En el caso de encontrar tórax aislados en las redes donde habían caído varias alas aisladas, era imposible determinar el sexo del individuo pero si había una ala de un macho, el tórax se consideraba junto con el ala como un solo evento de depredación. De manera similar para abdomenes aislados, si es posible determinar el sexo con base en la presencia de plumeros en los machos o el orificio genital en las hembras, además generalmente los depredadores evitan comer los órganos reproductivos, inclusive restos de abdomen contenían los testículos o bien los ovarios. Por lo que eran juntados con alas del mismo sexo.

El porcentaje de los individuos o eventos depredatorios resultado de las reconstrucciones que se mencionan en el inciso iii y iv ascienden al 5 y 20% respectivamente, de manera que en el 75% de los casos se pudo establecer claramente la individualidad de las monarcas depredadas.

2.3.3 Registro de temperatura.

Las temperaturas fueron registradas por medio de tres estaciones climatológicas portátiles con el sistema On site Weather Data Loggers (OWL). Los datos obtenidos se transfieren a una Macintosh Powerbook 180 con el programa

low12mac Apple. Y una estación Campbell Scientific con un Datalogger CR10WP. Las estaciones se ubicaron aleatoriamente en dos de los sitios abiertos y en dos de los sitios cerrados que se utilizaron para el muestreo de mariposas depredadas (Fig. 2.1). Los sensores se colocaron a 3 metros de altura en el tronco de árboles ocupados por mariposas, los registros que se obtienen con este sistema de medición son del orden microclimático. Los sistemas microclimáticos se programaron para registrar la temperatura ambiente cada minuto y el promedio cada dos horas; con estos datos las estaciones son capaces de proporcionar la temperatura mínima diaria.

Para determinar posibles relaciones entre la temperatura y la depredación, se utilizó la temperatura mínima tanto en los sitios abiertos como en los cerrados, debido a que se ha reportado que las aves depredan más mariposas monarcas en días fríos (Brower y Calvert 1985; Arellano *et al.* 1993).

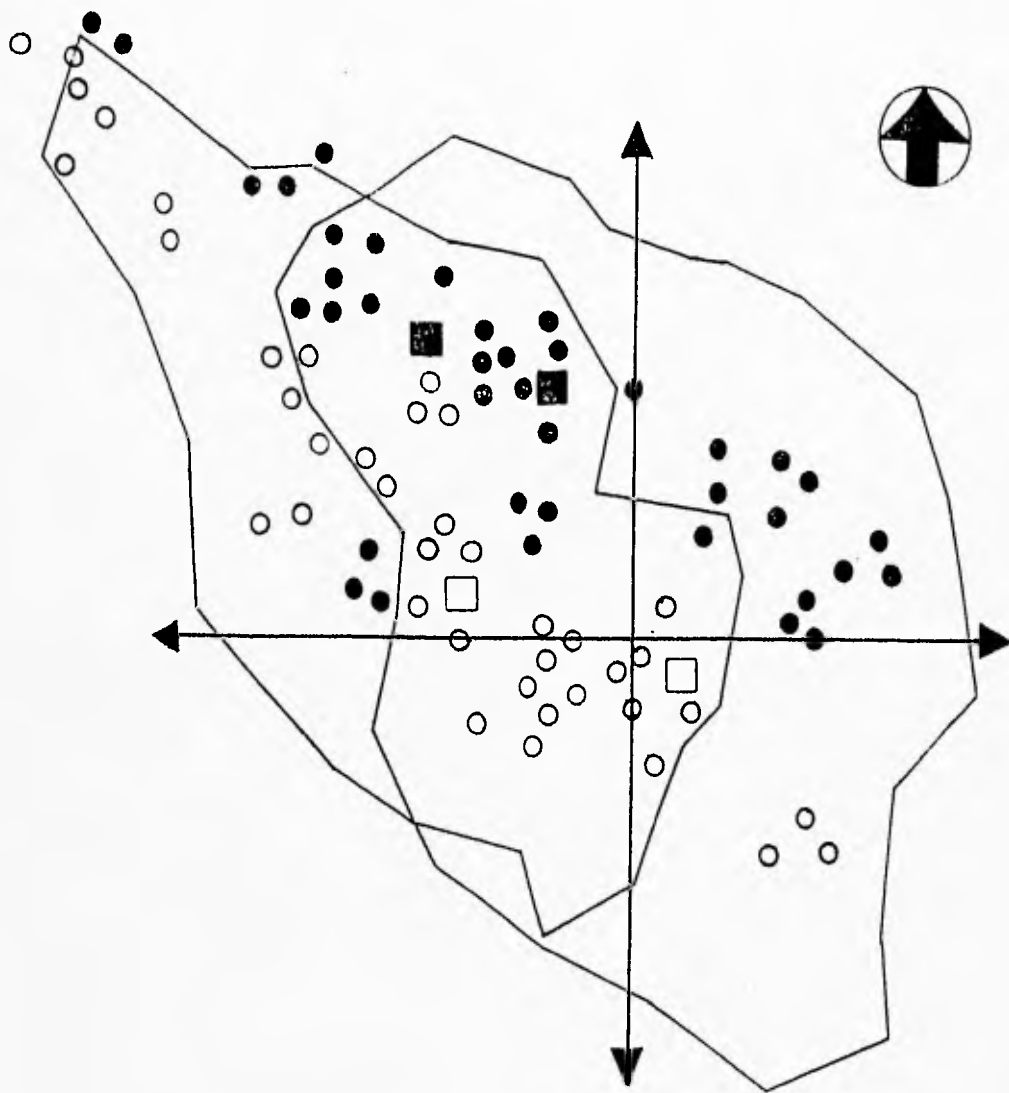


Fig. 2.1 Mapa de la colonia de hibernación Llano del Toro. Se muestra los sitios donde se dispusieron las redes en sitios abiertos (círculos) y las redes en sitios cerrados (puntos). Las estaciones microclimáticas en sitios abiertos están representadas por cuadrados blancos y las de sitios cerrados por los cuadrados negros

2.3.4 Análisis estadístico

Se calculó el promedio de mariposas muertas de cada sitio por día, esto con base en el número de mariposas capturadas por las redes de cada tipo de sitio. Para lo cual, se sumaron el número de mariposas muertas por sitio y se dividió el total entre el número de redes que muestrearon por día. Para contrastar ambos sitios se utilizó la prueba estadística "t" de Student (Zar 1984) del paquete estadístico StatView 512+ (Feldman *et al.* 1986) de Macintosh.

Para conocer si existía relación entre el tiempo y la depredación se realizó un análisis de regresión simple entre el promedio de mariposas depredadas en cada día contra los días de muestreo, tanto para sitios abiertos como para cerrados.

Con los registros microclimáticos de temperaturas mínimas se realizó una prueba "t" de Student para comparar éstas entre sitios abiertos y cerrados. Dichas temperaturas mínimas y la depredación, se relacionaron con un análisis de regresión simple para cada tipo de sitio.

Para efecto de conocer si existía interacción entre la temperatura mínima y el tiempo respectivamente con la depredación se practicó una correlación múltiple para ambos tipos de sitio.

2.4 Resultados.

Durante la temporada de hibernación de la monarca en 1993-94 las aves depredaron más mariposas en sitios abiertos de dosel que en sitios cerrados ($t = 2.22$, g.l. = 164, $P < 0.05$). El promedio de mariposas muertas diariamente por cada red en sitios abiertos fue de 1.25 (± 0.08 error estándar), y en los cerrados fue de $\bar{x} = 0.99$ y E.S. ± 0.08 . Las redes mostraron aproximadamente un metro cuadrado, por lo tanto se tuvo este promedio por metro cuadrado de cada sitio.

En los sitios abiertos la depredación por aves a las monarcas aumentó a través del tiempo (ANDEVA $F_{(1, 81)} = 22.46$, $P < 0.001$, $r^2 = 0.22$) (Fig. 2.2), mientras que en sitios cerrados la depredación no presentó cambios significativos a través del tiempo (ANDEVA $F_{(1, 81)} = 2.31$; $P = 0.13$, $r^2 = 0.03$).

Se encontró que hay diferencias significativas entre las temperaturas mínimas registradas en ambos tipos de sitio, resultando menores en sitios abiertos ($t = 6.09$, g.l. = 164, $P < 0.01$; promedio sitio abierto $3.5\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.12$, sitios cerrados $4.7\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.12$).

La depredación de monarcas se relacionó con la temperatura mínima registrada en sitios abiertos a través de la temporada de hibernación (ANDEVA $F_{(1, 74)} = 20.46$, $P < 0.001$, $r^2 = 0.22$) mientras que no hubo tal relación en sitios cerrados (ANDEVA $F_{(1, 81)} = 1.67$, $P = 0.20$, $r^2 = 0.02$).

En sitios abiertos el análisis de regresión múltiple determinó que el tiempo se correlaciona significativamente con el aumento en la depredación, no así para la temperatura mínima (ANDEVA $F_{(2, 75)} = 10.6$, $P < 0.001$; Coeficientes Beta: tiempo $t = 3.89$, $P < 0.01$; y temperatura mínima $t = 0.26$, $P = 0.79$). En los sitios cerrados la regresión múltiple no muestra relación alguna (ANDEVA $F_{(2, 82)} = 1.37$, $P = 0.26$).

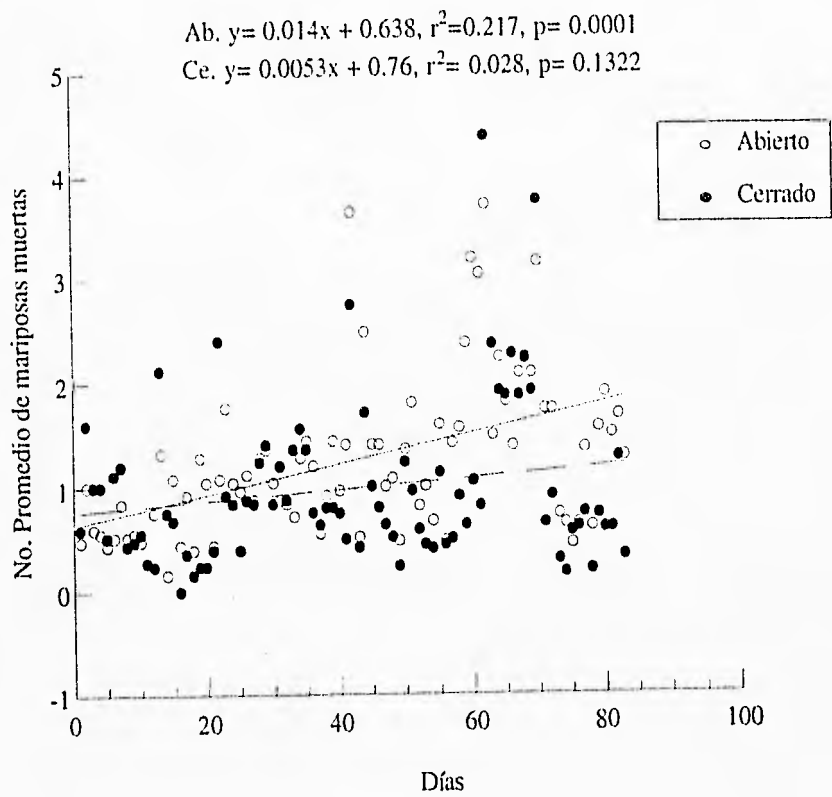


Figura. 2.2 Relación entre la mortalidad por depredación a la mariposa monarca y el tiempo (83 días), en sitios abiertos y cerrados del rodal de bosque donde se formó la colonia de hibernación Llano del Toro.

2.5 Discusión

2.5.1 Depredación diferencial a la mariposa monarca.

Con el resultado de esta parte del estudio se puede apoyar la hipótesis de que las mariposas monarca son depredadas en mayor número en sitios abiertos que en sitios cerrados de dosel. Una de las causas a las que se puede atribuir el resultado encontrado se refiere al hecho de que el forrajeo de las aves depredadoras en sitios abiertos se puede ver favorecido, dada la baja cobertura arbórea prevaleciente la cual les permite a calandrias y pinzones acceder fácilmente a las agrupaciones de monarcas. Además, si consideramos que dada la escasa cobertura arbórea en los sitios abiertos, la entrada de luz es mayor que en los sitios cerrados, por lo que las mariposas agrupadas en sitios abiertos están expuestas a mayores temperaturas durante el día, incrementando de esta forma su actividad con lo que consumen más rápido sus reservas de lípidos (Masters *et al.* 1988). Alonso (1996) demostró que las mariposas que se agruparon en sitios con baja cobertura arbórea tenían un menor contenido de lípidos que aquellas agrupadas en sitios cerrados del dosel, por lo que al final de la temporada de hibernación las monarcas agrupadas en sitios abiertos habían perdido cerca del 83.5% del contenido de lípidos con los cuales llegaron a los sitios de hibernación; mientras que las mariposas agrupadas en sitios cerrados perdieron cerca del 41% de sus lípidos iniciales. Debido a esto podemos inferir que las aves que se alimentan en sitios abiertos necesitan consumir una mayor cantidad de mariposas para satisfacer sus necesidades alimenticias. El incremento en la actividad de las mariposas también trae como consecuencia la pérdida de escamas y por consiguiente las concentraciones de glucósidos cardíacos se ven disminuidas razón por la cual adquieren una mayor probabilidad de ser depredada. La disminución de las concentraciones de glucósidos cardíacos se debe a que con la constante actividad de las mariposas sus alas y exocutícula pierden escamas, las cuales son el principal reservorio de estos compuestos de defensa; por lo que, para las aves resulta ventajoso comer mariposas con menor cantidad de escamas ya que representa un alimento bajo en toxinas.

2.5.2 Depredación en el tiempo.

En este estudio se pudo establecer que la depredación por aves a la mariposa monarca aumenta significativamente en sitios abiertos conforme transcurre la temporada de hibernación. Aunque el análisis para los sitios cerrados no sugiere aumento significativo en la depredación a través del tiempo, gráficamente se puede observar una tendencia a incrementarse (Fig. 2.2). Una razón para que los resultados obtenidos se presenten, es debida a que las mariposas monarca consumen sus reservas de lípidos conforme avanza la temporada de hibernación, ya que como se sabe las mariposas al llegar a los sitios de hibernación mexicanos, a principios de noviembre, tienen un peso húmedo promedio de 650 mg, de los cuales 133 mg son lípidos (Brower 1985, Masters *et al.* 1988) y para marzo, cuando las monarcas migran al norte, estas cuentan con 56 mg de lípidos, es decir que disminuyeron el 42% de sus reservas energéticas originales (Alonso 1996). Aunado a que el consumo de los lípidos puede incrementarse en los sitios abiertos (Alonso 1996) la depredación aumenta a través del tiempo para estos sitios como una necesidad de las aves por cubrir sus requerimientos energéticos.

Conforme transcurre la temporada de hibernación la temperatura va aumentando paulatinamente llevando a un incremento en la actividad de las mariposas. Las mariposas en grupo se desplazan hacia lugares más bajos y húmedos en la pendiente donde se establecieron al principio de la hibernación, las agrupaciones de monarcas en los árboles, por lo tanto se vuelven menos densas, permitiendo que las monarcas que permanecieron en las agrupaciones extiendan sus alas libremente. Sin embargo, a diferencia de los sitios cerrados, en los sitios abiertos la entrada de luz es mayor debido al poco dosel que cubre estos sitios. Con ello se presenta la posibilidad de que las aves distingan mejor entre mariposas brillantes (con muchas escamas) mayormente concentradas de glucósidos cardíacos y mariposas opacas (pocas escamas) que poseen menores concentraciones de la sustancia tóxica; esto determina una mayor capacidad depredativa por las aves ya que encuentran una ventaja en el hecho de poder discriminar para alimentarse de mariposas que les sean menos tóxicas.

Un factor luz se considera determinante en esta interacción hacia la parte final de la temporada, resultando de suma importancia en las actividades de las aves en general; dentro del contexto de la hibernación de la monarca es posible que los rayos de luz en el momento que las aves se alimentan actúen como un tipo de estímulo visual para las aves, facilitándoles la discriminación entre las mariposas altamente concentradas y con bajas concentraciones tóxicas en función del brillo.

Cabe mencionar que la concentración de los compuestos tóxicos también disminuye a través del tiempo (Alonso y Brower 1994) debido a la pérdida de escamas, como parte del ciclo natural de las mariposas, estas se pierden por envejecimiento pero como se mencionó anteriormente, la pérdida de escamas puede incrementarse en los sitios abiertos debido a una mayor actividad de las mariposas.

2.5.3 *La temperatura mínima en la depredación.*

Las temperaturas mínimas se registraron generalmente a las 8:00 am en este lugar del bosque, y según se pudo observar, a esta horas comenzaba la alimentación de las aves. Se encontró además que la temperatura mínima resultaba ser significativamente más baja en los sitios abiertos que en los cerrados. Adicionalmente se pudo determinar que para los sitios abiertos hab'a una relación significativa entre la depredación y las temperaturas mínimas. Con todo esto podemos pensar en la posibilidad de que se consuman más mariposas en estos lugares debido a que las mariposas experimentan temperaturas mínimas más bajas por lo son incapaces de moverse para poder escapar a las aves depredadoras, cabe mencionar que existe un efecto de cascada, que se presenta cuando las mariposas perciben el CO₂ de las aves, con lo que responden rápidamente dejándose caer, así que se propone que las mariposas que experimentaron frío más extremo en los sitios abiertos pueden carecer de las respuestas inmediatas que necesitan para sobrevivir.

Efectivamente Brower y Calvert (1985) y Arellano *et al.* (1993) encontraron que las aves consumen un mayor número de mariposas en días fríos. Sin embargo, en este estudio se demostró que el tiempo es el factor relacionado con el incremento en la depredación en sitios abiertos y las temperaturas mínimas

registradas carecen de significado. Una de las posibles explicaciones es que las condiciones climáticas fueron diferentes durante este estudio. Brower y Calvert (1985) registraron una temperatura mínima promedio de 2.1 °C para la temporada de hibernación de 1979-80, mientras que Arellano *et al.* (1993) reportan una temperatura mínima de 3.2 °C para la temporada de hibernación 1985-86. En este estudio, para la temporada de hibernación 1993-94, encontramos que la temperatura mínima promedio para la temporada fue de 4.1 °C. Por tanto, es posible que durante este estudio nunca se registraron temperaturas mínimas tan bajas a las que los otros dos trabajos reportan y por tanto, no encontramos tal relación. Lo que es importante mencionar es que la temperaturas a lo largo del día también fueron altas en comparación con otras temporadas de hibernación, por lo que se incrementó la actividad de las mariposas en sitios abiertos lo que llevó como consecuencia a la pérdida de lípidos y de glucósidos cardíacos por la pérdida de escamas.

Así se pudo establecer que solamente el tiempo es el factor que determina el incremento en la mortalidad de las mariposas por depredación durante la hibernación. Esto es que la muerte por depredación durante la temporada 1993-1994 se vio incrementada, sobre todo hacia el tercer tercio de la hibernación (Fig 2.2).

CAPÍTULO III

DEPREDACIÓN DE LA MARIPOSA MONARCA POR CALANDRIAS (*Icterus galbula abeillei* Lesson, *I. parisorum* Bonaparte) Y PINZONES (*Pheucticus melanocephalus* Swainson).

3.1 Introducción

El término depredación fue definido originalmente como el acto de capturar y comer a una presa (Curio 1976). Posteriormente, se señala la importancia de las defensas en las presas (Hassell 1978, Hassell y May 1985, Hassell y Anderson 1989) y de la conducta de forrajeo de los depredadores (Schoener 1971, Hassell y Southwood 1978). Malcolm (1992) menciona que la depredación es el proceso que describe las interacciones entre las defensas de las presas y las tácticas de forrajeo de los depredadores.

La depredación puede determinar o regular la densidad poblacional de las especies involucradas (Price 1984, Redfear y Pim 1992), además de originar cambios conductuales o morfológicos que resultan de la presión de selección que ejercen los depredadores a sus presas. Por ejemplo, las estrategias de protección de presas palatables tales como la criptosis y la catalepsis, o bien de presas que utilizan sus defensas químicas coloraciones de advertencia o aposematismo (Cott 1940).

Endler (1986) clasificó las defensas de las presas con base en su eficacia para detener el evento de depredación. Una de estas se refiere al aposematismo o la presencia de colores brillantes y de tono fuerte en la presa, las cuales indican toxicidad para los posibles depredadores. Estas defensas involucran un gran costo energético ya que se requiere del almacenaje y metabolismo de sustancias tóxicas (Malcolm 1992).

La mariposa monarca es un claro ejemplo de este tipo de defensas ya que las larvas se alimentan de plantas tóxicas del género *Asclepias* (Brower y Glazier 1975, Brower 1984, Malcolm y Brower 1989, Nelson 1993) perteneciente a la

familia Asclepiadaceae. La larva es capaz de almacenar los glucósidos cardíacos provenientes de las asclepias; dichos compuestos le brindan la principal protección a la monarca, ya que son los responsables de causar emésis en los vertebrados. En grandes dosis puede afectar el sistema circulatorio (Roeske *et al.* 1976, Fink y Brower 1981, Brower y Fink 1985, Malcolm 1992) ya que inhiben el transporte de los iones Na⁺ y K⁺ y a la enzima ATPasa, la cual es responsable de la alcalinización, transporte y propagación de potenciales de acción neuronales. Los glucósidos no causan efecto alguno en la mariposa ya que son transferidos de la hemolinfa al exoesqueleto (Vaughan y Jungreis 1977).

Los cardenólidos tienen una distribución diferencial en el cuerpo de la monarca. Brower y Glazier (1975) analizaron las diferentes partes del cuerpo de la monarca y encontraron un mayor contenido de glucósidos cardíacos en las alas que en el abdomen y el tórax, siendo este último el menos tóxico. La potencia emética de la mariposa para un depredador no depende exclusivamente de la concentración, ya que los cardenólidos presentes en el abdomen tienen una potencia emética tres veces mayor que las de las alas y el tórax (Brower y Glazier 1975).

La eficacia de la protección a la monarca por su contenido de compuestos tóxicos fue mostrada experimentalmente con el azulejo *Cyanocitta cristata bromia* Oberholser, al cual alimentaron con mariposas monarcas no palatables y sumamente tóxicas, las cuales le producían vómito. Después de la desagradable experiencia, el azulejo rechazaba a las posteriores monarcas que se le ofrecían a pesar de que éstas podían ser palatables (Brower y Glazier 1975).

La variación intraespecífica respecto a la potencia emética de las monarcas depende de las especies de asclepias de las cuales se alimenta la larva. *Asclepias curassavica* es la principal planta de alimentación de las poblaciones locales en los trópicos (Woodson 1954, Urquhart 1960, Brower 1985) y es considerada como una de las más tóxicas (Brower y Glazier 1975) proporcionando una eficiente defensa contra los depredadores.

Mientras que las poblaciones migrantes se alimentan generalmente de *A. syriaca* (Seiber *et al.* 1986, Malcolm 1988) las cuales se caracterizan por poseer toxinas de mediana potencia emética. Las diferentes generaciones de monarcas

(poblaciones locales) en Norteamérica se alimentan de diferentes especies de asclepias y las toxinas pasan de la larva a la pupa y adulto. Este último es capaz de transferir los cardenólidos a los huevos. La primera generación de la primavera (provenientes de las remigrantes) se alimentan de *A. viridis* y *A. asperula* ssp. *capricornus* (Lynch y Martin 1987, Martin y Lynch 1988) al parecer con concentraciones intermedias de glucósidos cardíacos.

La explotación alimenticia que hacen las monarcas de asclepias con diferentes concentraciones de glucósidos lleva al concepto de automimetismo debido a que hay variación intrapoblacional respecto al contenido de cardenólidos, por lo que una mariposa palatable puede verse exactamente igual que una coespecífica no palatable (Fink 1980).

Las calandrias y pinzones que depredan en los sitios de hibernación mexicanos tienen la misma probabilidad de atacar mariposas palatables o no palatables, aunque estas especies de aves presentan la capacidad de seleccionar partes del cuerpo de la mariposa palatables y rechazan aquellas que no lo son (Fink 1980).

Con el descubrimiento de los sitios de hibernación, se reporta la mortalidad de monarcas encontradas bajo las agrupaciones como las primeras evidencias indirectas de depredación (Urquhart 1976, Brower *et al.* 1977). Calvert *et al.* (1979) encontró que cerca del 89% de las mariposas muertas de una muestra en un sitio de hibernación en México exhibían señales de depredación. Los tipos de daño incluían mariposas completas o con pérdida de una o más alas, sin abdómenes, con abdómenes despojados de su contenido y tórax dañado, algunas veces sin músculos. Por observaciones directas determinaron que dos especies de calandrias y una especie de pinzón atacaban a las mariposas.

Las observaciones de Calvert *et al.* (1979) indicaron que las calandrias y los pinzones habían aprendido a encontrar los puntos débiles de la defensa de las mariposas monarcas. A continuación se menciona la biología de las aves que depredan a las mariposas en los sitios de hibernación mexicanos y la conducta especial de alimentación a la mariposa para evitar intoxicarse con los glucósidos cardíacos presentes en el cuerpo de las mariposas.

Calandrias

Las poblaciones de esta especie son residentes de los trópicos; pero algunas se reproducen en las zonas templadas. Sus hábitats preferenciales son las praderas y bosques pero en especial las zonas de arbustos. Se incluye en la lista de 338 especies de aves en las que todas o partes de sus poblaciones se reproducen al norte del Trópico de Cáncer e hibernan al sur del mismo. Se alimentan de frutos, néctar e invertebrados terrestres como la mariposa monarca.

La alimentación de estas aves sobre la mariposa monarca se caracteriza por su capacidad para evitar comer aquellas partes del cuerpo de la mariposa con altas concentraciones de glucósidos cardíacos, tales como alas y cutícula. Consumen los lípidos abdominales, evitando en especial, los órganos reproductivos y espermatóforos que pueden tener altos niveles de toxinas. Estas aves hacen un hoyo con su pico fino en la parte anterior del abdomen, lo agrandan al desprender la cutícula, quedando una pequeña sutura lateral a través de la cual introducen su lengua trífida y extraen los lípidos. Es común encontrar mariposas que también son despojadas de los músculos torácicos haciendo una insición en el meso y metatórax.

La distribución de estas aves no se limita a los sitios de hibernación mexicanos, además de que la mariposa representa sólo un recurso temporal por lo que la hipótesis de coevolución no es muy viable, y se cree que únicamente utilizan ventajosamente sus características morfológicas para alimentarse de las monarcas.

Pinzones

Ninguno de sus miembros es residente tropical, pero tiene uno o más congéneres que se reproducen en los trópicos e hibernan al sur del Trópico de Cáncer. Los hábitats preferenciales de esta especie son los bosques de coníferas y los bosques deciduos. Se alimentan de frutos, semillas e invertebrados terrestres.

La mariposa monarca representa un recurso abundante y de fácil acceso en las colonias de hibernación, por lo que es consumida por los pinzones. Estos no poseen la capacidad de evitar comer partes no palatables o tóxicas, debido a que tienen un pico ancho y grande adaptado especialmente para triturar semillas.

Skutch (en Bent 1968) menciona que *Pheuticus ludovicianus* es una especie relacionada con *P. melanocephalus* y se alimenta de semillas de *Stillingia acutifolia* las cuales contienen toxinas, por lo que existe la posibilidad de que los pinzones han desarrollado insensibilidad a las sustancias tóxicas (Fink 1980) pero no como resultado de la coevolución con la mariposa monarca sino de especies vegetales tóxicas especialmente de las pertenecientes a la familia Euphorbiaceae.

Los pinzones generalmente desprenden el abdomen de la mariposa, dentro del pico lo aprietan hasta que son expulsados los lípidos; generalmente tragan la cutícula y raras veces aprovechan el tórax.

Una característica particular del daño por pinzones es encontrar a las mariposas sin una o más alas. La hipótesis a este tipo de daño es que los pinzones prueban primero las alas al picotearlas, hasta desprenderlas; esto les puede dar un indicio de qué tan tóxica es la mariposa en general, seleccionando así mariposas más palatables que otras.

3.2 Objetivos.

El objetivo general de esta parte del estudio consiste en conocer y caracterizar la conducta de forrajeo y alimentación de ambas especies de aves a la mariposa monarca, en función de la estructura del rodal.

Los objetivos particulares son los siguientes:

Determinar si calandrias y pinzones atacaron de manera diferencial a las mariposas respecto a la heterogeneidad del bosque.

Determinar la cantidad de mariposas monarcas de cada sexo depredadas por calandrias y pinzones en sitios abiertos y cerrados del bosque.

Evaluar las condiciones físicas de las mariposas depredadas por cada ave en cada uno de los sitios de estudio.

3.3 Método

Tal como se describió en el capítulo anterior, las redes de intercepción de mariposas depredadas fueron dispuestas en sitios abiertos y cerrados de dosel del rodal en el cual se formó la colonia de hibernación Llano del Toro en la temporada 1993-1994 (Cap. II).

A cada mariposa depredada, capturada por redes correspondientes a sitios abiertos y cerrados, se les determinó: el tipo de depredador (calandria o pinzón), el sexo y la condición de las alas de las mariposas monarca. Las aves depredadoras de la monarca tienen un patrón característico de ataque (descrito en la introducción) y puede fácilmente distinguirse en las mariposas muertas. Las características físicas de los individuos depredados es decir, la condición, se categorizaron por medio de una escala cualitativa de uno a cuatro. Uno = alas con la mayor parte de sus escamas, coloración brillante y márgenes intactos prácticamente similares a las alas de una mariposa recién eclosionada. Dos = alas que han perdido parte de sus escamas lo cual reduce la brillantez. Tres = alas que han perdido aún más escamas y además presentan daño en los márgenes. Cuatro = el color de las alas es bastante opaco, los márgenes están rotos así como otras regiones alares también pueden estar rotas.

3.4 Análisis de los datos

Se estimó el número promedio de mariposas atacadas por pinzones y calandrias considerando el sexo de las mariposas para un período de 83 días, tanto para sitios abiertos como para los cerrados.

Para contrastar las diferencias posibles en la depredación de mariposas respecto al sexo de las mariposas atacadas y el depredador que con mayor frecuencia atacó entre los sitios, se utilizó un Análisis de Varianza (ANDEVA) de tres vías, del paquete estadístico SUPERANOVA (Gagnon *et al.* 1989).

La evaluación de la condición física de las mariposas depredadas con base en el desgaste y ruptura de las alas se realizó con la prueba de χ^2 que comparó las condiciones cada uno de los sexos de las monarcas en los sitios de percheo.

3.5 Resultados.

El número promedio de mariposas muertas de cada sexo fue mayor en los sitios abiertos. respecto a las especies depredadoras, las calandrias mataron un mayor número de mariposas que los pinzones en la colonia de hibernación Llano del Toro. Las calandrias consumieron más mariposas en sitios abiertos que en cerrados, mientras que los pinzones depredaron una proporción similar de mariposas en ambos sitios (Cuadro 3.1, Cuadro 3.2).

Ambas aves atacaron más machos que hembras en sitios abiertos y cerrados (Cuadro 3.1). Las calandrias depredaron significativamente más machos que los pinzones. Respecto a las monarcas hembras, las calandrias mataron más hembras en sitios abiertos que en cerrados mientras que los pinzones se alimentaron de una proporción similar de hembras en ambos sitios.

Cuadro 3.1 Promedio de mariposas machos y hembras (\pm E.S) depredadas por calandrias y pinzones en sitios abiertos y cerrados.

| Depredador | Sexo | Sitio | |
|------------|---------|-----------------|-----------------|
| | | Abierto | Cerrado |
| Calandrias | Machos | 6.12 \pm 0.85 | 5.05 \pm 0.82 |
| | Hembras | 5.29 \pm 0.77 | 2.77 \pm 0.58 |
| Pinzones | Machos | 4.05 \pm 0.62 | 4.75 \pm 0.78 |
| | Hembras | 1.15 \pm 0.19 | 0.97 \pm 0.18 |

Cuadro 3.2. Análisis de varianza de tres vías para determinar el efecto del depredador (calandrias vs pinzones) en cada sitio y sexo de las mariposas monarca (macho vs hembras) sobre la mortalidad de mariposas monarca capturadas en las redes de intercepción.

| Factor | <i>g.l</i> | <i>F</i> | <i>P</i> |
|--------------------|------------|----------|----------|
| Depredador | 1 | 20.2 | < 0.001 |
| Sexo | 1 | 27.93 | < 0.001 |
| Sitio x Depredador | 1 | 4.95 | < 0.05 |
| Sitio x Sexo | 1 | 1.56 | N.S |
| Depredador x Sexo | 1 | 3.72 | =0.05 |

Las condiciones de mariposas machos y hembras depredadas son diferentes en sitios abiertos que en cerrados (Tabla 3.3). De manera independiente las categorías de daño difieren dentro y entre sexos. En los sitios abiertos las mariposas machos depredadas observadas con categorías de daño (condición) de III y IV fueron mayores que los valores esperados para estas categorías. Para estas categorías de daño, las hembras observadas fueron menores que los esperados con base en el análisis de ji-cuadrada. Esta misma tendencia se encontró en los sitios cerrados para ambos sexos.

Cuadro 3.3 Análisis de heterogeneidad de una ji-cuadrada del número de machos (M) y hembras (H) de la mariposa monarca que fueron depredados por aves, en cada categoría de daño para sitios abiertos (A) y cerrados (C). Se presentan los valores del análisis de χ^2 para los sitios y el total de machos y hembras y la heterogeneidad entre ellos. Los valores esperados aparecen entre paréntesis.

| Sitio | Sexo | Categoría de daño (condición) | | | | Total | χ^2 | g.l | P |
|----------------|------|----------------------------------|------------------|----------------|--------------|-------|----------|---------|---------|
| | | I | II | III | IV | | | | |
| A | M | 111 (135.5) | 307 (343.7) | 221 (162.5) | 28 (25.2) | 667 | 45.4 | 3 | < 0.001 |
| | H | 281 (256.5) | 687 (650.3) | 249 (307.5) | 45 (47.8) | 1262 | | | |
| C | M | 63 (78.8) | 200 (206.8) | 115 (100.9) | 23 (14.5) | 401 | 39.3 | 3 | < 0.001 |
| | H | 198 (138.2) | 485 (478.2) | 219 (233.1) | 25 (33.5) | 927 | | | |
| Total | M | 174 (214.1) | 507 (550.6) | 336 (263.6) | 51 (39.7) | 1068 | 50.7 | 3 | |
| | H | 479 (438.9) | 1172 (1128.4) | 468 (540.4) | 70 (81.3) | 2189 | | | |
| Heterogeneidad | | | | | | 34.08 | | < 0.001 | |

3.6 Discusión.

Las calandrias consumieron un mayor número de mariposas que los pinzones. Esto se debe a que las calandrias al abrir el abdomen y el tórax para extraer los lípidos, evitan consumir el exoesqueleto, el cual tiene las mayores concentraciones de glucósidos cardíacos (Brower y Glazier 1975, Bond 1979). De tal forma que, al no ingerir la cutícula evitan comer del 67 al 79% del total de cardenolidos presentes en el cuerpo de las mariposas (Brower *et al.* 1988).

Por otra parte, los pinzones no son capaces de realizar las disecciones características que hacen las calandrias en el cuerpo de las mariposas, y consumen abdomenes y tórax completos. Por lo que consumen un menor número de mariposas monarcas para evitar intoxicarse. Es posible que, dado que llegan a consumir más toxinas que las calandrias, dejen de alimentarse de monarcas por un cierto período de tiempo para metabolizar los glucósidos acumulados recurriendo a otros alimentos como semillas. Aún consumiendo toxinas, se propone que los pinzones son insensibles a los glucósidos cardíacos (Fink 1980).

Ambas aves atacaron más machos que hembras monarcas en sitios abiertos y cerrados del bosque debido a que los machos presentan una menor concentración de glucósidos cardíacos que las hembras. Los glucósidos hacen que las monarcas sean impalatables a los depredadores. Las hembras contienen una mayor concentración de glucósidos debido a que poseen una mayor cantidad de lípidos que los machos; los lípidos permiten una mayor acumulación de compuestos tóxicos (Duffey 1970). De hecho, de varias muestras de mariposas obtenidas de las agrupaciones, encontramos que las hembras poseen una mayor cantidad de lípidos que los machos (Hembras $0.089 \text{ mg} \pm 0.003$, Machos 0.076 ± 0.003 ; $F(1,392) = 9.17$. $P < 0.01$) (Alonso, Rendón y Montesinos datos no publicados).

De tal forma que, a pesar de que las calandrias evitan comer partes altamente tóxicas, sí llegan a consumir toxinas disueltas en los lípidos. Esto sugiere que las calandrias son muy sensibles a los glucósidos cardíacos y seleccionan a las monarcas machos por ser las menos tóxicas.

Por lo que se sugiere que el hecho de no encontrar diferencias en el consumo de machos en sitios abiertos y cerrados, se debe al bajo contenido de los compuestos tóxicos en estas mariposas. Las calandrias atacaron más hembras en sitios abiertos que en sitios cerrados. Esto podría atribuirse al hecho de que las mariposas pierden una mayor cantidad de escamas (depósito de los glucósidos) en los sitios abiertos que en los cerrados debido al incremento de la temperatura en estos sitios y por lo tanto, la actividad de las mariposas. Fink (1980) demuestra que la concentración de glucósidos en las mariposas disminuye conforme se incrementa el grado de daño. Sin embargo, las calandrias seleccionaron hembras con condiciones de menor daño (I y II), por lo tanto más tóxicas. Esto se debe quizá, a que las hembras de menor daño también tienen mayor cantidad de lípidos (Alonso 1996, Rendón 1996). Así que, a pesar de que las calandrias consumen hembras, las cuales podrían resultarles ser muy tóxicas, prefieren atacarlas ya que representan un recurso energéticamente más atractivo. Al evitar comer la cutícula del cuerpo de las hembras, evitan gran parte de los compuestos tóxicos

Los pinzones atacaron de manera proporcional mariposas en sitios abiertos y cerrados, lo cual podría apoyar la hipótesis de insensibilidad. Sin embargo, consumieron un número bajo de hembras, en comparación con las calandrias, en sitios abiertos y cerrados, lo cual sugiere que están evitando consumir a las monarcas más tóxicas.

Por otra parte, se consumieron más machos de categoría de daño III en los sitios abiertos. En estos sitios, la actividad de las monarcas se incrementa, esto lleva a que pierdan escamas y los roces con ramas y otras mariposas dañan las alas. De tal forma que la proporción de mariposas machos dañadas en los sitios abiertos aumenta. Si a esto le agregamos el hecho de que, dada la escasa cobertura arbórea en estos sitios, la entrada de luz es mayor. Permitiendo con ello que las aves puedan seleccionar mariposas con grado de daño mayor, es decir con menos concentración de compuestos tóxicos. Además de que los machos, independientemente de sus condición, tienen menor contenido de lípidos respecto a las hembras. Esto sugiere que, dado que representan un recurso energético menor, las aves prefieren alimentarse de más machos que de hembras, pero con

condición de daño mayor y por lo tanto con menor cantidad de compuestos tóxicos.

En los sitios cerrados se muestra una tendencia similar en cuanto a la selección de mariposas. La selección de las hembras, esta esta dada principalmente por su contenido de lípidos. Aunque la proporción de hembras atacadas en estos sitios por pinzones y calandrias es muy baja. Ya que es poca la entrada de luz en estos sitios, es posible que esta sea utilizada para seleccionar a las mariposas menos tóxicas, es decir a los machos, y con categoría de daño mayor. Consumiendo una menor cantidad de mariposas hembras en sitios cerrados.

CONCLUSIONES GENERALES

Implicaciones de manejo para la REBMM

La REBMM es un mosaico de áreas abiertas y cerradas de dosel (Rendón 1996). Las áreas abiertas han sido creadas principalmente por acciones antropogénicas y están evidenciadas por caminos madereros, tocones y árboles derribados para consumo doméstico (Calvert y Brower 1981; Calvert *et al.* 1989; Snook 1993). En efecto, existen áreas naturales abiertas como son peñascos y llanos. Sin embargo, en estas áreas abiertas naturales, las mariposas no forman agrupaciones.

En este trabajo, se propone que la REBMM se maneje para que las áreas abiertas dentro del bosque y dentro de la zona núcleo de la reserva (que por ley no deben de ser aprovechadas forestalmente, Diario Oficial 1986), adquieran una cobertura de dosel cerrado. Esto se puede lograr evitando la tala ilegal y aprovechando la regeneración natural (Snook 1993). Debido a que hay ganado en la Reserva que está forrajeando libremente en el bosque, la mortandad de las plántulas del oyamel puede ser alta y por tanto, es muy limitada la regeneración natural. Por esta misma razón, las reforestaciones que se han intentado no han tenido mucho éxito (Snook 1993).

Si se llegase a cerrar el dosel en el bosque en donde la mariposas monarca forma agrupaciones, quizá haya un cambio en la conducta de las aves, siendo más homogénea la depredación.

La depredación no es sólo una de las causas de mortalidad que aumentan por la apertura del dosel. Se propuso que en sitios abiertos las monarcas pueden incrementar su actividad llevándolas a consumir sus reservas energéticas destinadas para la hibernación y la remigración (Chaplin y Wells 1982, Masters *et al.* 1988, Brower y Malcolm 1991, Alonso 1996, Rendón 1996). Al respecto de la remigración el bajo contenido de lípidos que presentarían estas mariposas al final de la temporada quizá resulten insuficientes para la remigración, muriendo las monarcas antes de llegar a los primeros sitios de oviposición (al norte de México y sur de EUA).

Pero aun más importante es el hecho de que al cerrar el dosel se disminuye la posibilidad de mortalidad por congelamiento. Diversos estudios han demostrado que la mortalidad se incrementa con la apertura del dosel por congelamiento especialmente por las tormentas. En enero de 1981, se presentó una de las tormentas más severas en la zona, la cual tan sólo en Sierra Chincua, eliminó a cerca de 2.5 millones de mariposas (el 41% de la colonia) en un período de 10 días (Calvert *et al.* 1983). En la temporada 1991-1992 con condiciones similares se reportó que cerca del 70% de la Colonia de Herrada, un sitio de hibernación altamente deforestado (E. Montesinos obs. pers.) pereció a causa de la nieve ya que muchas mariposas cayeron al suelo, quedando atrapadas por la nieve o imposibilitadas por las bajas temperaturas para regresar a las agrupaciones (Alonso *et al.* 1992). Recientemente para la temporada de hibernación 1995-1996, nevó tan sólo un día, muriendo a causa de la nevada el 6.7% de las monarcas que formaron la colonia "Mojonera alta" en el santuario Sierra Chincua (Rendón, Montesinos y Alonso datos no publ.). Mientras que en la colonia conocida como San Andrés, en la que la estructura del rodal generalmente esta constituida por renuevo, ya que han sido talados en alta proporción los árboles grandes, y muchas áreas abiertas, las monarcas muertas por la nevada conformaban capas de hasta 30 cm en algunas zonas (E. Montesinos observ. pers.)

Los resultados de este trabajo son un intento por proporcionar evidencias objetivas respecto al incremento de la mortalidad de la monarca en los sitios de hibernación mexicanos pretendiendo que sean considerados para los programas de manejo de la REBMM, especialmente en el aspecto de los aprovechamientos forestales en zonas de amortiguamiento. Aún más en reconsiderar permisos de aprovechamiento en zonas núcleo (aspecto que esta siendo sometido a consideración por el gobierno mexicano) donde mayormente se forman las colonias de monarcas.

Los bosques de oyamel son de suma importancia para el fenómeno de hibernación de la mariposa monarca. Representa a uno de los ecosistemas de gran valor debido ya que constituyen un relicto de vegetación neártica que avanzó a las montañas del centro de México durante el período glacial e

interglacial del Pleistoceno (Graham 1973). Son importantes zonas de captación pluvial ya que registran altas precipitaciones. Las propiedades físicas de su suelo permiten una eficiente absorción y retención del agua (Madrigal 1967).

Los bosques de oyamel desempeñan un papel importante en el ciclo del carbono, pues son capaces de concentrar entre veinte y cien veces más carbono que otros ecosistemas tales como pastizales o áreas agrícolas (Maserá 1995). El carbono en forma de gas (CO_2) contribuye al calentamiento global de la tierra, por lo que su retención por la vegetación disminuye el efecto de invernadero que ocasiona el calentamiento global de la tierra. Es por esto que, la deforestación de estos bosques conduciría a la pérdida de áreas potencialmente húmedas y al

En la REBMM los aprovechamientos forestales legales se permiten en zona de amortiguamiento. Las áreas destinadas anualmente para tal evento son designadas por personal del Instituto Nacional de Ecología. Estas no son aprovechadas nuevamente por un período largo de tiempo con la finalidad de permitir la recuperación del bosque gracias al crecimiento de los individuos que permanecieron, la regeneración natural, la productividad y el establecimiento de individuos sembrados durante los programas de reforestación (los cuales se llevan a cabo después de terminado el aprovechamiento forestal). Sin embargo, los métodos de aprovechamiento en la REBMM han consistido en la corta de los árboles en las mejores condiciones, los cuales podrían proporcionar el banco de semillas que generase mejores individuos desde el punto de vista genético por lo que muy probablemente sean fenotípicamente los mejores. Por otra parte el arrastre de los troncos destruye prácticamente a todas las plántulas que se estaban estableciendo por regeneración natural. Finalmente, los sistemas de regeneración artificial en la zona no han sido lo suficientemente exitosos ya que las personas encargadas de la reforestación carecen de una capacitación adecuada que garantice la sobrevivencia de los individuos.

LITERATURA CITADA

- Ackery P.R. 1984. Systematics and faunistic studies on the butterflies. En: Vane-Wright R.I. y Ackery P.R. (Eds.). The Biology of Butterflies. Academic Press, Londres pp. 9-21.
- Ackery P.R. y R.I. Vane-Wright. 1984. Milkweed Butterflies: Their cladistic and biology. London: British Museum (Natural History) e Ithaca New York Cornell University Press.
- 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 (Biología) UNAM.
- Alonso M.A. 1996. Biology and conservation of overwintering monarch butterflies in Mexico. Ph.D Thesis. University of Florida, USA.
- Alonso M.A. y A. Arellano. 1989. Mariposa monarca. Su hábitat de hibernación. Ciencias 15: 6-11
- Alonso M.A. y L.P. Brower. 1994. From model to mimic: age-dependent unpalatability in monarch butterflies. Experientia 50:176-181.
- Alonso M.A., A. Arellano y L.P. Brower. 1992. Influence of temperature, surface body moisture and height above ground on the survival of monarch butterflies overwintering in Mexico. Biotropica 24: 415-419.
- Alonso M.A., J.I. Glendinning y L.P. Brower. 1993. The influence of temperature on crawling, shivering and flying in overwintering monarch butterflies in Mexico. En: Malcolm S.B. y Zalucki M.P. (Eds.). Biology and conservation of the monarch butterfly. Science Papers No. 38, Natural History Museum, Los Angeles County. pp 309-314.
- Anderson J.B. y L.P. Brower. 1993. Cold-hardiness in the annual cycle of monarch butterfly. En: Malcolm S.B. y Zalucki M.P. (Eds.). Biology and conservation of the monarch butterfly. Science Papers No. 38, Natural History Museum, Los Angeles County. pp. 157-164.
- Anderson J. B. y L. P. Brower. 1996. Freeze-protection of overwintering monarch butterflies in Mexico: critical role of the forest as a blanket and an umbrella. Ecological Entomology 21: 107-116.

- Arellano A., J. I. Glendinning., J. B. Anderson., y L. P. Brower. 1993. Interspecific comparisons of the foraging dynamics of black-backed orioles and black-headed grosbeaks on overwintering monarch butterflies in Mexico. En: Malcolm S.B. y Zalucki M.P. (Eds.). *Biology and conservation of the monarch butterfly*. Science Papers No. 38, Natural History Museum, Los Angeles County pp. 315-322.
- Barker J. F. y W.S. Herman. 1973. On the neuroendocrine control of ovarian development in the monarch butterfly. Journal of Experimental Zoology 183:1-10.
- Barker J. F. y W.S. Herman. 1976. Effect of photoperiod and temperature on reproduction of monarch butterfly *Danaus plexippus*. Journal of Insect Physiology 22:1565-1568.
- Bellas T.E., R.G. Brownlee y R.M. Silverstein. 1974. Isolation, tentative identification, and synthesis studies of the volatile components of the hairpencil secretion of the monarch butterfly. Tetrahedron Letters 30:2267-2271.
- Boppré M. 1993. The American monarch: Courtship and chemical communication of a peculiar danaine butterfly. En: Malcolm S.B. y Zalucki M.P. (Eds.). *Biology and conservation of the monarch butterfly*. Science Papers No. 38, Natural History Museum, Los Angeles County. pp 29-41.
- Boggs C.L. y Gilbert L.E. 1979. Male contribution to egg production in butterflies: Evidences for transfer of nutrients at mating. Science 206: 83-84.
- Brower L.P. 1977. Monarch Migration. Natural History 86: 40-53.
- Brower L.P. 1984. Chemical defences in butterflies. En: Vane-Wright R.I. y P.R. Ackery (eds.) *The biology of butterflies*. Academic Press, London, pp. 109-134.
- Brower L.P. 1985. New perspectives on the migration biology of the monarch butterfly, *Danaus plexippus* L. En: Rankin M.A. (Ed.). *Migration: Mechanisms and adaptive significance*. University of Texas Marine Science Institute. Contributions Marine Science 27 (Suplemento): 748-785.

- Brower L.P. 1995. Understanding and misunderstanding the migration of the monarch butterfly (Nymphalidae) in North America: 1857-1995. Journal of the Lepidopterists' Society 49: 304-385.
- Brower L.P. y S.C. Glazier. 1975. Localization of heart poisons in the monarch butterfly. Science 206:83-84.
- Brower L.P. y W.H. Calvert. 1985. Foraging dynamics of bird predators on overwintering monarch butterflies in Mexico. Evolution 39: 852-868.
- Brower L.P. y L.S. Fink. 1985. A natural toxic defense system in butterflies vs. birds. Annals of the New York Academy of Sciences 443:171-186.
- Brower L.P. y S.B. Malcolm. 1991. Animal migrations: endangered phenomena. American Zoologist 31: 265-276.
- Brown J.J. y G.M. Chippendale. 1974. Migration of the monarch butterfly, *Danaus plexippus*: Energy source. Journal of Insect Physiology 20: 1117-1130.
- Calvert W.H. y Brower L.P. 1981. The importance of forest cover for the survival of overwintering monarch butterflies (*Danaus plexippus*). Journal of the Lepidopterists' Society 35: 216-225.
- Calvert W. H. y J. A. Cohen. 1983. The adaptive significance of crawling up onto foliage for the survival of grounded overwintering monarch butterflies (*Danaus plexippus*) in Mexico. Ecological Entomology 8: 471-474.
- Calvert W.H. y Brower L.P. 1986. The location of monarch butterfly (*Danaus plexippus* L.) overwintering colonies in Mexico in relation to topography and climate. Journal of the Lepidopterists' Society 40: 164-187.
- Calvert W.H. y R.O. Lawton. 1993. Comparative phenology of variation in size, weight, and water content of eastern North American monarch butterflies at five overwintering sites in Mexico. En: Malcolm S.B. y Zalucki M.P. (Eds.). Biology and conservation of the monarch butterfly. Science Papers No. 38, Natural History Museum, Los Angeles County. pp. 299-307.
- Calvert W.H., L.E. Hedrick y L.P. Brower. 1979. Mortality of the monarch butterfly (*Danaus plexippus* L.): avian predation at five overwintering sites in Mexico. Science 204:847-851.

- Calvert W.H., W. Zuchowski y Brower L.P. 1982. The impact of forest thinning on microclimate in monarch butterfly (*Danaus plexippus* L) overwintering areas of Mexico. Boletín de la Sociedad Botánica de México 42: 11-18.
- Calvert W. H., W. Zuchowski y L. P. Brower. 1983. The effect of rain, snow and freezing temperatures on overwintering monarch butterflies in Mexico. Biotropica 15:42-47.
- Calvert W.H., L.P. Brower y R.O. Lawton. 1992. Mass flight response of overwintering monarch butterflies (Nymphalidae) to cloud-induced changes in solar radiation intensity in Mexico. . Journal of the Lepidopterists' Society 46: 97-105.
- Calvert W.H., S.B. Malcolm., J. I. Glendinning., L.P. Brower., M.P. Zalucki., T. Van-Hook., J.B. Anderson y L.C. Snook. 1989. Conservation biology of monarch butterfly overwintering sites in Mexico. Vida Silvestre Neotropical 2: 38-48.
- Cenedella R.J. 1971. The lipids of the female monarch butterfly, *Danaus plexippus* during fall migration. Insect Biochemistry 1: 244-247.
- Chaplin S.B. y P.H. Wells.1982. Energy reserves and metabolic expenditures of monarch butterflies overwintering in southern California. Ecological Entomology 7: 249-256.
- Chapman R.F. 1982. The insects. Structure and function. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts USA.
- Church H.K. 1960. Heat loss and the body temperature of the flying insects II. Heat conduction within the body and it loss by radiation and convection. Journal of Experimental Biology 37: 187-212.
- Cockrell B.J., S.B. Malcolm y L.P. Brower. 1993. Time, temperature, and latitudinal constraints on the annual recolonization of eastern North America by the monarch butterfly. En: Malcolm S.B. y Zalucki M.P. (Eds.). Biology and conservation of the monarch butterfly. Science Papers No. 38, Natural History Museum, Los Angeles County. pp. 233-252.
- Cott H.B. 1940. Adaptive coloration in animals. Methuen London.
- Curio E. 1976. The ethology of predation. Springer-Verlag. Berlin

- De la Maza-Elvira R.G. 1978. Se inició la migración de la mariposa monarca. Boletín Informativo de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología 4: 3.
- De la Maza-Elvira R. G. 1995. La monarca del vuelo. Ciencias 37:4-18.
- De la Maza-Elvira R.G., J. De la Maza-Elvira y A. Díaz. 1977. Movimientos migratorios de monarcas en el estado de Oaxaca, Mexico. Boletín Informativo de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología 3: 12.
- De la Maza-Elvira J. 1993. Investigations of possible monarch overwintering areas in Central and Southeastern Mexico. En: Malcolm S.B. y Zalucki M.P. (Eds.). Biology and conservation of the monarch butterfly. Science Papers No. 38, Natural History Museum, Los Angeles County. pp. 295-297.
- Diario Oficial de la Federación. 1980. Organo del Gobierno Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos. Decreto zona de reserva y refugio de la fauna silvestre los lugares donde la mariposa monarca hiberna. Disposición 25 de mayo de 1980.
- Diario Oficial de la Federación. 1986. Organo del Gobierno Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos. Decreto de la Reserva Especial de la Biosfera "Mariposa Monarca". Disposición 30 de septiembre de 1986. Decreto jueves 9 de octubre.
- Duman J.G. y K. Horwath. 1983. The role of hemolymph proteins in the cold tolerance of insect. Annual Review of Physiology 45:261-270.
- Endler J.A. 1986. Defence against predators. En: Predator-prey relationships: Perspectives and approaches from study of lower vertebrates. University of Chicago, Chicago. pp. 109-134.
- Espejo-Serna A., J. L. Brunhuber G. Segura y J. Ibarra. 1992. La vegetación de la zona de hibernación de la mariposa monarca (*Danaus plexippus* L.) en la Sierra Chincua. Tulane Studies in Zoology and Botany. Supplementary Publication 1:79-98.
- Feldman D., J. Gagnon., R. Hofman., J. Simpson. 1986. StatView 512+. Abacus Concepts; Inc. Published Brain Power Inc.
- Fink L.S 1980. Bird predation on overwintering monarch butterflies. B.A. Thesis. Department of Biology of Amherst College, USA.

- Fink L.S. y L.P. Brower. 1981. Birds can overcome the cardenolide defense of monarch butterflies in Mexico. Nature 291:67-70.
- Gagnon J., J. Roth, B. Finzer, R. Hofmann, K. Haycock, J.Simpson, D. Feldman. 1989. Superanova. Abacus concepts, Inc. Berkeley California.
- Glendinning J. I., A.M. Alonso y L.P. Brower. 1988. Behavioral and ecological interactions of foraging mice (*Peromyscus melanotis*) and overwintering monarch butterflies (*Danaus plexippus*) in Mexico. Oecologia 75:222-227.
- Graham A. 1973. History of the arborescent temperate element in the northern Latin America biota. En. A. Graham (Ed.) Vegetation and vegetational history of northern Latin America. Elsevier Scientific Publishing Co., New York, pp. 301-324.
- Hassell M.P. 1978. The Dynamics of arthropod Predator-Prey systems. Princenton University Press. Princenton
- Hassell M.P. y T.R.E. Southwood. 1978. Foraging strategies of insects. Annual Review of Ecology System 9:75-98.
- Hassell M.P. y R.M. May. 1985. From individual behaviour to populations dynamics. En: Sibley R.M. y Smith R.H. (eds). Behavioural Ecology. Ecological Consequences of Adaptive Behaviour. Blackwell Scientific Pub. pp 3-32.
- Hassell M.P. y R.M. Anderson. 1989. Predator-prey and host-pathogen interactions. En: Cherrett J.M. (ed.). Ecological Concepts. The contributions of ecology to an understanding of the natural world. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 147-196.
- Herman W.S. 1973. The endocrine basis of reproductive inactivity in monarch butterflies overwintering in Central California. Journal of Insect Physiology 19:1883-1887.
- Herman W.S., L.P. Brower y W.H. Calvert. 1985. Reproductive tract development in monarch butterflies overwintering in California and Mexico. . Journal of the Lepidopterists' Society 43: 50-58.
- Herman W.S. 1993. Endocrinology of the monarch butterfly. En: Malcolm S.B. y Zalucki M.P. (Eds.). Biology and conservation of the monarch butterfly

- Science Papers No. 38, Natural History Museum, Los Angeles County. pp 143-156.
- Hilburn D.J. 1989. A non-migratory, non-diapausing population of the monarch butterfly, *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Danaidae) in Bermuda. Florida Entomologist 72: 494-499.
- James D.G. 1986. Effect of temperature upon energy reserves of the monarch butterfly, *Danaus plexippus* (L.) (Lepidoptera: Danaidae). Australian Journal of Zoology 34: 373-379.
- Jones D.S. y B.J. MacFadden. 1982. Induced magnetization in the monarch butterfly *Danaus plexippus* (Insecta, Lepidoptera). Journal of Experimental Biology 96: 1-9.
- Kanz J.E. 1977. The orientation of migrant and no migrant monarch butterflies, *Danaus plexippus* (L.). Psyche 84: 120-140.
- Kelley R.B., J.N. Seiber, A.D. Jones, H.J. Segall y L.P. Brower. 1987. Pyrrolizidine alkaloids in overwintering monarch butterflies (*Danaus plexippus*) from Mexico. Experientia 43:943-946.
- Kitching I.J. 1986. Allozyme variation in the milkweed butterflies (Lepidoptera: Danainae). Zoological Journal of the Linnean Society 86:367-389.
- Kitching I.J., Ackery P.R. y Vane-Wright R.I. 1993. Systematic perspectives on the evolution of the monarch butterfly. En: Malcolm S.B. y Zalucki M.P. (Eds.). *Biology and conservation of the monarch butterfly*. Science Papers No. 38, Natural History Museum, Los Angeles County. pp. 11-16.
- Kristensen N.P. 1984. Studies on the morphology and systematics of primitive Lepidoptera (Insecta). Steenstropia 10:141-191.
- Lesman C.A. y W.S. Herman. 1981. Flight enhanced juvenile hormone inactivation in *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Danaidae). Experientia 37:599-601.
- Lynch S.P. y R.A. Martin. 1987. Cardenolide content and thin-layer chromatography profiles of monarch butterflies, *Danaus plexippus* L., and their larval host-plant milkweed, *Asclepias viridis* Walt., in Northwestern Louisiana. Journal of Chemical Ecology 13: 47-70.

- Madrigal S.X. 1967. Contribución al conocimiento de la ecología de los bosques de oyamel (*Abies religiosa* (H.B.K.) Schlecht y Cham.) en el Valle de Mexico. Instituto Nacional de investigaciones Forestales. Boletín Técnico 18. Mexico, D.F. Mexico.
- Malcolm S.B. 1992. Prey defense and predator foraging. En: M.J. Crawley (ed.). *Natural enemies: The Population Biology of Predators, Parasites and Diseases*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England. pp 458-475.
- Malcolm S.B. y L.P. Brower 1989. Evolutionary and ecological implications of cardenolide sequestration in the monarch butterfly. Experientia 45: 284-294.
- Malcolm S.B., B.J. Cockrell y L.P. Brower. 1993. Spring recolonization of eastern North America by the monarch butterfly: Successive brood or single sweep migration? En: Malcolm S.B. y Zalucki M.P. (Eds.). *Biology and conservation of the monarch butterfly*. Science Papers No. 38, Natural History Museum, Los Angeles County. pp 253-268.
- Marx E.N. 1963. The first record of *Danaus plexippus* L. from Australia. Journal of Entomological Society of Queensland 2:8.
- Martin R.A. y S.P. Lynch. 1988. Cardenolide content and thin-layer chromatography profiles *Danaus plexippus* L., and their larval host-plant milkweed, *Asclepias asperula* subsp. *capricornus* Woods., in North Central Texas. Journal of Chemical Ecology 14: 295-318.
- Masera-Cerutti O. 1995. Los bosques y el cambio climático global. Revista de la Universidad de Mexico 536-537: 43-47
- Masters A. R. 1993. Temperature and thermoregulation in the monarch butterfly. En. Malcolm S.B. y Zalucki M.P. (Eds.). *Biology and conservation of the monarch butterfly*. Science Papers No. 38, Natural History Museum, Los Angeles County. pp 147-156.
- Masters A. R., S. B. Malcolm, y L. P. Brower. 1988. Thermoregulatory behavior and adaptations for overwintering in the monarch butterfly (*Danaus plexippus*) in Mexico. Ecology 69, 458-467.

- Mosiño-Alemán P.A. y E. García. 1974. The climate of Mexico. En: R.A. Brysen y F.K. Hare (eds). World survey of climatology. Elsevier, Amsterdam. pp. 345-404.
- Nelson C.J. 1993. Sequestration and storage of cardenolides and cardenolides glycosides by *Danaus plexippus* y *Danaus chrysippus petelia* when reared on *Asclepias fruticosa*: with a review of some factors that influence sequestration. En: Malcolm S.B. y Zalucki M.P. (Eds.). Biology and conservation of the monarch butterfly. Science Papers No. 38, Natural History Museum, Los Angeles County. pp. 91-105.
- New T.R. 1991. Butterfly Conservation. Oxford University Press. Australia.
- Oberhauser K.S. 1988. Male monarch butterfly spermatophore mass and mating strategies. Animal Behaviour 36: 1384-1388.
- Ortíz-Monasterio F.O., V. Sánchez, H.G. Liquidano y M Venegas. 1984. Magnetism as a complementary factor to explain orientation systems used by monarch butterflies to locate their overwintering areas. Atala 9: 14-16
- Pan M. L. y G.R. Wyatt. 1971. Juvenile hormone induces vitellogenic synthesis in the monarch butterfly. Science 174:503-505.
- Pan M. L. y G.R. Wyatt. 1976. Control of vitellogenic synthesis in the monarch butterfly by juvenile hormone. Developmental Biology 54:127-134.
- Price P.W. 1984. Insect Ecology. Willey-Interscience publications.
- Redfearn A. y S.L Pim. 1992. Natural enemies and community dynamics. En: M. J. Crawley (ed.). Natural enemies: the population biology of predators, parasites and diseases. Blacwell Scientific Publications. Oxford, England. pp. 395-411.
- Rendón-Salinas E. 1996. Diagnóstico de las mariposa monarca hibernantes que intentaron alimentarse y la estructura del rodal del bosque, dónde se agrupó la colonia del Llano del Toro en Sierra Chincua, Mich., durante la temporada de hibernación 1993-1994. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias UNAM. Mexico. En Prensa.
- Roeske C.N., J.N. Seiber, L.P. Brower y C.M. Moffit. 1976. Milkweed cardenolides and their comparative processing by monarch butterflies. Recent Advances in Phytochemistry 10: 93-167.

- Schneider D. 1993. Danaine butterflies: A didactic story about chemical ecology. En: Malcolm S.B. y Zalucki M.P. (Eds.). Biology and conservation of the monarch butterfly. Science Papers No. 38, Natural History Museum, Los Angeles County. pp. 19-28.
- Scoble M.J. 1992. The lepidoptera: Form, function and diversity. Oxford University Press.
- Scott J. A. 1986. The butterflies of North America. Standford University Press. Standford, California. EUA.
- Schmidt-Koenig K. 1993. Orientation of autumn migration in the monarch butterfly. En: Malcolm S.B. y Zalucki M.P. (Eds.). Biology and conservation of the monarch butterfly. Science Papers No. 38, Natural History Museum, Los Angeles County. pp. 275-283.
- Seiber J.N., L.P. Brower, S.M. Lee, M.M. McChesney, H.T.A. Cheung, C.J. Nelson y T.R. Watson. 1986. Cardenolide connection between overwintering monarch butterflies from Mexico and their larval food plant, *Asclepias syriaca*. Journal of Chemical Ecology 12: 1157-1170.
- Snook L. 1993. Conservation of the monarch butterfly reserve in Mexico: focus on the forest. En: Malcolm S.B. y Zalucki M.P. (Eds.). Biology and conservation of the monarch butterfly. Science Papers No. 38, Natural History Museum, Los Angeles County. pp. 363-376.
- Soto J.C., y L. Vázquez. 1993. Vegetation types of monarch butterfly overwintering habitat in Mexico. En: Malcolm S.B. y Zalucki M.P. (Eds.). Biology and conservation of the monarch butterfly. Science Papers No. 38, Natural History Museum, Los Angeles County. pp. 287-293.
- Stehr F.W. 1987. Immature Insects. Kendall/ Hunt, Dubuque Iowa.
- Turuner S. y G.M., Chippendale. 1981. Lipid transport in the migrating monarch butterfly *Danaus p. plexippus*. Experientia 37: 266-268.
- Tuskes P.M. y L.P. Brower. 1978. Overwintering ecology of the monarch butterfly, *Danaus plexippus* in California. Ecological Entomology 3: 141-153.
- Urquhart F.A. 1960. The monarch Butterfly. University Toronto Press.

- Urquhart F.A. 1970. Mechanism of cremaster withdrawal and attachment in pendant rhopaloceros pupae (Lepidoptera). Canadian Entomology 102: 1587-1592.
- Urquhart F.A. 1976. Found at last: The monarch's winter home. National Geographic 150: 160-173.
- Urquhart F.A. y N.R. Urquhart. 1976. The overwintering site of the eastern population of the monarch butterfly (*Danaus plexippus plexippus*: Danaidae). Journal of the Lepidopterists' Society 30: 73-87.
- Urquhart F. A. y N.R. Urquhart. 1977. Overwintering area and migratory routes of the monarch butterfly (*Danaus plexippus plexippus*, Lep. Danaidae) in North America with special reference to the western population. Canadian Entomologist
- Urquhart F.A. y 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 Neovolcanic Plateau of Mexico. Canadian Journal of Zoology 56: 1759-1754.
- Van-Hook T. 1993. Non-random mating in monarch butterflies overwintering in Mexico. En: Malcolm S.B. y Zalucki M.P. (Eds.). Biology and conservation of the monarch butterfly. Science Papers No. 38, Natural History Museum, Los Angeles County. pp. 49-60.
- Vane-Wright R.I. 1993. The Columbus hypothesis: An explanation for the dramatic 19th century range expansion of the monarch butterfly. En: Malcolm S.B. y Zalucki M.P. (Eds.). Biology and conservation of the monarch butterfly. Science Papers No. 38, Natural History Museum, Los Angeles Count. pp. 179-187.
- Vaughan G.L. y Jungreis A.M. 1977. Insensitivity of lepidopteran tissues to ouabain: Physiological mechanism for protection from cardiac glycosides. Journal of Insect Physiology.
- Walford P. 1980. Lipids in the life cycle of the monarch butterfly (*Danaus plexippus*). Senior Honor Thesis. Amherst College, Amherst. Massachusetts USA.

- Wells H., P.H. Wells y S.H. Rogers. 1993. Is multiple mating an adaptive feature of monarch butterfly winter aggregation?. En: Malcolm S.B. y Zalucki M.P. (Eds.). Biology and conservation of the monarch butterfly. Science Papers No. 38, Natural History Museum, Los Angeles County, pp. 61-68.
- Wells H. y P.H. Wells. 1992. The monarch butterfly: A review. Bulletin Southern California Academic Sciences. 91: 1-25 Woodson R.E. Jr. 1954. The North American species of *Asclepias* L. Annals of the Missouri Botanical Garden 41:1-211
- Woodson R.E. Jr. 1954. The North American species of *Asclepias* L. Annals of the Missouri Botanical Garden 41:1-211.
- Zalucki M.P. 1982. Temperature and rate of development in *Danaus plexippus* L. and *Danaus chrysippus* L. (Lepidoptera: Nymphalidae). Journal of Australian Entomological Society 21: 241-246.
- Zar J. H. 1984. Biostatistical Analysis Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.