

4
2ej.

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"ESTUDIO DE UN SISTEMA DEFENSIVO DE LA MARIPOSA
MONARCA (Danaus plexippus L.) EN LOS SITIOS
DE HIBERNACION EN MEXICO"

T E S I S
que para obtener el titulo de:
B I O L O G O
p r e s e n t a
ALFONSO ALONSO MEJIA

México, D.F.

Septiembre, 1987



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

INDICE.

Resumen	5
Introducción	7
Antecedentes	28
Materiales y Métodos	33
Resultados	44
Discusión	59
Conclusiones	75
Agradecimientos	77
Bibliografía	79

RESUMEN.

La última generación de la mariposa monarca del verano en norte américa migra cada año hasta el Eje Neovolcánico en México. Las mariposas se agregan en colonias, en bosques de oyamel (Abies religiosa), en un estado de diapausa, en donde las mariposas deben de conservar sus reservas de lípidos, evitar las bajas temperaturas, la desecación, el exceso de calor y la depredación. Todo ésto lo logran con conductas muy especializadas asociadas a un sistema defensivo integral. Como parte importante del sistema, están las conductas de caminar, aletear y trepar en la vegetación mas próxima, conductas que presentan todas las mariposas que se encuentran temporalmente en el suelo. El calor producido por la mariposa al aletear le permite incrementar su temperatura interna lo suficiente para caminar y trepar en la vegetación, lo cual es de crucial importancia en los periodos de mal tiempo, cuando la temperatura ambiente es muy baja y las mariposas están mojadas. Al estudiar estas conductas se demuestra que la mariposa utiliza cinco diferentes fuerzas de aleteo en tres posiciones diferentes de las alas, dependiendo de su temperatura corporal. La temperatura mínima (ambiente) en la que la mariposa presenta todavía la conducta de caminar es de 3.3°C (temperatura corporal) y es de 5°C la temperatura mínima para la conducta de aletear (temperatura corporal). A mayor diferencia entre la temperatura corporal de la mariposa y la ambiente, mayor es la frecuencia del aleteo, y mayor es el ángulo de apertura de las alas de las mariposas. La mortalidad de la monarca es

dependiente de la temperatura ambiente y de la altura a la que la mariposa se percha durante la noche en la vegetación baja. Entre más cerca este del suelo, mayor es su probabilidad de morir por congelamiento. Las mariposas que alcanzan a trepar 25 cm de altura, reducen grandemente la posibilidad de quedar dañadas por las bajas temperaturas. La mortalidad por congelamiento es altamente diferente dependiendo de si la mariposa esta seca o mojada. El número de ratones de la especie Peromyscus melanotis aumenta en las colonias en donde la mariposa se agrupa. Por medio de algunos experimentos se examinó el impacto potencial de su depredación en las colonias, y la variación respecto a la accesibilidad y al grado de desecación de la mariposa. Estos resultados sugieren que los ratones prefieren a las mariposas hidratadas del piso de las colonias (vivas, moribundas, y recientemente muertas), pero si éstas son muy pocas, entonces los ratones buscan en la vegetación baja. Los ratones comúnmente se comen todo el abdomen de las mariposas deshidratadas y de las mariposas "inaccesibles", aquellas perchadas más cerca del suelo, mientras que seleccionan los contenidos abdominales de las mariposas hidratadas y de las accesibles, evitando la exocutícula, que es en donde se concentran los glucósidos cardiacos. Parece ser que las mariposas deshidratadas son comidas únicamente como último recurso. Se discuten varias explicaciones por las que los ratones se alimentan preferencialmente de las monarcas hidratadas. Se concluye que los riesgos combinados de mortalidad por ratones o por congelamiento parecen ser una gran presión selectiva para explicar la marcada conducta de las mariposas de alejarse del suelo.

INTRODUCCION

Aspectos generales. La mariposa monarca (Danaus plexippus) ha despertado gran interés, tanto en el ámbito científico, como en el del público en general, especialmente por su conducta migratoria y de agrupación masiva en varios lugares del mundo. Se han reconocido movimientos migratorios tanto en las monarcas de Australia (James, en revisión; Kitching, en revisión; Scheermeyer, en revisión) en las de Costa Rica (Haber, en revisión), así como en las del Norte de América (Brower, 1977, 1985).

En Australia varias especies de la subfamilia Danainae forman agrupaciones en la parte norte de la costa este durante el invierno, incluyendo varias especies de los géneros Euploea, Tirumala, y ocasionalmente Danaus affinis. Habiendo diferencias importantes en su conducta y en su estado reproductivo (Scheermeyer, en revisión). En América, las mariposas monarca vuelan hacia dos regiones principales de "hibernación": 1) Las monarcas del oeste de las Montañas Rocallosas migran hacia las costas de California, entre las ciudades de San Francisco y Los Angeles. El lugar más famoso es el "Pacific Grove", en la Península de Monterrey, California, en donde las mariposas perchan en árboles de eucalipto por varios cientos de miles (Urquhart y Urquhart, 1977; Lane, en revisión). 2) Las mariposas del este de las Rocallosas, migran desde la región de los Grandes Lagos en Canada, para hibernar tanto en las costas del Golfo de Mexico, en Florida,

en colonias muy pequeñas, como en el Eje Neovolcánico en México, donde se forman colonias de varios millones de mariposas (Urquhart, 1976; Brower, 1985, 1986; Figura 1).

El primer investigador interesado en los movimientos migratorios de la mariposa monarca fue el profesor canadiense Fred A. Urquhart. Marcando a las mariposas con etiquetas de papel, pudo inferir algunas de las rutas de migración, citando que en ocasiones las mariposas se desplazan hasta 3 000 Km. Fue hasta 1975 cuando el profesor Urquhart, con ayuda de muchos voluntarios, encontró los sitios de hibernación en México, en el estado de Michoacán (Urquhart, 1976; Urquhart y Urquhart, 1977, 1979a, b).

La mariposa monarca es una de las 157 especies de las llamadas mariposas de las asclepias; la mayoría son de África y Asia, mientras que se encuentran únicamente cuatro especies en Norte América, de las que solamente una es migratoria (Scott, 1986). Las asclepias son muy importantes en la vida de las mariposas, ya que éstas, cuando se están alimentando como larvas, almacenan sustancias tóxicas provenientes de la planta, que en el adulto se traducen como parte del sistema defensivo, provocando el vómito en algunas aves que se alimentan de ellas (Fink y Brower, 1981).

En el verano, la monarca se encuentra ampliamente distribuida en Norte América. La larva consume vorazmente las hojas de casi todas las especies del género Asclepias. Pasa por 5 estadios larvales en un periodo aproximado de

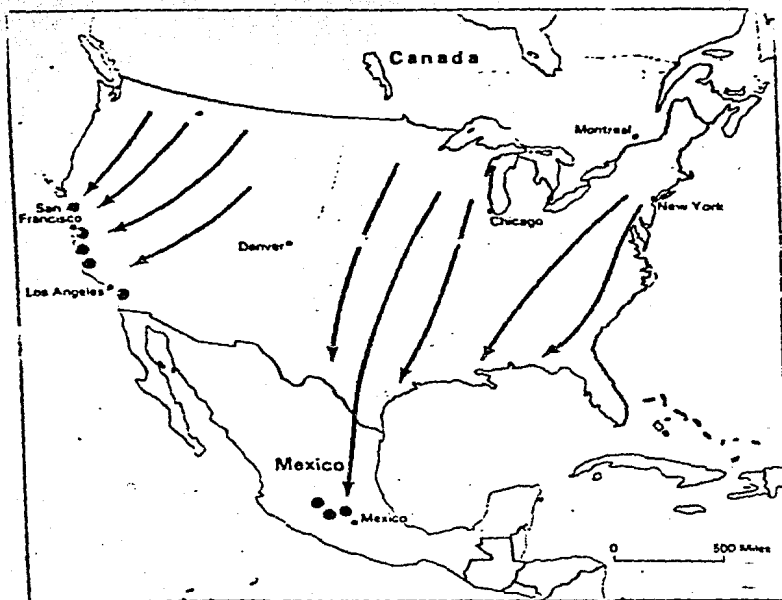


Fig. 1. Las mariposas monarca que emergen en el oeste de las Montañas Rocallosas, migran a los sitios de hibernación de las costas de California. Aquellas que emergen en la parte este de las Rocallosas migran principalmente al Eje Neovolcánico, en México. Los ● representan las colonias de hibernación. Tomado de Brower, 1986.

dos semanas, llega a crisalida y una semana mas tarde emerge como una mariposa adulta. Generalmente en tres días el adulto esta listo para aparearse, empezando un nuevo ciclo. La tasa de desarrollo es dependiente de la temperatura, por lo que el número de generaciones varia de un año a otro (Urquhart, 1960; Brower, 1977). Las monarcas que emergen a finales de agosto y principios de septiembre, difieren mucho de las otras generaciones tanto en conducta como en aspectos físicos. Esta es la generación que migra a los sitios de hibernación. Los huevos y las pupas son muy sensibles a los cambios de temperatura y de duración del día que suceden a finales del verano. Un ambiente frio ($<20^{\circ}\text{C}$), con un acortamiento en el largo del día ($<12\text{ h}$ con luz), se traduce en la monarca en la disminución de la secreción de la hormona juvenil y con esto, entra en diapausa, provocando: desarrollo incompleto de las gónadas, conducta sexual escasa, movimientos migratorios y gregarismo (Herman, 1985; Brower, 1985), aunque todo esto no está bien entendido en las poblaciones del oeste, por las altas temperaturas en California (Brower, op. cit.). En Australia, la conducta del no apareamiento y de la migración son inducidos principalmente por la temperatura ($<18^{\circ}\text{C}$) al principio de la vida del adulto (James, 1983).

La larva de la monarca puede convertir cerca del 81% de los carbohidratos, presentes en las hojas de las asclepias, en lípidos. El consumo energético en la metamorfosis es muy alto, una vez que la mariposa emerge como adulto tiene únicamente el 14% de lípidos con respecto a su peso

seco (Brower et al., en revisión). Walford (1980) cita que la media del contenido de lípidos de las mariposas migratorias de Massachusetts, New Jersey, Kansas y Florida, se incrementa en un 500% conforme se acercan a los sitios de hibernación. Esto se debe a la abundancia de compuestas en flor en el camino y también a que la conversión de carbohidratos a lípidos es un proceso dinámico que ocurre durante la migración al Sur, al menos para las poblaciones del este (Brower, 1985).

Es muy importante para las mariposas en hibernación un alto contenido de lípidos. En enero, las monarcas en hibernación tienen del 32 al 38% de su peso seco en lípidos, pero a finales de marzo decae hasta un 25%. En California, el contenido de lípidos varía grandemente entre los individuos, decayendo de un 40% cuando arriban a los sitios, a un 20% cuando regresan (Brower et al., en revisión; Dayton y Bell, en revisión).

La migración de las mariposas monarca. Las mariposas monarca, al migrar, evitan el invierno extremoso en el Norte de América, y al inmigrar explotan la abundancia de asclepias en el verano como plantas de alimentación de la larva. El "algodoncillo", nombre común de las asclepias, ha tenido una gran radiación adaptativa durante el Cenozoico, conociéndose hasta ahora 108 especies (Woodson, 1954; Brower, 1977, 1985).

Las mariposas monarca no migran de noche, sino que establecen agrupaciones temporales de reposo. La dirección de la

migración, la existencia de árboles apropiados en los que puedan agruparse, las fuentes de néctar, así como la topografía, son los factores principales de la selección del lugar de reposo, pero no son ni tan grandes, ni tan compactos, como los de los sitios de hibernación en México (Urquhart, 1960; Urquhart y Urquhart, 1979a). A causa de los fuertes vientos varios miles de mariposas son desviadas de su ruta, pasando por las Islas del Caribe hacia las Sierras de Guatemala y Honduras. Ya que no hay condiciones invernales extremas en la zona, al parecer las monarcas son sexualmente activas. Hasta ahora se sabe muy poco de la biología de la mariposa en estos lugares (Urquhart y Urquhart, 1978).

Las monarcas que migran al sur a finales del otoño - son cuatro o cinco generaciones posteriores a las que migraron del año anterior, por lo que la migración no es el resultado del aprendizaje, como en los casos de aves y peces. Se han propuesto muchas hipótesis para tratar de explicar cómo es que encuentran el camino a los sitios de hibernación. El uso de la polarización de la luz solar en el cielo, ajustando periódicamente el ángulo de vuelo (Hyatt y Kreithen, en revisión) y la orientación en base al polo magnético de la tierra (Modelo de Kiepenheuer, 1984 en Schmidt, en revisión), son algunos de los posibles componentes necesarios para poder explicar la compleja navegación de la monarca.

Jones y MacFadden (1982) encontraron que los adultos de las monarcas tienen magnetita en la cabeza y en tórax, y que muy probablemente la usan como guía, en un mapa interno programado.

Además, Monasterio et al., (1981) encontraron que hay grandes anomalías magnéticas muy cerca de los sitios de hibernación, y ellos especulan que el reconocimiento de tales anomalías es la señal que indica el final de la migración al sur. Sin embargo, al parecer, la habilidad de la monarca para reconocer los posibles sitios de hibernación en México, está más relacionado con un programa genético, que responde a factores tanto macro como microclimáticos (Brower, 1985). La mariposa monarca debe de utilizar todos estos modelos cuando migra al sur y establece sus colonias.

Las colonias de hibernación. Las mariposas que migran a México se agrupan entre 8 y 11 colonias, generalmente en bosques de oyamel (Abies religiosa). Los sitios se localizan entre los 3 000 y los 3 400 m.s.n.m., generalmente en las laderas con orientación suroeste. Las características climáticas y fisiográficas del Eje Neovolcánico, incluyendo humedad, altitud, exposición, e inclinación son muy importantes en la biología de la mariposa. Estas zonas parecen satisfacer los requerimientos microclimáticos de la monarca. La sobrevivencia de la monarca esta relacionada con un balance en los factores climáticos incluyendo: 1) Temperaturas suficientemente bajas para mantenerlas en un estado de inactividad reproductiva, pero no demasiado como para matarlas. 2) Temperaturas suficientemente calidas para poder mantener la integridad de las agrupaciones, pero no demasiado en el que tengan un exceso de actividad. 3) Suficiente humedad para

prevenir el stress hidrico en el bosque, pero no demasiado húmedo y frío que podría resultar en un exceso de inactividad (Brower, 1985). Los sitios tienen suficiente radiación solar para que las mariposas puedan termorregular y volar, así como fuentes de agua y néctar (Brower, op. cit.; Calvert y Brower, 1986; Masters et al., en revisión; Fig. 2).

La temperatura durante los periodos de hibernación, hasta principios de marzo es suficientemente baja para no romper la diapausa. Las mariposas están bien adaptadas a hibernar por 5 meses cuando sus plantas de oviposición están afectadas por el invierno. Las mariposas al parecer seleccionan los sitios de hibernación por las bajas temperaturas que les permite estar en diapausa, en un estado de inactividad reproductiva, y porque además conservan mejor sus reservas de lípidos (Herman, 1985; Scott, 1986; Masters et al., en prensa).

Las fases iniciales de la formación de las colonias, se caracterizan por una gran actividad de vuelo. Es muy probable que los grupos de mariposas que llegan primero, y el vuelo que presentan en grandes espirales sobre la zona que han elegido para hibernar, puedan servir como indicadores para las mariposas que arriban más tarde. En noviembre y diciembre los pequeños grupos se consolidan en otros más grandes y generalmente se mueven a lugares más protegidos y más cercanos a pequeños arroyos, o en ocasiones la colonia desaparece completamente (Colonia Chivati-Huacal temporada 86-87, Alonso, obs. pers.). Las mariposas no forman agrupaciones en las partes más altas de los árboles, ya que probablemente evitan las condiciones extremas que puede haber

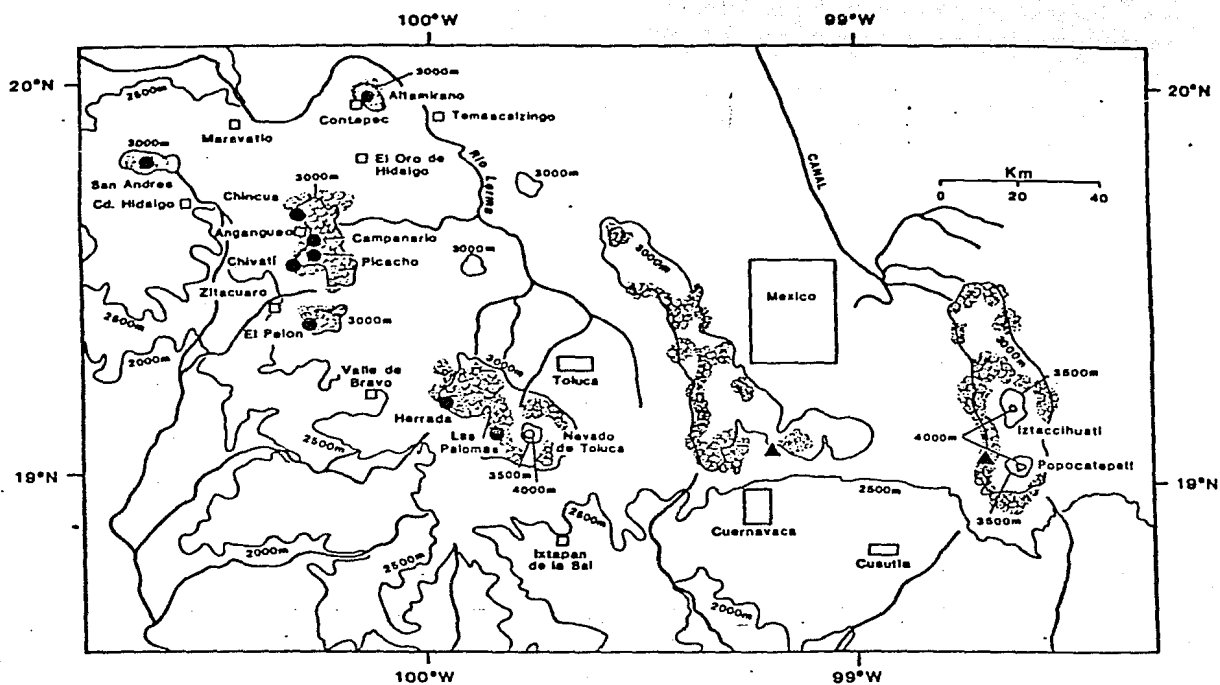


Fig. 2. Localización de las colonias de hibernación de la mariposa monarca en los estados de Michoacán y México, en relación a la topografía, a los patrones de escurrimiento y a los bosques de oyamel. Los puntos negros ● representan los lugares y los nombres de las colonias conocidas. Los ▲ representan reportes de posibles colonias. Tomado de Calvert y Brower, 1986.

ahí en días con tormentas (Brower, 1977). El área ocupada por cada colonia varía de 0.1 a cerca de 5 ha (Calvert y Brower, 1986). Dos estimaciones independientes calculan una densidad de aproximadamente 10 millones de mariposas por ha (Brower et al., 1977; Calvert, en prep.).

La época de hibernación corresponde a la época de sequía de la zona, que va de diciembre a mayo y principios de junio, que se considera de 135 días, abarcando del 15 de noviembre al primero de abril (Brower y Calvert, 1985). En días soleados varios miles vuelan principalmente por agua. Cuando regresan a la colonia reforman las agrupaciones en arboles de la parte más baja de la colonia, produciendo un movimiento gradual a las partes más bajas de la montaña. En ocasiones el movimiento es masivo, siguiendo la cañada, a la proximidad de los arroyos, probablemente para evitar el gasto de energía en los vuelos por agua. A principios de marzo se aprecia un considerable aumento en la actividad de las mariposas. Las colonias más pequeñas generalmente desaparecen ya sea porque reemigran al norte o porque se reagrupan en colonias más grandes (Calvert y Brower, 1981, 1986; Calvert y Lawton, en revisión).

Al haber tal cantidad de mariposas podríamos pensar que las flores de la zona no son suficientes para que todas las mariposas se alimenten. Algunos autores proponen que el néctar es un recurso que no está limitado, ya que las mariposas virtualmente no se alimentan durante la mayor parte de la temporada (Brower, 1977; Brower et al., 1977). En esta época hay muchas plantas

floreciendo, siendo más evidente en marzo. Observaciones recientes sugieren que las mariposas visitan las flores durante toda la temporada (Arellano y Alonso, en prep.) Las mariposas que visitan las flores en enero y febrero tienen un menor peso húmedo y las alas en peor estado que las mariposas que están perchadas en las agrupaciones, por lo que al parecer las mariposas que están en peores condiciones de reserva de lípidos son las que visitan las flores a mediados y principios de la temporada. Para el mes de marzo es mayor el número de mariposas que visitan las flores, siendo que ya no hay diferencias. Es probable que para entonces la mayoría se alimente preparándose para la reemigración (Arellano y Alonso, en prep.). A mediados de marzo las mariposas empiezan a reemigrar.

La conducta sexual de la monarca en los sitios de hibernación. Generalmente, en la segunda semana de febrero la temperatura ambiente aumenta, se rompe la diapausa, y como consecuencia las mariposas se empiezan a aparear. Las mariposas monarca machos transfieren espermatozoides ricos en nutrientes que son utilizados por las hembras en la producción de los huevos y en el mantenimiento somático (Scott, 1986). Achey (1979 en Brower, 1985) demostró que los machos de las monarcas transfieren glucósidos cardíacos (cardiac glycosides) en los espermatozoides, lo que pudiera favorecer su adecuación, ya que las hembras incrementan sus niveles de toxicidad.

Se han registrado hembras que se han apareado muchas veces con base en los conteos de los espermatozoides en la bursa. La

contribución de los nutrientes del macho a la hembra vía espermátforo ha sido demostrada por medio de técnicas autoradiográficas. La reserva de lípidos de las hembras se incrementa al final de la temporada, mientras que la del macho continúa decayendo. Los beneficios materiales pueden ser muy importantes para aquellas hembras que reemigran grandes distancias antes de ovipositar (Van Hook y Brower, en revisión; Wells y Rogers, en revisión).

Los machos más pequeños y en peóras condiciones en relación al tamaño, peso y condición de las alas, se aparean con hembras grandes y en buenas condiciones. Esto se ha interpretado como una selección sexual por parte de esos machos ya que posiblemente no pueden reemigrar y su única opción es aparearse en la colonia (Van Hook y Brower, en revisión).

Aún no ha sido demostrado para las monarcas si es que el último macho en aparearse es el que fecunda los óvulos, como sucede en otras mariposas con apareamientos múltiples (Drummond, 1984, en Calvert y Lawton, en revisión). Si es que el último macho en aparearse es el que fecunda, y si éste es un macho en buenas condiciones, entonces se pueda proponer que las hembras utilizan a los machos pequeños, con los que se aparean, para obtener nutrientes. Al parecer los machos más grandes reemigran primero, y se aparean con las monarcas hembras en su camino al norte, observándose en ocasiones "vuelos nupciales" en las rutas de reemigración (Van Hook y Brower, en revisión; Calvert y Lawton, en revisión; Alonso, obs. pers.) El hecho de que casi toda la población se reuna en los sitios de hibernación

y que después se aparecen, puede resultar en una alta heterocigocidad y puede contrarrestar las diferencias genéticas que pudieran haber ocurrido en alguna población en el verano como resultado de la deriva genética (Eanes y Koehn, 1978, en Brower, 1985).

La proporción de sexos en las colonias de hibernación varía en el tiempo y depende mucho del lugar en donde se tome la muestra, ya sea de bolsas (agrupaciones densas de mariposas en las ramas de los árboles, "clusters"), de troncos o de mariposas en actividad (Van Hook, com. per.). Al principio de la temporada el porcentaje de machos (60%) es mayor con respecto al de las hembras (1.5:1); después, durante casi todo el período se mantiene en 50% (1:1), pero al final de la temporada decae, llegando a una proporción no mayor al 30% (0.42:1), siendo este hecho quizás una clave para poder predecir el momento en el que la colonia se va a romper totalmente para reemigrar. Sin embargo la proporción de sexos en California es constante en el tiempo y está en favor de los machos, 62% (1.63:1) (Calvert, en prep; Dayton y Bell, en revisión).

La reemigración de la mariposa monarca. Las mariposas monarca empiezan a reemigrar a mediados de marzo de los sitios de hibernación en México, y para junio se les encuentra en todo el este de Norteamérica y en el sur de Canadá. Utilizando únicamente condiciones abióticas se estima un máximo de cinco generaciones no migratorias, en donde generalmente la primera, o a

mas tardar la segunda generación maduran en el sur y las demás en el norte (Brower, 1986; Cockrell et al., en revisión).

Una de las formas más utilizadas para conocer las rutas de migración y de reemigración ha sido marcando las mariposas; sin embargo, este método requiere de mucho tiempo y trabajo, y los resultados son poco alentadores, ya que se recapturan muy pocas mariposas marcadas. La química de los glucósidos cardíacos derivados de las asclepias de la que se alimentó la larva, se pueden analizar como "huellas" (fingerprints) que posee la monarca, ya que existen diferencias en el tipo de glucósidos de las asclepias (Brower, 1977, 1985). Con base en esto, se reconocen dos tipos de recolonización: en un solo paso o en pasos sucesivos. Los reemigrantes que ovipositan en los estados sureños de Estados Unidos en abril, tienen una baja concentración de cardenolidos, las alas muy maltratadas y "huellas" similares a las mariposas de hibernación. Subsecuentemente, en los estados del norte, la siguiente generación llega por junio, con una concentración alta de cardenolidos, "huellas" características de las asclepias del sur de los Estados Unidos, y con las alas en muy buenas condiciones (Brower, 1986; Cockrell et al., en revisión; Malcolm et al., en revisión).

La toxicidad poblacional de la monarca. La agricultura, el cambio en el uso de la tierra y los herbicidas han dado pie a una mayor abundancia de asclepias (Fink y Brower, 1981; Brower, 1986). La especie de Asclepias disponible mas cercana a los santuarios es la A. linaria, pero dada la gran concentración de cardenolides (la más alta de las estudiadas), y la forma

acicular de las hojas, parece no cumplir con los requerimientos de las larvas. aunque se han observado monarcas ovipositando en ellas (Alonso, obs. pers.).

Con base en la distribución de las asclepias que más utilizan las monarcas durante el año, se puede decir que la defensa química de las monarcas cambia de: 1) mariposas de hibernación pobremente protegidas, lo que sugiere que una gran proporción de las mariposas, como larvas, se alimentaron de A. syriaca y de A. speciosa, ya que éstas contienen bajas concentraciones de cardenolides potenciales, a 2) mariposas del verano altamente tóxicas en los estados de Louisiana y Texas, en donde A. viridis y A. asperula ocurren, ya que éstas tienen una gran concentración de cardenolides potenciales (Fink y Brower, 1981; Lynch y Martin, en revisión; Malcolm et al., en revisión).

Apoiados en estudios de laboratorio, se ha propuesto una relación logarítmica entre la concentración de glucósidos cardíacos potenciales de la planta y el almacenado por la larva. Los cardenolidos que utiliza la mariposa son relativamente polares; aquéllos de baja polaridad en ocasiones son convertidos en glucósidos cardíacos de polaridad intermedia (Nelson, en revisión).

Las mariposas tienen diferentes cantidades y calidades de glucósidos cardíacos. Como medida de comparación, se utiliza la dosis estándar media emética para aves (ED 50) que es la dosis en la que hay una probabilidad del 50% de que un ave, al depredar

una monarca, se afecte y vomite. Las colonias de monarcas) de México y California, tienen proporciones altas de individuos con concentraciones bajas de glucósidos cardiacos, en contraste con las de Massachusetts en las que la mayoría son tóxicas, pero los glucósidos cardiacos de las monarcas de México y de Massachusetts son mucho menos eméticos que los de las mariposas de California (Fink y Brower, 1981; Brower et al., en prensa).

Mortalidad de la mariposa monarca en los sitios de hibernación. En las colonias de hibernación existen muchas causas posibles de mortalidad. Las principales son: grandes tormentas, congelación, depredación por aves y ratones, muertes sin daño aparente (al parecer por agotamiento de lípidos) y, de una manera indirecta, por el "aprovechamiento" forestal.

En enero de 1981 cayó una fuerte tormenta en la zona, que provocó la caída de árboles y la ruptura de ramas. En un período de 10 días de mal tiempo murieron cerca de 2.5 millones de mariposas, lo que representó el 41.6% de la colonia, encontrándose hasta 5 cm de profundidad de mariposas muertas debajo de los árboles con grandes agrupaciones (Calvert et al., 1983).

Las colonias de hibernación de la mariposa monarca son sitios que ofrecen la oportunidad de estudiar los comportamientos adaptativos de la misma, contra la depredación por aves y ratones. Tres especies de aves, las calandrias Icterus parisorum e I. abeillei, y el pinzón Pheucticus melanocephalus,

así como una especie de ratón, Peromyscus melanotis, han sido reportadas como grandes depredadores de la monarca en estos sitios de hibernación (Calvert et al., 1979; Fink y Brower, 1981; Fink et al., 1983; Brower et al., 1985; Arellano et al., en prep.; Glendinning y Brower, en prep.). Las mariposas pueden disminuir el riesgo a ser depredadas por aves, si se colocan en una posición más cercana al centro de la colonia, con base en que hay más coespecíficos (Hamilton, 1971), y por medio de sustancias tóxicas como los glucósidos cardíacos y/o los alcaloides pirrolizidínicos, contenidos en los cuerpos de las mariposas. La efectividad de estos dos mecanismos contra el ataque por ratones, no ha sido aún bien entendida (Glendinning y Brower, en prep.).

La depredación por aves muestra una relación inversa, altamente significativa con el tamaño de la colonia (Calvert et al., 1979), y dentro de la colonia con la densidad de la agrupación (Arellano et al., en prep.). El tamaño mínimo crítico parece ser de 0.5 ha: la depredación se concentra en la periferia de la colonia. Por efecto de la relación área-volumen, la exposición a la depredación es menor en colonias muy grandes. Es probable que exista cierta competencia por una posición no periférica, y deba de ser una de las causas del empaquetamiento tan denso de las mariposas (Brower y Calvert, 1985).

El modo de ataque, el daño que producen y la manera en la que rechazan a algunas mariposas, tanto las calandrias como los pinzones, aunado al hecho de que hay variación individual en la

toxicidad de las mariposas, hace pensar que las aves pudieran romper la defensa química de las mariposas. Al parecer, el ave ataca a todas las mariposas que están a su alcance, sin discriminarlas, pero existe una relación inversa entre el contenido de cardenolidos de la mariposa y que tanto se come el ave de ella. Anatómicamente, las calandrias tienen el pico alargado, fino, con lengua trifida, lo que les permite seleccionar (a diferencia de los pinzones) las partes del cuerpo que se comen; esto es, con el pico desgarran el abdomen, que es en donde se encuentra la mayor cantidad de lípidos y con la lengua succionan todo el contenido abdominal, evitando la exocutícula y las alas, que es en donde se encuentra la mayor concentración de cardenolidos. Por su parte, los pinzones tienen el pico achatado, tosco, por lo que en general se comen todo el abdomen o bien pican el tórax. Es probable que debido a que normalmente en su dieta comen cierta cantidad de cardenolidos, los pinzones sean más tolerantes a sus efectos que las calandrias, tanto al alimentarse de las mariposas como de fuentes alternativas, como las semillas (Rothschild, Rowan, Fairbairn, 1977; Fink y Brower, 1981; Brower y Calvert, 1985; Arellano *et al.*, en prep.).

La comparación entre el porcentaje de los machos depredados por aves, (62% [1.63:1] del total de muertes en 1984), comparada con el porcentaje de hembras en las agrupaciones, alrededor del 50% (1:1), indica una tendencia mayor hacia la depredación de machos. Todo esto puede ser el resultado de un proceso de selección, ya que los machos tienen un menor

contenido de glucósidos cardíacos, un menor contenido de grasa, pero un mayor peso húmedo, o bien, puede haber mayor número de machos depredados porque las hembras sean más efectivas para escapar a las aves (Cordero, com. pers.). Las aves pueden alcanzar niveles altos de toxicidad por los glucósidos cardíacos y/o los alcaloides pirrolizidínicos que se encuentran en el cuerpo de las monarcas (ver revisión en Brower, 1984), y entonces buscar periódicamente fuentes alternativas de alimento (Brower y Calvert, 1985).

No hay cambios significativos en la depredación conforme el periodo de hibernación avanza, pero si existe una mucho mayor depredación en días fríos, de acuerdo a observaciones de 1977 a 1981 y de 1984 a 1986 (Calvert *et al.*, 1979; Brower y Calvert, 1985; Arellano *et al.*, en prep.). En la colonia Chincua, hay una depredación promedio de 15 mil mariposas por día, lo que durante todo el periodo representa el 9% del total de la población (Brower y Calvert, *op. cit.*), mientras que en California se estima que el 69% de la mortalidad total es atribuida a la depredación por las aves de la especie Parus rufescens (Passeriformes), quienes depredan de una forma análoga a como lo hacen las calandrias en México (Bell y Dayton, en revisión).

La mariposa monarca tiene una conducta muy interesante para tratar de evitar la depredación por aves: el ave se percha en una rama en la proximidad de una agrupación, toma una mariposa con el pico, y mientras se la come, exhala bióxido de carbono como producto de su respiración. Las mariposas son altamente sensibles a este gas. cuando lo detectan, hacen "saltos", se

impulsan y se dejan caer al suelo. Este es el llamado "efecto de cascada" en las que la mayoría de las veces la totalidad de la bolsa (cluster) se deja caer, pues dada la abundancia extrema de mariposas, las aves no las siguen en vuelo. Esta puede ser otra causa del empaquetamiento en bolsas (clusters), ya que puede haber mariposas más sensibles que den "aviso" a las otras. En la temporada 86-87, se produjo un incendio en las cercanías del lugar de la colonia, el humo alcanzó la colonia desencadenando el efecto cascada en alto grado.

Otra causa importante de mortalidad son las bajas temperaturas (Calvert y Brower, 1981; Calvert et al., 1983; Calvert y Cohen, 1983; Anderson y Brower, en revisión), o también por agotamiento de lípidos (Brower, 1985; Walford, 1980; Calvert y Lawton, en revisión).

La mortalidad atribuida por depredación de las vacas es de muy poca importancia, contrario a previas especulaciones (Urquhart, 1976; Brower, 1977; Brower et al., 1977; Kennedy, 1981 en Brower y Calvert, 1985). También se reporta a la gallina doméstica, al pavo real, al puerco espín, a la codorniz, a los borregos y a los ratones como depredadores en otras áreas para la mariposa (Rothschild y Kellett 1972, Chaney y Care 1966, Benson 1979, en Fink y Brower, 1981; Brower et al., 1985; Glendinning y Brower, en prep.).

Asimismo, uno de los hechos que podría ayudar a disminuir la mortandad de las monarcas es que las prácticas forestales no se hagan en las áreas de hibernación. Al entresacar el bosque.

existe un mayor riesgo de que las mariposas mueran por congelación, debido a que hay una mayor exposición del sitio donde las mariposas hibernan (Calvert y Brower, 1981; Calvert et al., 1982). Además de que es más fácil el acceso a las colonias para las aves depredadoras, llegando a matar en un día hasta 34 mil mariposas (Brower y Calvert, 1985). Con los aclareamientos del bosque, hay mayor incidencia solar, esto provoca que las mariposas tengan un mayor consumo de sus reservas de lípidos (Masters et al. en prensa).

Afortunadamente la mariposa monarca no está en peligro de extinción, ya que las asclepias, sus plantas de alimentación, están ampliamente distribuidas y son muy abundantes, y porque las mariposas se encuentran en muchos lugares del mundo. Con respecto a las monarcas del Norte de América, es de gran importancia el conservar en buen estado los sitios en los que la mariposa se agrupa, especialmente los de México, ya que es en donde se agrupa el mayor número de individuos. En California son varios los santuarios de la mariposa monarca que han sido completamente destruidos. Actualmente el grupo conservacionista mexicano, Monarca A.C., está coordinando los programas de conservación de los sitios en México.

ANTECEDENTES

Las mariposas monarca evitan los claros del bosque y las áreas en donde se han entresacado árboles por explotaciones forestales, en donde el efecto moderador del mismo, a las temperaturas extremas, se reduce (Calvert y Brower, 1986). Al entresacar el bosque, además de alterar las características intrínsecas del mismo (Calvert et al., 1982), se produce un daño considerable a la vegetación baja, tanto al momento de cortar los árboles como al transportarlos (Calvert et al., 1987), ocasionando graves daños a las plantulas del renuevo. Durante la noche, el bosque impide que se escape el calor absorbido durante el día, y en el día evita la incidencia solar directa sobre las mariposas. La gran altitud de los sitios, aunado a una latitud tropical, resulta en un régimen térmico estacional (Calvert y Brower, 1981; Calvert et al., 1982; Masters et al., en prensa), siendo el último mes del periodo de hibernación cuando la temperatura ambiente en la sombra alcanza la temperatura requerida por las monarcas para el vuelo espontáneo, entre 12.7 y 16 °C (Kammer, 1970). Algunas mariposas regulan su temperatura corporal para obtener la temperatura requerida para el vuelo, siendo muy importante desde el punto de vista de los mecanismos fisiológicos y conductuales, dada la relevancia del vuelo en las mariposas (Kingsolver, 1985).

Ciertas condiciones ambientales como la caída súbita de la temperatura, o la acción directa del viento, la lluvia o la

nieve, pueden ocasionar que las monarcas no regresen a las bolsas de agrupación (Calvert et al., 1983). Normalmente se pueden encontrar cantidades variables de mariposas en buenas condiciones ya sea en el piso o en la vegetación baja.

Dependiendo de la hora del día, y del lugar en el que se encuentra, las mariposas presentan diferentes conductas. Una vez que caen al suelo, empiezan a alinear, con lo cual se incrementa la temperatura de sus músculos torácicos (Douglas, 1978; Kammer, 1971), hasta un punto en el que puedan volar a una bolsa (Calvert y Brower, 1981), o si la temperatura es muy baja para el vuelo, empiezan inmediatamente a trepar en cualquier estructura disponible, un arbusto o el tronco de un árbol, hasta que la temperatura es demasiado baja (Urquhart y Urquhart, 1976; Calvert y Brower, 1981), o se termina la rama por la que están subiendo y también por el compactamiento de las mariposas. En temporadas de "mal tiempo", cuando la temperatura baja mucho durante un largo periodo, se pueden encontrar mariposas que muy lentamente se dirigen hacia alguna estructura que las aleje del suelo, así como mariposas que ya lograron trepar en las partes bajas de los troncos de árboles y arbustos. Calvert y Brower (1981) demostraron que las mariposas expuestas al nivel del suelo en un área abierta experimentaron mayor mortalidad y menores temperaturas que aquellas de una área cerrada, además de que aumentan hasta un 22.5% de su peso húmedo por la acumulación de rocío o hielo en su exoesqueleto.

acumulo de alas (Brower et al., 1985).

Las colonias de hibernación de las monarcas representan una fuente alimenticia muy importante para los posibles depredadores tanto por su cantidad como por su calidad por varias razones: primero, las mariposas están altamente compactadas en las colonias de hibernación y en ocasiones están en el mismo sitio por toda la temporada, aproximadamente por 135 días (Brower y Calvert, 1985). Segundo, las mariposas tienen un alto contenido de lípidos, para mantenerse en este largo periodo (Walford, 1980). Tercero, las mariposas están usualmente inactivas durante las horas crepusculares y nocturnas, que es cuando los depredadores concentran su ataque, ya que la baja temperatura las mantiene inactivas (Masters et al., en prensa). Esta inmensa fuente de lípidos es un tanto predecible, tanto espacial- como temporalmente para los posibles depredadores.

Con la finalidad de entender mejor el sistema integral defensivo de la mariposa monarca, así como la manera en que se enfrentan a los problemas que les plantea el régimen térmico de la zona, en el presente trabajo se estudian, tanto la conducta termorregulatoria como de escape a la depredación, de las mariposas que están temporalmente en el suelo, por debajo de su temperatura de vuelo. Se analizan las conductas de caminar, aletear y trepar en la vegetación mediante experimentos en el campo, diseñados con el fin de entender el significado adaptativo de dichas conductas.

A partir de las observaciones de las conductas termorregulatorias y de escape a las bajas temperaturas, nos hicimos las siguientes preguntas: 1) ¿Cuál es la relación entre la velocidad de ascenso de las mariposas al trepar en la vegetación y la temperatura? 2) ¿Qué resultado tiene en la mariposa aletear mientras trepa en la vegetación? 3) ¿Cuáles son las temperaturas mínima y máxima a las cuales la mariposa presenta esta conducta de aletear? 4) ¿Cuáles son las temperaturas para la conducta de trepar? 5) ¿Cómo está relacionada la distancia recorrida por la monarca en su movimiento vertical con su sobrevivencia? 6) ¿Cuál es la altura lo suficientemente alejada del suelo para prevenir la muerte por congelamiento en estas condiciones? 7) ¿Qué factores están relacionados con la muerte por congelamiento de la monarca?. Otras preguntas se enfocaron a entender, experimentalmente, algunos de los aspectos del forrajeo de Peromyscus melanotis, i.e.: 8) ¿Cuántas monarcas puede matar un ratón por noche? 9) ¿Qué tanto influye la accesibilidad de la monarca -por ejemplo la altura a la que percha en la noche en la vegetación baja- en el riesgo de un ataque por ratón? 10) ¿Prefieren los ratones alimentarse de mariposas vivas teniendo a su disposición muchas muertas? 11) ¿Si hay muchas mariposas muertas en el suelo, esto cambia la probabilidad de que el ratón ataque aquellas que están perchadas a cierta altura?

MATERIALES Y METODOS

Area de estudio.— El area de estudio se localiza a los 20° de latitud Norte, en la Sierra de Chincua, al noreste de Michoacán, en el lugar conocido como Peña Cargada y Barranca Honda, en los ejidos de Cerro Prieto y de Anganguero (Anónimo, 1976), con una altitud aproximada de 3 200 m.s.n.m. Las condiciones metereológicas de la zona estan descritas en detalle en Calvert y Brower (1986). La colonia de Chincua es uno de los principales sitios de hibernación de la población del este de la mariposa monarca. El estudio se realizó del 5 de enero al 15 de marzo de 1986.

La colonia de mariposas se agrupa en un bosque de coníferas, en su mayor parte dominada por el oyamel (Abies religiosa H.B.K.), así como por otras especies de pinos (Pinus pseudoostrobus Lindl.), y de cipreses (Cupressus lindleyi). El sotobosque se compone principalmente de arbustos de la familia de las Compositae (9 o 10 especies de Senecio, algunos Eupatorium y Stevia), así como por algunas labiadas (Salvia) (Calvert et al., 1987).

El estudio se realizó mediante 6 experimentos enfocados a la conducta termorregulatoria y de escape a las bajas temperaturas y a los depredadores de la mariposa en uno de los sitios de hibernación en México.

LAS ADAPTACIONES CONDUCTUALES DE LA MONARCA
PARA ENFRENTAR LOS PROBLEMAS QUE LES PLANTEAN
LAS BAJAS TEMPERATURAS.

Experimento 1.- Conducta termorregulatoria de la mariposa monarca a bajas temperaturas. El experimento se llevó a cabo utilizando una estaca construida con un tallo de un arbusto de Senecio barba-johannis (Compositae), graduada de centímetro en centímetro. Se probaron 194 mariposas, una por una, para la conducta de trepar y alatear. El experimento se efectuó del 29 de enero al 4 de marzo de 1986. La estaca medía 145 cm en la parte graduada, y 10 cm en la parte que se enterraba en el suelo. Para el experimento solamente se consideraron aquellas mariposas que por causas naturales estuvieron en el suelo y que presentaron la conducta normal de trepar. La estaca se clavó en la dirección que llevaba la mariposa, tratando de no perturbarla; aquellas que caminaron hacia la estaca y la utilizaron para alejarse del suelo fueron registradas.

Una vez que la mariposa empezaba a ascender por la estaca, se registraron los siguientes datos: la distancia recorrida cada treinta segundos, la temperatura ambiente, la posición y la fuerza de alateo, y la temperatura interna (corporal) de la mariposa cuando llegó al final de la estaca o bien cuando se detuvo.

Al observar la conducta de la mariposa al trepar, era aparente que aleteaba al caminar, y debido a la variación en la posición y en la frecuencia del aleteo, se propuso una escala relativa que constó de cinco diferentes fuerzas de aleteo: desde no aleteo (1) a un aleteo muy fuerte (5), y se distinguieron tres diferentes posiciones de las alas: alas cerradas, alas entreabiertas y alas abiertas.

La temperatura ambiente y la temperatura corporal fueron registradas con un teletermómetro YSI de la serie 400. La temperatura corporal fue registrada insertando una aguja de metal, conectada a una terminal sensible entre el tórax y el abdomen, en la parte ventral de la mariposa. Ya que los músculos de las alas están en el tórax, las temperaturas torácicas son las que mejor reflejan la temperatura corporal de la mariposa (Douglas, 1978). Las mariposas se tomaron de las alas con unas pinzas de disección, cuando menos a 2 cm de distancia del tórax, para no afectar la temperatura con la mano. La temperatura ambiente se registró a 1 cm de la mariposa en la estaca, evitando que tanto a la terminal como a la mariposa les diera la luz directa del sol. El experimento se llevó a cabo en las tardes, en el ocaso del día, ya que al parecer es cuando las mariposas se ven más forzadas a evitar permanecer en el suelo.

Experimento 2. Efecto de la altura de percha nocturna en la mortalidad por congelamiento de la mariposa monarca. Con este experimento se exploró la relación entre la mortalidad por congelamiento y la altura de percheo nocturno de la mariposa en la vegetación baja. Con la finalidad de obtener el umbral letal de condiciones meteorológicas de las monarcas (Calvert y Brower, 1981; Calvert y Cohen, 1983; Calvert et al., 1987) se efectuó el siguiente experimento en uno de los llanos próximos a la colonia. El llano estaba cubierto por un pastizal razante. En febrero y marzo, 1986, se trazó un transecto de 48 m de largo con 16 estacas separadas entre sí cada 3 m. En el centro del transecto se colocaron termómetros Max-Min a nivel del suelo y a 5 cm de altura. El transecto estuvo en medio del llano, para evitar los efectos del bosque en la temperatura (ver Geiger, 1965; Calvert et al., 1982).

Las estacas se construyeron con tallos de Sanacio angulifolius o de S. barba-johannis (Compositae). Las estacas tenían un metro de altura, con siete posibles lugares de percheo, ramitas unidas con cinta adhesiva, a distintas alturas: 100, 50, 25, 15, 10, 5, y una percha en el suelo, a 0 cm. Las estacas se numeraron, las nones para las hembras y las pares para los machos. Las mariposas se marcaron con un plumón indeleble, con las letras A, B, C, D, E, F, y G, según la altura a las que se colocarían.

Las mariposas fueron recolectadas de la colonia, unas horas antes del experimento, sin tener preferencia por la bolsa de las que se tomaban y se colocaron en las estacas entre las 2000 y las 2200 h, cuando el ambiente era demasiado frío para que las mariposas pudieran moverse. Se probaron un total de 112 mariposas por noche, 7 mariposas en las diferentes alturas por estaca, en las 16 estacas. El experimento se repitió 10 noches; a la mañana siguiente, aproximadamente a las 0700 h, cuando aún no les daba el sol, se recolectaron las mariposas y se pusieron en redes. Solamente se consideraron las mariposas que estaban en su lugar, las que treparon o se cayeron se descartaron. Más tarde cuando el ambiente era lo suficientemente templado para que las mariposas pudieran volar, aproximadamente 20 °C, se pusieron las redes en el sol, durante 30 minutos, para que termoregularan, y entonces se sometieron a una prueba de vuelo.

Se consideraron como "normales" a todas aquellas mariposas que mostraron la conducta normal de escape y vuelo; como "moribundas" a todas aquellas mariposas vivas que no pudieron volar por más de 10 m, y como "muertas" a aquellas que no mostraron respuesta, ni aún después de soplarles (Calvert y Brower, 1981; Calvert y Cohen, 1983; Calvert *et al.*, 1983; Calvert *et al.*, 1987). Para propósitos del estudio, las moribundas y las muertas se agruparon como "dañadas". En ocasiones, por el efecto del ambiente, las mariposas amanecieron con agua en su exoesqueleto. Esto también se consideró para el análisis. El experimento se repitió 10 noches.

EFFECTO DE LA ALTURA DE PERCHA NOCTURNA EN LA
DEPREDAION DE LA MARIPOSA MONARCA, POR EL
RATON (P. melanotis).

El trapeo de Peromyscus melanotis se realizó del 10 de febrero al 15 de marzo de 1986, a unos 300 m de la colonia, con el fin de utilizar ratones que no tuvieran experiencias previas con monarcas. Las mariposas fueron recolectadas de la misma forma que en los experimentos anteriores; los ratones fueron atraídos con avena y capturados con trampas Sherman. Se puso un cojín de algodón compacto en cada trampa, como material de anidaje. Debido a la alta varianza en el consumo de comida por ratones en estado reproductivo, particularmente las hembras (Saldier et al., 1973; Stebbins, 1977; Millar, 1978), en los experimentos se utilizaron únicamente ratones en estado no reproductivo. Los demás ratones fueron liberados inmediatamente, y aquellos que fueron retenidos se colocaron en jaulas de alambre de aproximadamente 30 cm de alto por 25 cm de diámetro; se les puso fibra de nylon como material para el nido. Se mantuvo a los ratones con base en una dieta de Purina para ratón # 5001 y agua. Solamente los ratones que se alimentaron y bebieron normalmente fueron utilizados en los experimentos. Todas las jaulas estuvieron en una tienda de 3 x 3 x 3 m, cubierta completamente por un toldo. P. melanotis fue la única especie de ratón que se utilizó, ya que es el principal roedor depredador de la monarca en los sitios de hibernación en México (Brower et al., 1985; Glendinning y Brower, en prep.). Varios experimentos fueron realizados de acuerdo a las hipótesis antes planteadas.

Experimento 3. Impacto de la depredación por ratones.

Con el fin de estimar el número de monarcas que Peromyscus melanotis depreda por noche, cuando las mariposas están sumamente accesibles, se realizó el siguiente experimento, en las mismas jaulas donde se tenían a los ratones. Antes del experimento, los ratones estuvieron individualmente en sus jaulas por dos días, para probar su respuesta alimenticia. El procedimiento experimental fue el siguiente: se les ofrecieron 55 monarcas vivas por noche, en 6 noches consecutivas, a 3 machos y a 3 hembras adultos. Se registró el número de muertas por noche. A las 1200 h del primer día experimental se les quitó todo el alimento, y no fué repuesto sino hasta el final del experimento. Las monarcas se pusieron en las jaulas, en donde estaban los ratones, entre las 1800 - 1900 h. Los ratones pudieron alimentarse de las monarcas hasta las 0700 h. del día siguiente, ya que los ratones fueron removidos temporalmente de sus jaulas para poder contar el número de mariposas dañadas; siempre se utilizaron mariposas frescas.

Experimento 4. Efecto de la altura en la depredación.

Se utilizaron tres patrones de distribución vertical de mariposas (uniforme, la mayoría en una posición elevada, y la mayoría en una posición baja). Cada ratón fue probado en uno de los tres patrones, para determinar si los ratones se alimentan de las mariposas más accesibles. Se diseñaron tres patrones de

distribución porque en las colonias la cantidad de mariposas que hay en la vegetación baja y en el suelo varía en el tiempo y en el espacio. Observaciones preliminares indican que el ratón tiende a rechazar la cutícula de las mariposas que depreda en el suelo, y se come únicamente los tejidos internos.

Se probaron cuatro diferentes alturas de perchero: 60, 25, 10, y 0 cm; el experimento se realizó en un "rodeo" de lámina de metal circular, de 35 cm de alto por 2.5 m de diámetro. Se colocó un toldo de 1.5 m de alto por encima del rodeo; el suelo se aplanó y se pusieron 10 estacas de 1.5 cm de diámetro por cada categoría de altura, en un arreglo regular en el centro del rodeo, de tal forma que la distancia entre cada estaca era aproximadamente de 12 cm; las tres diferentes clases de altura fueron puestas sin un patrón. Antes del experimento se colocó un pedazo de cinta adhesiva en la punta de la estaca, para evitar que las mariposas se movieran o se cayeran. Solamente las patas y el tórax se pegaron. A las mariposas que estaban en el suelo, las perchadas a 0 cm, se les presionó el tórax para inmovilizarlas.

En cada tratamiento, se distribuyeron 40 mariposas en uno de los tres patrones verticales (A, B, y C). En A, una mariposa monarca fue puesta en cada estaca y 10 mariposas en el suelo; en B, 20 mariposas fueron puestas en las estacas de los 60 cm (2 por estaca) y las otras 20 fueron puestas en las estacas de los 10 y los 25 cm (1 por estaca) y, en C, 20 fueron puestas en el suelo y las otras 20 en las estacas de los 10 y los 25 cm (1 por estaca).

Los ratones fueron asignados al azar a los patrones A (n=6), B (n=5) y C (n=5), utilizando solamente una vez a cada ratón. El procedimiento experimental fue el siguiente: el ratón se puso en el rodeo aproximadamente a las 1900 h; las monarcas fueron puestas en las estacas entre las 2200 y 2300 h, en los patrones A, B, o C, mientras el ratón ya estaba en el rodeo. Alrededor de las 0900 h de la mañana siguiente se registró el número de mariposas muertas por altura. Se comparó con una prueba de χ^2 , el número observado y esperado de mariposas atacadas a las diferentes alturas. La hipótesis nula fue que los ratones atacarían a las monarcas en proporción a sus abundancias relativas a las diferentes alturas.

Experimento 5. Preferencia de los ratones por monarcas vivas. A los ratones se les ofrecieron cantidades iguales de mariposas monarca hidratadas (recién muertas) y deshidratadas (mariposas que se secaron al sol por 48 h), esperando que los ratones preferirían a las mariposas hidratadas: los ratones fueron mantenidos en sus jaulas. Dos días antes del experimento, se sacrificaron 25 mariposas presionándoles el tórax, y se secaron. Cinco horas antes del experimento se recolectaron, sin escoger, otras 25 mariposas. Se inmovilizaron de la misma manera; estas mariposas estaban tan hidratadas como las vivas.

A los ratones se les ofreció, simultáneamente, tanto las mariposas hidratadas como las deshidratadas, marcando cada grupo con pintura para uñas de color oro o rosa, en su cabeza, tórax.

abdomen y alas. Para cada ratón el bolor diferencial de los grupos fue elegido azarosamente; se dejó secar la pintura por espacio de 5 h. en un lugar aerado. Las 50 mariposas fueron colocadas en la jaula alrededor de las 2200 h. Cuatro ratones machos y cuatro hembras fueron utilizadas en este experimento.

Experimento 6. Riesgo de las monarcas del follaje a la depredación, cuando solamente hay mariposas deshidratadas en el suelo. Con este experimento se estudió la interacción entre la accesibilidad y la desecación de las mariposas, ofreciendo a los ratones mariposas deshidratadas en el suelo y mariposas frescas en las estacas, esperando que los ratones seleccionarían a las mariposas hidratadas. Se utilizó el "rodeo" en este experimento. Las mariposas deshidratadas fueron preparadas de la misma manera que en el experimento anterior, pero no se marcaron con pintura para uñas. Esta vez, sus alas se marcaron con un plumón indeleble. Las mariposas vivas fueron colectadas unas horas antes del experimento.

El ratón se puso en el rodeo entre las 1900 y 2000 h, y las monarcas a las 2200 h. en sus perchas con el siguiente patrón: 20 monarcas deshidratadas fueron colocadas en el suelo (2 por estaca), y las otras 20 mariposas en las estacas de los 10 y 25 cm (1 por estaca). A la mañana siguiente aproximadamente a las 0900 h, se registró la mortalidad por altura. Tres machos y una hembra fueron utilizados en el experimento.

Para determinar si los ratones atacaron desproporcionalmente a las mariposas, se comparó, con una prueba de χ^2 , el número observado y esperado de mariposas atacadas a las diferentes alturas. La hipótesis nula era que los ratones atacarían a las mariposas en proporción a sus abundancias relativas a las diferentes alturas.

Análisis estadístico de los datos.

La conducta termorregulatoria de la mariposa monarca está relacionada principalmente con 3 variables: la posición de las alas, la fuerza de aleteo y su temperatura corporal. Con los análisis de varianza (ANDEVA) de los paquetes estadísticos de una computadora Hewlett Packard (HP_ 9836) se estudiaron las relaciones entre estas variables y su relación con la velocidad de ascenso y la temperatura ambiente.

Se analizó la varianza de la mortalidad por congelamiento de la mariposa, con los mismos paquetes estadísticos (ANDEVA), en relación a la temperatura, a la altura de percha nocturna, y a si las mariposas estaban secas o mojadas.

RESULTADOS.

LAS ADAPTACIONES CONDUCTUALES DE LA MARIPOSA MONARCA PARA ENFRENTAR LOS PROBLEMAS QUE LES PLANTEAN LAS BAJAS TEMPERATURAS.

Experimento 1. Conducta termorregulatoria de la mariposa monarca a bajas temperaturas. En los sitios de hibernación, dependiendo de las condiciones climáticas y especialmente cuando la temperatura es demasiado baja para volar, la mariposa monarca aletea, lo cual puede incrementar su temperatura corporal. No hay diferencias significativas en la temperatura corporal por sexos en las mariposas monarca en hibernación, por lo que todos los datos combinados fueron utilizados en el análisis. Las mariposas que se encuentran en el suelo y dependiendo de su temperatura interna, colocan sus alas en tres posiciones diferentes de aleteo mientras caminan, alas abiertas, entreabiertas y cerradas (ANDEVA dos vías $F = 9.28$, $gl=2$, $p<0.001$), así como cinco diferentes fuerzas de aleteo de un no aleteo (1) a un aleteo muy fuerte (5) (ANDEVA dos vías $F = 8.9$, $gl=4$, $p<0.001$).

La velocidad de ascenso de la mariposa es significativamente diferente cuando utiliza las tres diferentes posiciones de las alas ($F = 8.62$, $gl=2$, $p<0.001$; Fig. 3). Con las alas cerradas es de 0.27 cm/seg. con las alas entreabiertas es de 0.37 cm/seg. y con las alas abiertas es de 0.50 cm/seg. Si la temperatura es

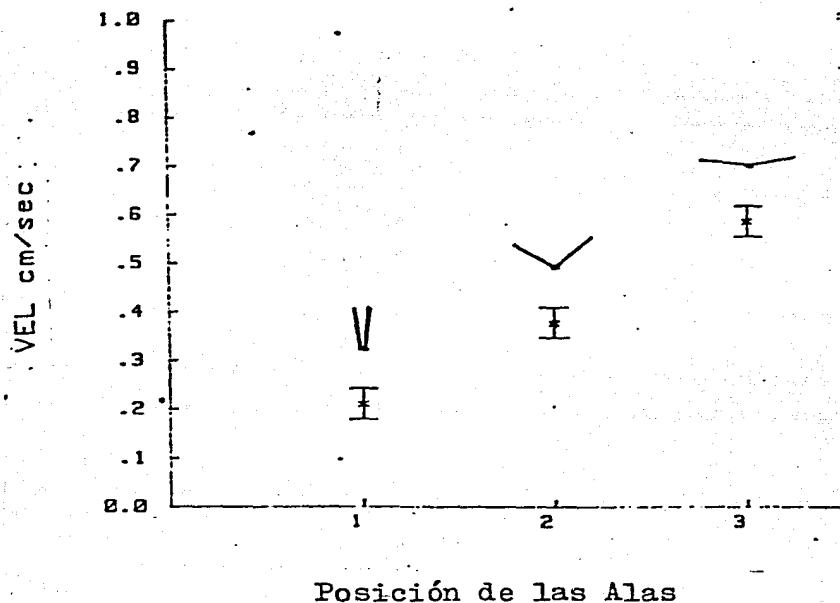


Fig. 3. La posición de las alas depende de la temperatura corporal de la mariposa, cuando presenta las conductas de caminar, aletear y trepar en la vegetación, teniendo una relación significativa con la velocidad de ascenso (ANDEVA dos vías, comparación múltiple con una prueba de Tukey HSD). Las barras representan el LSD (Least Square Deviation, media de la desviación cuadrática). V representa la posición de alas cerradas, ∩ representa la posición de alas entre abiertas, y ∪ representa la posición de alas abiertas.

demasiado fría para que las mariposas puedan aletear, caminan con las alas cerradas a una velocidad de 0.19 cm/seg, pero si trepan con las alas abiertas y con el aleteo más fuerte, ascienden a una velocidad de 0.63 cm/seg. Todo esto cuando la temperatura ambiente es superior a los 5 °C.

La temperatura interna mínima a la que la mariposa puede mantener su conducta de caminar tratando de alejarse del suelo es de 3.3 °C y la temperatura mínima a la que la mariposa presenta su conducta de aletear es de 5 °C. Cuando es demasiado frío, como cuando hay tormentas, generalmente caminan con las alas cerradas. La diferencia entre la temperatura corporal (T_{corp}) y la temperatura ambiente (T_{amb}), es mayor si la posición de las alas cambia de cerrado a entreabierto y a abierto, siendo este cambio generalmente paulatino. También aumenta la diferencia con respecto a la fuerza del aleteo de las mariposas (ANDEVA dos vías: $F = 7.99$, $gl=4$, $p < 0.001$; Fig. 4). Si la temperatura ambiente desciende muy rápido ocurre lo contrario. Si la temperatura ambiente es menor de 8 °C y la diferencia entre la temperatura corporal y la ambiente es igual o menor a 1 °C las mariposas no aletean, pero si esta diferencia es de 4 - 5 °C y la temperatura ambiente es mayor o igual a 9.8 °C, las mariposas utilizan el aleteo más fuerte.

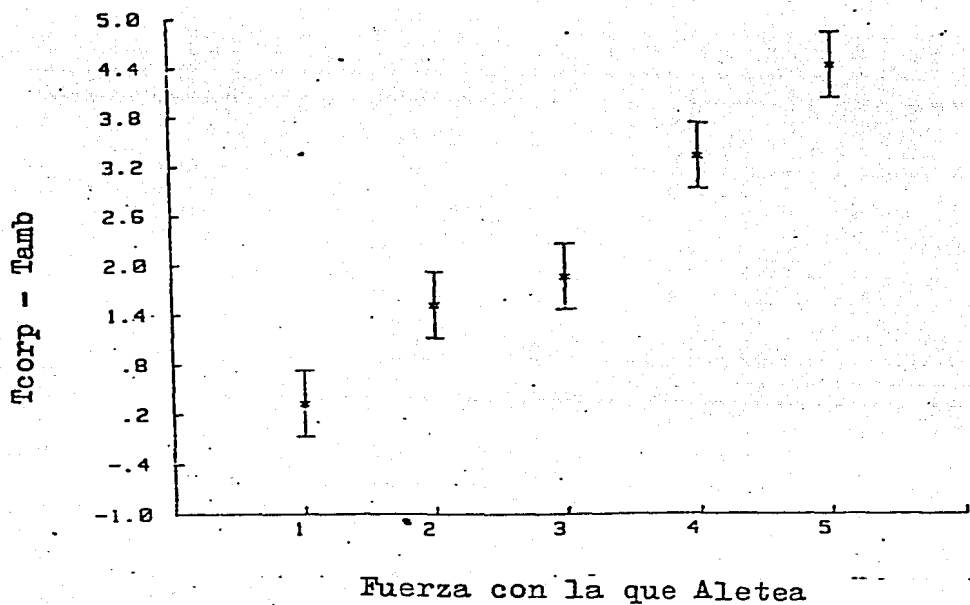


Fig. 4- Las diferencias entre la temperatura corporal de la mariposa y la temperatura ambiente, están significativamente relacionadas con la fuerza del aleteo (ANDEVA dos vías, comparación múltiple con una prueba de Tukey HSD). Las barras representan el LSD (Least Square Deviation, media de la desviación cuadrática). El (1) = trepar sin que la mariposa agite las alas; y el (5) = movimiento de las alas más fuerte.

Experimento 2. Efecto de la altura de percha nocturna en la mortalidad por congelamiento de la mariposa monarca. Las mariposas colocadas en las ramitas más altas sufrieron menos daños que aquellas que estuvieron en las posiciones más bajas (Cuadro 1) y aún a temperaturas ambientales tan bajas como -7°C , el 100% de las mariposas que estuvieron en una posición superior a los 50 cm volaron normalmente a la mañana siguiente. No se encontraron diferencias significativas entre machos y hembras en lo referente al daño, altura, ni a ninguna noche, en ningún tratamiento, durante el experimento (dañadas/normales: todos las hembras 83/257, todos los machos 90/258; $p > 0.05$, Prueba probabilidad exacta de Fisher), por lo que se combinaron los datos de ambos sexos para el análisis.

La mortalidad de la mariposa monarca en estas condiciones es altamente dependiente de la temperatura (ANDEVA una vía: $F = 7.105$, $gl=3$, $p < 0.001$; Fig. 5). Las mariposas colocadas a la altura de 5 cm, experimentaron temperaturas mínimas que en promedio fueron 0.8°C más elevadas que las temperaturas experimentadas por las mariposas del nivel del suelo ($n=10$ noches, $p < 0.01$, Prueba del signo de Wilcoxon). Las mayores diferencias ocurrieron en las noches más frías. En estas, el promedio de la temperatura mínima fue 1.07°C más elevada a 5 cm que a nivel del suelo. Para todas las noches, la diferencia de la temperatura entre las mariposas de los 5 cm y la de aquellas que estaban a nivel del suelo ($T_5 - T_0$) está relacionada

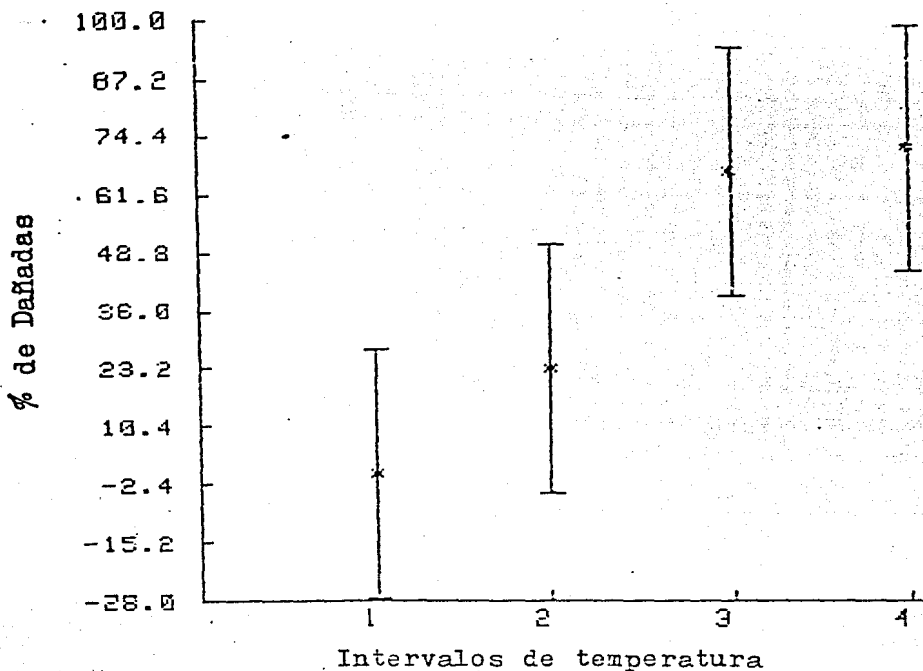


Fig. 5. La figura muestra como el porcentaje de mariposas dañadas esta afectado significativamente por la temperatura mínima a nivel del suelo. A menor temperatura un mayor porcentaje de mariposas dañadas (ANDEVA una vía, comparación múltiple con una prueba de Tukey HSD). Las barras representan el LSD (Least Square Deviation, media de la desviación cuadrática). Los números representan intervalos de temperatura: 1) > -2.4 ; 2) de -2.5 a -3.9 ; 3) de -4.0 a -5.4 ; 4) < -7.0 °C.

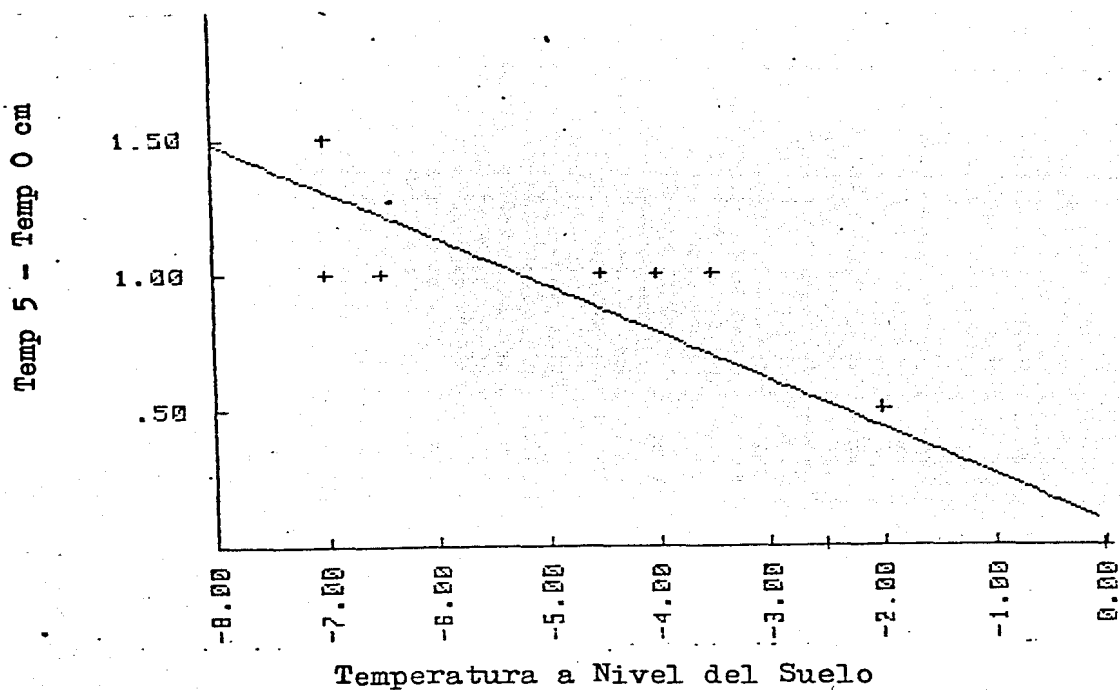


Fig. 6. La diferencia de temperatura entre los 5 cm y la temperatura a nivel del suelo ($T_5 - T_0$), esta relacionada con la temperatura a nivel del suelo. A medida que la temperatura es mas baja, mayor es la diferencia, por lo que aquellas mariposas que alcanzan a alejarse cuando menos 5 cm del suelo se benefician más cuando es que más lo necesitan, esto es, cuando hace más frío ($n = 10$ noches, $r = 0.826$, $p < 0.05$).

Cuadro 1. Mortalidad de la mariposa monarca por congelamiento, después de una noche de exposición en una área abierta, a diferentes alturas (15, 10, 5 y 0 cm) y considerando si las mariposas, por el efecto del ambiente, amanecían secas o mojadas. El numerador representa el número de mariposas dañadas del total expuesto esa noche a esa altura.

Altura (cm)	Secas				Mojadas				
	15	10	5	0	15	10	5	0	
Feb 19 0 °C	0/16	0/16	0/16	0/16	Feb 28 -2.5 °C	0/15	0/16	0/15	1/15
Mar 3 -2 °C	0/16	0/16	0/16	0/16	Feb 12 -4 °C	1/16	3/16	8/16	12/16
Feb 24 -3.5 °C	0/16	0/16	0/16	0/16	Feb 18 -4.5 °C	3/13	12/15	16/16	16/16
Feb 25 -4 °C	0/16	0/16	0/16	4/16	Mar 5 -7 °C	10/12	12/13	14/14	16/16
Feb 27 -6.5 °C	3/16	1/16	7/16	6/16					
Feb 26 -7 °C	1/13	3/15	10/16	14/16					
Total	4/77	4/79	17/80	24/80	14/56	27/60	38/61	45/63	

negativamente con la temperatura a nivel del suelo, 0 cm (n= 10 noches, $r = 0.826$, $p < 0.05$; Fig. 6).

Las mariposas que estuvieron a los 15 cm de altura tuvieron un porcentaje de normales significativamente mayor que las mariposas a los 0 y 5 cm (ANDEVA una vía: $F = 5.43$, $gl=3$, $p < 0.005$; Fig. 7). Al porcentaje de normales se le aplicó una transformación Arcsen, con la finalidad de obtener una distribución normal de los porcentajes. También se encontraron diferencias significativas (ANDEVA una vía: $F = 5.71$, $gl=3$, $p < 0.005$). La diferencia más impresionante fue cuando las mariposas a nivel del suelo estuvieron ligeramente por debajo de la temperatura mínima letal de -3.3 °C (Calvert *et al.*, 1987), resultando que de 12/16 (75%) resultaron dañadas, pero a 15 cm de altura 15/16 (93.75%) volaron normalmente. En varias noches la temperatura no bajó de las temperaturas de congelación por lo que no se encontró mortalidad alguna (Cuadro 1).

Se encontraron diferencias altamente significativas en el porcentaje de dañadas dependiendo de si las mariposas estaban secas o mojadas (ANDEVA dos vías: $F = 14.109$, $gl= 1$, $p < 0.001$; Fig. 8). Las mariposas mojadas a temperaturas de -4.5 °C sufrieron el 100% de daño, mientras que las mariposas secas a $- 4.5$ °C tuvieron únicamente un porcentaje de dañadas del 37.5%. A 15 cm de altura y a -7.0 °C las mariposas mojadas tuvieron mortalidad del 83.33%, mientras que en las secas fue de 7.69%. Existe una gran diferencia cuando a -4.5 °C, a 25 cm no hay mortalidad alguna, mientras que a nivel del suelo es del 100% (Cuadro 1).

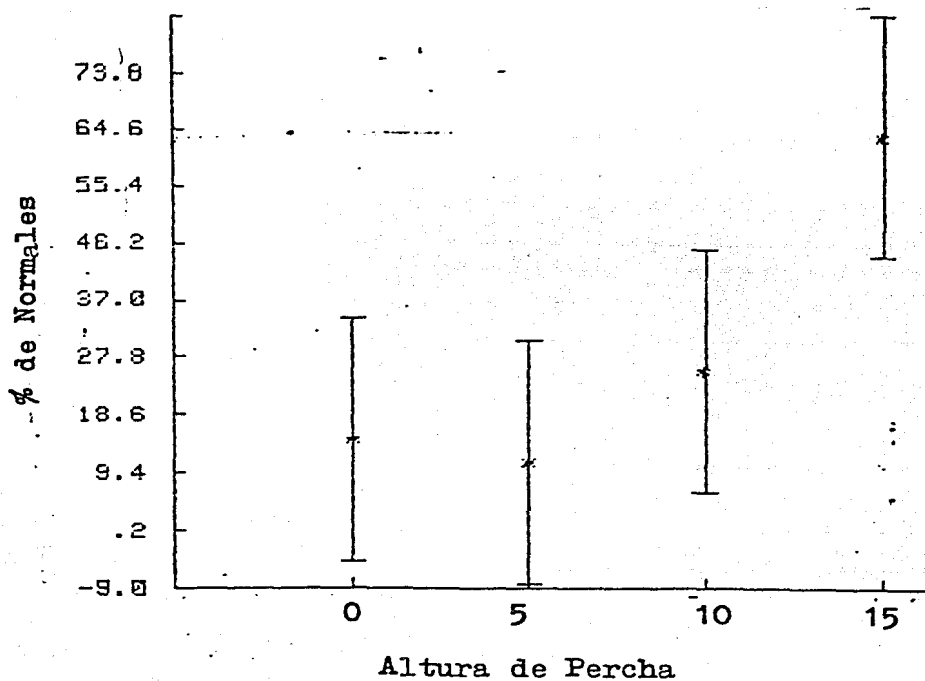


Fig. 7. La figura muestra el porcentaje de mariposas normales después de una noche de exposición a las bajas temperaturas en las diferentes alturas de percheo. Entre más cerca estén las mariposas del suelo mayor es su probabilidad de sufrir algún daño por las bajas temperaturas. Si las mariposas logran trepar 15 cm, su posibilidad de volar normalmente al día siguiente es significativamente mayor que si pasan la noche perchadas en alturas más bajas (ANDEVA una vía, comparación múltiple con una prueba de Tukey HSD). Las barras representan el LSD (Least Square Deviation, media de la desviación cuadrática).

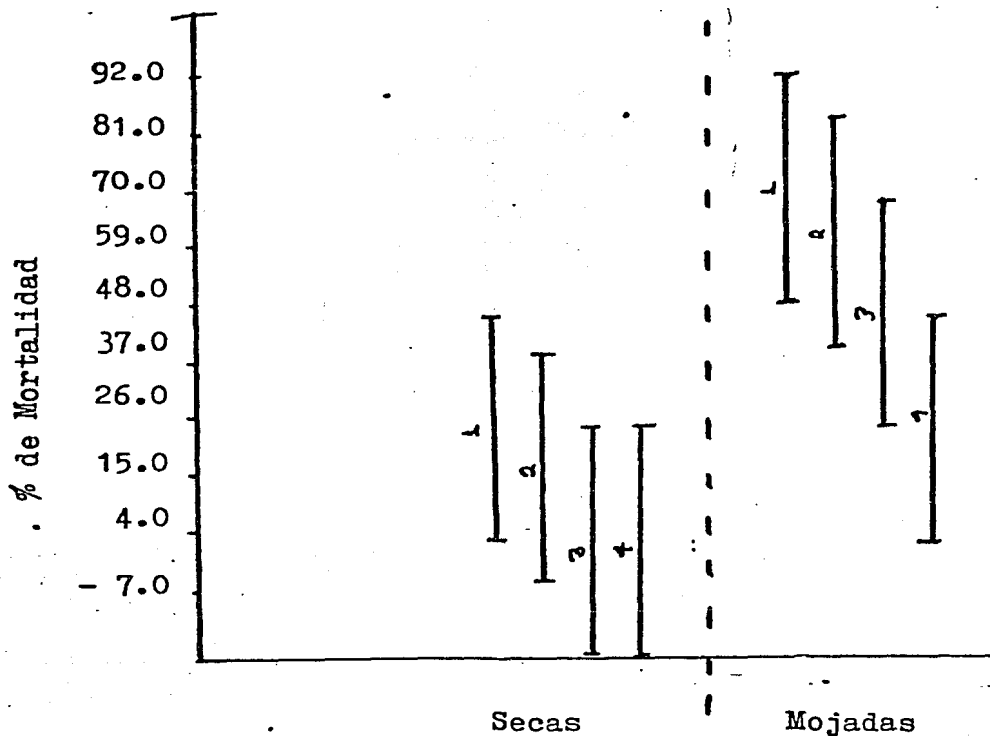


Fig. 8. La figura muestra el porcentaje de mortalidad, a las diferentes alturas de percheo, dependiendo si las mariposas están secas o mojadas. Es mucho más favorable para las mariposas tener su superficie seca. Las mariposas mojadas tienen diferente mortalidad dependiendo de su altura (ANDEVA una vía, comparación múltiple con una prueba de Tukey HSD). Las barras representan el LSD (Least Square Deviation, media de la desviación cuadrática). Los números representan las diferentes alturas: 1 = 0 cm; 2 = 5 cm; 3 = 10 cm; 4 = 15 cm.

EFFECTO DE LA ALTURA DE PERCHA NOCTURNA EN LA
DEPREDAION DE LA MARIPOSA MONARCA POR EL
RATON Peromyscus melanotis.

Experimento 3. Impacto de la depredación por ratones en las monarcas de hibernación. La media de las monarcas muertas por noche por ratón es de 39.9 (ES = 1.1; rango = 30-52). En un análisis de varianza no se encontraron diferencias en el número de mariposas muertas por noche, por ratón, en los 6 días del experimento (ANDEVA una vía: $F = 0.42$, $gl = 5$, $p = 0.52$). La media de las mariposas atacadas por noche es independiente de las mariposas depredadas el día anterior, en un periodo de 6 días. Así, la media de la mortalidad es de 39.9 monarcas por noche por ratón durante las 6 noches del experimento.

Experimento 4. Efecto de la altura en la depredación. Cada grupo de ratones (A, B, o C) respondió homogéneamente a sus patrones de distribución respectivo de mariposas: χ^2 para A = 6.83, $gl=15$, $p > 0.95$; para B = 0.20, $gl=8$, $p > 0.99$; y para C = 6.91, $gl=8$, $p > 0.50$. Por lo que se utilizaron todos los datos para el análisis.

En las pruebas de χ^2 se encontró que los ratones se alimentan desproporcionadamente de las mariposas que estaban más cerca del suelo: χ^2 del patrón A = 24.6, $gl=3$, $p < 0.001$;

Cuadro 2. Patrones de depredación por ratones, en mariposas hidratadas a diferentes alturas. Las categorías están descritas en el texto. En cada tratamiento se ofrecieron 40 mariposas a cada ratón, distribuidas en estacas en 1 de tres patrones diferentes (A, B, o C). Se probaron seis ratones para el patrón A, 5 para el B, y 5 para el C. Se juntaron todos los datos para el análisis.

Patrones de Distribución de las Monarcas	Altura (cm)	Categorías de ataque (abdomen)				Total
		Sin atacar	Probadas	Comidas no selectiv.	Comidas selectiv.	
A) Uniforme	60	39	3	17	1	60
	25	37	2	21	0	60
	10	10	7	39	4	60
	En el suelo	6	1	34	19	60
B) La Mayoría en alto.	60	77	0	17	5	100
	25	29	0	14	7	50
	10	7	1	38	4	50
C) La Mayoría abajo.	25	43	0	6	1	50
	10	34	0	14	2	50
	En el suelo	18	1	43	38	100

para B = 31.6, $gl=2$, $p < 0.001$; y para C = 32.2, $gl=2$, $p < 0.001$; Cuadro 2). Esta relación es mucho más aparente en el patrón C, donde el 50% de las mariposas estuvieron en el suelo.

Los ratones de los patrones A y C, se alimentaron selectivamente de las monarcas del suelo, pero no mostraron esta conducta con las mariposas de las estacas. Cuadro 2. Es

Cuadro 3. Patrones de depredación abdominal en 25 mariposas monarca hidratadas y en 25 mariposas deshidratadas, en cautiverio por el ratón P. melanotis (n = 8). Todos los datos de los ratones se analizaron juntos.

Tipo de Mariposas	Categorías de ataque (abdomen)			Total ofrecido
	Sin atacar	Depredadas no selectivamente	Depredadas selectivamente	
Hidratadas	16	49	135	200
Deshidratadas	125	75	0	200

probable que para el ratón le sea más fácil bajar a la mariposa de la estaca en donde está perchada y depredarla selectivamente en el suelo. No obstante, los ratones sí las depredan en las estacas: depredaron el 82% de las mariposas perchadas en el patrón A, el 84% para el B, y el 68% para el C. Sin embargo, se encontraron algunas mariposas de las perchadas en las estacas depredadas en el suelo, y no se puede saber si fueron comidas en la estaca y después se cayeron ó si el ratón las bajó.

Experimento 5. Preferencia de los ratones por monarcas vivas. El patrón de depredación por ratón fué homogéneo ($\chi^2 = 15.46$, $gl=14$, $p > 0.25$), por lo que se utilizaron todos los datos para el análisis. Se encontró una asociación altamente significativa entre el grado de desecación de la mariposa y qué

tanto se come el ratón del abdomen ($\chi^2 = 224.7$, $gl=2$, $p < 0,001$; Cuadro 3). Los ratones prefieren fuertemente a las mariposas hidratadas, y depredan a la mayoría selectivamente.

Experimento 6. Riesgo de las monarcas del follaje a la depredación, cuando solamente hay mariposas deshidratadas en el suelo. Todos los ratones respondieron homogéneamente a las condiciones del experimento ($\chi^2 = 10.4$, $gl=6$, $p > 0.25$), por lo que se utilizaron todos los datos para el análisis. Los ratones se alimentaron desproporcionadamente de las mariposas perchadas, de las mariposas hidratadas ($\chi^2 = 7.64$, $gl=2$, $p < 0.025$; Cuadro 4). Más aún, solamente las mariposas perchadas fueron depredadas selectivamente.

Cuadro 4. Patrones de depredación de 4 ratones en cautiverio, en mariposas hidratadas y deshidratadas. En cada tratamiento, se pusieron 20 mariposas hidratadas entre las estacas de 60 y 25 cm (10 por altura), y pusimos 20 mariposas deshidratadas en el suelo. Se juntaron todos los datos para el análisis.

Altura (cm)	Estado de las mariposas	Categorías de ataque (abdomen)			Total
		Sin atacar	Comidas no selectiv.	Comidas selectiv.	
60	Hidratadas	24	12	4	40
25	Hidratadas	19	11	10	40
En Suelo	Deshidratadas	64	16	0	80

DISCUSION.

En bosques maduros poco perturbados, las temperaturas más frías se registran en el dosel, ya que es en este sitio donde tiene lugar el mayor intercambio de calor por radiación, entre la vegetación y el ambiente (ver Geiger, 1965). Por lo tanto, la temperatura dentro del bosque es más constante y la cantidad de rocío que se forma es menor (Calvert et al., 1987), mientras que en los claros del bosque, las temperaturas son más bajas y es mayor el depósito de rocío durante la noche, en el suelo o muy cerca de él.

Tanto en las áreas abiertas del bosque, como en las cerradas, la radiación de enfriamiento (radiational cooling: pérdida del calor acumulado durante el día por radiación) se da en la noche, entre todas las superficies de las plantas y del suelo, pero la radiación es más fuerte en la interfase entre las plantas y el cielo abierto, esto es, a nivel del suelo en áreas abiertas y, a nivel del dosel, en las cerradas. En un bosque cerrado, la radiación de enfriamiento de cualquier objeto es en general disminuida por el intercambio con otros objetos, principalmente por las partes de las plantas adyacentes, involucrándose procesos de absorción y subsecuente "rerradiación" (Geiger, 1965). En las noches nubladas, los claros del bosque son mucho más templados que cuando el cielo está abierto, encontrando temperaturas similares a las que hay a dentro del bosque en esos días (Calvert et al., 1982), ya que las nubes

crean un efecto de invernadero, evitando el escape del calor acumulado en el día.

En las colonias, las mariposas mantienen su temperatura más constante, por la radiación con la vegetación y con las otras mariposas, que a su vez están irradiando. Las mariposas en una vegetación densa pierden mucho menos calor que en un lugar abierto (Geiger, 1965; Calvert y Brower, 1981). El sotobosque también ayuda a mantener la humedad durante el día, un factor que es muy importante en el mantenimiento del balance hídrico de las monarcas en las colonias (Calvert y Brower, 1986).

En días calurosos las mariposas normalmente están entrando y saliendo de las agrupaciones por varias razones: puede ser que algunas mariposas, por su posición en la colonia, estén muy expuestas al sol, por lo que vuelan a un lugar, donde probablemente no consuman su reserva de lípidos en forma excesiva (Masters et al., en prensa). Puede ser también que las mariposas vuelen para ejercitar un poco sus músculos torácicos, ya que en ocasiones es demasiado el tiempo en el que las mariposas están inactivas y se pudieran llegar a atrofiar sus músculos (Masters et al., en prensa). Estos autores proponen que las mariposas vuelen para enfriarse ya que las mariposas que están en vuelo tienen menor temperatura interna que aquellas que están realizando otras actividades, lo que sugiere que las mariposas gastan menos energía volando que cuando están termorregulando en el sol por mucho tiempo.

LA CONDUCTA TERMORREGULATORIA DE LA MARIPOSA MONARCA.

La conducta termorregulatoria de la monarca involucra procesos de subir, bajar y mantener su temperatura corporal, usando una gran variedad de mecanismos tanto endo como ectotérmicos (Masters et al., en prensa).

La temperatura corporal de una mariposa es el resultado de un balance entre la cantidad de calor absorbido, y el perdido, así como el calor que produce, regula y transfiere en su cuerpo (mecanismos fisiológicos y conductuales) (Kingsolver, 1985). La generación de calor en el prevuelo parece ser poco común en las mariposas, aunque esté presente en una variedad de palomillas. La única mariposa que tiene una conducta de calentamiento en el prevuelo es la monarca (Kammer, 1970). Este tipo de endotermia es menos efectivo que la endotermia conductual, siendo que la forma principal en la que las mariposas regulan la ganancia de calor es por su orientación y postura al sol (Kingsolver, op. cit.).

Al estudiar la conducta del aleteo de la monarca se pueden distinguir dos tipos: 1) La conducta de prevuelo, que consiste en un aleteo continuo para calentar sus músculos torácicos para el vuelo, ya que en ocasiones cuando la mariposa está en el sol termorregulando puede que no tenga la suficiente temperatura corporal para el vuelo, y si llega a nublarse, con esta conducta pueden entrar en el intervalo de temperatura de vuelo y así alcanzar las agrupaciones (Masters et al., en prensa). 2) A

temperaturas muy bajas, mayor que los 5 °C, la mariposa camina y aletea pretendiendo incrementar la temperatura de los músculos de las patas, permitiéndole alejarse del suelo a muy bajas temperaturas o en días nublados.

En contraste con las mariposas perchadas en las agrupaciones, el aletear y el volar son actividades endotérmicas muy costosas que producen una cantidad considerable de calor al contraer los músculos del vuelo (Kingsolver, 1985; Masters 1985). La temperatura interna se incrementa por el efecto del ejercicio, del aleteo de la mariposa, por lo que las diferencias entre la temperatura interna y la ambiente se ven significativamente afectadas por la posición del ala y por el efecto del aleteo (Fig. 4). Aquellas que están por debajo de la temperatura mínima para el vuelo, 11 °C ambiente, pero que tienen hasta 3.7 °C más en su temperatura corporal, pueden volar. Entonces, si la temperatura ambiente está por debajo del intervalo para el vuelo, y las mariposas no pueden termorregular en el sol, pueden incrementar su temperatura corporal aleteando y después volar hasta las agrupaciones.

Algunas veces, especialmente durante tormentas, por el efecto de la lluvia, la nieve y el viento, muchas mariposas se caen y si la temperatura es menor a los 4 °C, la velocidad de ascenso se torna muy lenta, casi imperceptible de 0.01 cm/seg. En estas circunstancias se pueden observar grupos grandes de mariposas alrededor de troncos y arbustos, todas con movimientos muy lentos, con dirección hacia la parte superior de la

vegetación, formando hileras como para ir trepando.

Aunque puede ser realmente muy conveniente el trepar para las mariposas, esta protección no es tan buena como la de estar en una agrupación, en las ramas o troncos de los abetos.

Las mariposas trepan con sus alas cerradas y aletean con muy poca fuerza cuando la temperatura ambiente es menor de los 8.0 °C, y ya no aletean a temperaturas inferiores a los 5 °C, probablemente para minimizar la pérdida de calor por radiación, o por incapacidad por entumecimiento. Si trepan con las alas medio abiertas o completamente abiertas, la superficie de contacto con el aire sería mucho mayor y al no aletear no estaría produciendo calor, por lo que su temperatura interna bajaría considerablemente. Esto puede explicar el porqué las mariposas que trepan con las alas abiertas o entreabiertas lo hacen siempre aleteando, y el porqué las mariposas que trepan a muy bajas temperaturas trepan con las alas cerradas.

La posición de las alas completamente abiertas, cuando la mariposa aletea es la más eficiente para incrementar la temperatura de los músculos torácicos. Esto se traduce en una mayor velocidad de ascenso (Fig. 3). Cuando las mariposas empiezan a trepar generalmente cambian paulatinamente de tener las alas cerradas a una posición más abierta. Lo mismo sucede con la frecuencia de aleteo conforme asciende, de una frecuencia menor a una mayor, llegando generalmente a tener el máximo de frecuencia después de recorrer cierta distancia y en ocasiones

emprendiendo el vuelo conforme están ascendiendo. A veces es tan fuerte el aleteo, que las patas las utiliza nada más para sujetarse mientras trepa, ya que prácticamente, va volando.

Cuando la mariposa trepa con las alas entreabiertas, hace mucho más combinaciones de posición y frecuencia de aleteo que cuando utiliza alguna de las otras dos posiciones. Es más inestable que las otras dos.

LA CONDUCTA DE ESCAPE A LAS BAJAS TEMPERATURAS.

Normalmente las mariposas no permanecen durante las noches en lugares abiertos, pero hay ocasiones en las que se pueden presentar condiciones similares en las áreas cerradas, en las colonias, durante las tormentas (Calvert y Brower, 1981) o por las prácticas forestales (Calvert et al., 1982). El movimiento del aire en el bosque durante la noche, resulta en que hay temperaturas más bajas en las proximidades del suelo (Geiger, 1965).

Con estos experimentos se demuestra que la cobertura vegetal baja es muy importante para las monarcas que están temporalmente en el suelo, ya que evitan tanto el escape del calor como la formación de rocío, además de que les sirve de instrumento para trepar, alejándose del suelo y alcanzando temperaturas más elevadas. Las mayores diferencias entre las temperaturas a nivel del suelo y las de los 5 cm fueron cuando hubo más frío, por lo que en estas condiciones podemos pensar que

si logran trepar se protegerán mejor cuando más lo necesitan, es decir cuando hace mas frío (Fig. 6).

Se registran hasta 2.5 °C de diferencia entre las temperaturas del nivel del suelo y las temperaturas a 1 metro de altura en un área abierta (Calvert y Brower, 1981). Las mariposas intentan alejarse del suelo encontrando temperaturas mas templadas que pueden ser suficientes para no sufrir daño. En un experimento en el que trabajan con mariposas mojadas, Calvert et al., (1987) registraron una mortalidad del 90% a una temperatura de -4.2 °C, siendo que a 15 cm la mortalidad es mucho menor, de 6.2% (Cuadro 1, feb. 12, Fig. 5). Para las mariposas en hibernación resulta relativamente fácil trepar mas de 50 cm de altura, en gran parte por su conducta termorregulatoria de caminar y alinear, incrementando su temperatura corporal. Además de que generalmente continúan caminando hasta que quedan físicamente obstruidas, ya sea por el compactamiento de las mariposas o porque llegan al final de la rama en la que están trepando.

En condiciones naturales, la vegetación baja está generalmente disponible para las mariposas, por lo que muy pocas veces permanecen en el suelo. Al trepar quedan más protegidas que aquellas expuestas y forzadas a permanecer en el suelo como en este experimento. Uno de los principales problemas para las mariposas en los días de "mal tiempo" es que muchas ramas y troncos con muchas mariposas, se caen (Calvert et al., 1983).

En estas circunstancias no es suficiente que las mariposas trepen y eviten las bajas temperaturas del suelo, sino que también es muy importante que una vez que están perchadas, se sostengan bien y no se caigan, ya sea que estén en las grandes bolsas (clusters), en los troncos, en la vegetación baja, o bien que hayan trepado a una altura suficiente para evitar las temperaturas letales. Muchas de las mariposas mueren por quedar enterradas en la nieve por lo que no pueden emplear su conducta de escape.

Calvert y Brower (1981) citan que las mariposas expuestas en experimentos como este, escasamente pierden peso seco de una noche a la otra y esa pérdida es tan pequeña que nos hace pensar que no es el factor de mortalidad de tales mariposas. Sin embargo, Calvert et al., (1987) muestran que para las mismas condiciones del experimento las mariposas ganan peso húmedo, por la acumulación de rocío y de hielo en su cuerpo.

Salt (1963) reporta que los insectos se congelan internamente a temperaturas más altas cuando su superficie corporal está mojada. Las monarcas que tienen su superficie mojada se congelan con mayor facilidad, ya que el rocío condensado que está en su exoesqueleto se congela, y los cristales de hielo penetran a su cuerpo, destruyendo sus tejidos y dañando a la mariposa, mientras que las mariposas que no tienen agua en la superficie de su cuerpo soportan temperaturas más bajas, ya que el agua interna de sus cuerpos se congela a temperaturas más bajas. Fig. 8. (Bevan y Carter, 1980; Calvert y

Brower, 1981; Calvert y Cohen, 1983; Calvert et al., 1983, 1987). Monarcas expuestas a bajas temperaturas durante 12 h, tuvieron una completa recuperación a temperaturas de -6.8°C (Urquhart, 1960), lo que nos sugiere que el hielo que se forma en su exoesqueleto puede ser más importante que las bajas temperaturas per se, aunque la cantidad de rocío y de hielo que se forma depende en gran medida de la temperatura del sitio (Geiger, 1965).

La diferencia en la mortalidad de las mariposas dependiendo de si están secas o mojadas es muy clara a nivel del suelo, pero conforme la mariposa trepa y alcanza más altura las diferencias ya no son tan claras, ya que la temperatura va siendo más templada, siendo que a alturas de 25 cm ya no es tan importante. Las mariposas mojadas a esta altura tienen un porcentaje de mortalidad similar al que tienen las mariposas secas a nivel del suelo. La diferencia de mortalidad por altura es mucho más importante cuando las mariposas están mojadas, ya que el porcentaje de normales de las mariposas mojadas perchadas a 15 cm de altura es significativamente mayor que el de las mariposas mojadas a nivel del suelo. Esto es especialmente importante, ya que cuando en las colonias de hibernación se registran las más bajas temperaturas, durante las tormentas, es también cuando las mariposas están mojadas. Por lo que, especialmente en estas circunstancias, resulta muy ventajoso trepar en la vegetación más próxima, Fig. 8.

EFFECTO DE LA ALTURA DE PERCHEO NOCTURNO EN LA
DEPRADACION DE LA MARIPOSA MONARCA.

Impacto de la depredación por ratones sobre las monarcas en hibernación. Al tener los ratones una dieta pura de monarcas por 6 noches consecutivas, se determinó que un individuo puede matar un promedio de 39.9 monarcas por noche. Glendinning y Brower (en prep.) reportan en un estudio de captura recaptura en una población de ratones, en una de las colonias de hibernación en México que la densidad poblacional de Peromyscus melanotis varía entre 75 - 105 ratones adultos por hectárea.

Utilizando la densidad estimada por Brower y Calvert (1985) de 10 millones de mariposas por hectárea en las colonias de hibernación en México, y dado que un P. melanotis adulto puede matar 39.9 mariposas por noche, y que la densidad poblacional es de 75 - 105 ratones por ha., podrían depredar entre 2993 - 4190 monarcas por noche, asumiendo que los ratones se alimentan de una dieta pura de mariposas, y que tanto los individuos activos como inactivos reproductivamente tienen características similares de alimentación. Por lo que, una estimación de la mortalidad total por roedores en un colonia de una hectárea, en un período de hibernación de 135 días, podría ser aproximadamente de 400 000 - 570 000 mariposas, el 4 - 5.7% de la colonia.

Conducta de forrajeo de P. melanotis. P. melanotis se

alimenta preferencialmente de las monarcas hidratadas (Cuadro 2), y de las más accesibles, aquellas que están más cerca del suelo, aún cuando el 50% de las monarcas estuvieran perchadas en las estacas más altas (patron B). Al escoger las monarcas más accesibles, probablemente los ratones reduzcan el tiempo de búsqueda y manejo del alimento (Schoener, 1971). El tiempo de búsqueda se reduce, ya que el ratón tiene que recorrer menos distancia para encontrar un cierto número de monarcas, y las que están más cerca del suelo son las más fácilmente reconocibles olfatoriamente. El tiempo de manejo también se reduce ya que al parecer es más fácil alimentarse en el suelo que en una posición vertical, además de que una manipulación cuidadosa parece ser muy importante para los ratones, ya que se alimentan preferencialmente de los contenidos abdominales.

Ninguna de las mariposas deshidratadas y muy pocas de las hidratadas perchadas fueron depredadas selectivamente. Los ratones mostraron una alta preferencia por las monarcas hidratadas (Cuadros 2, 3, y 4). Esto puede indicar que: 1) Las monarcas hidratadas son más "palatables"; o que 2) Los ratones prefieren a las más succulentas; o bien, 3) Los ratones evitan la exocutícula de las monarcas, debido a que en ésta acumulan una mayor concentración de cardenolidos (Brower *et al.* en prensa). Con base en los resultados de estos experimentos, parece ser que los ratones son incapaces de separar la cutícula de los contenidos corporales en las monarcas deshidratadas, rechazando el 83.6% de las cutículas de las monarcas hidratadas. Por lo

tanto, puede ser que las mariposas deshidratadas sean mas tóxicas para los ratones.

La accesibilidad de la monarca por sí sola no explica completamente la conducta del forrajeo de P. melanotis. Los ratones se alimentan preferencialmente de las monarcas hidratadas, aún cuando las monarcas deshidratadas estén en un lugar más accesible. Esto implica que: 1) Los ratones están empleando tiempo extra en la búsqueda de monarcas hidratadas (mariposas vivas, moribundas, o muertas recientemente) y que no se alimentan de las primeras monarcas que se encuentran. 2) Si no hay mariposas hidratadas (o son muy escasas) en el suelo, los ratones empiezan a buscar más intensamente en el follaje. Las mariposas que están perchadas más cerca del suelo, tienen un mayor riesgo a la depredación, cuando los ratones seleccionan su alimento.

Los resultados del sexto experimento sugieren que P. melanotis pone un mayor énfasis en la palatabilidad de las monarcas que en su accesibilidad. Sin embargo, esta relación está indudablemente influenciada por las características del follaje en el que las monarcas estén perchadas, como por ejemplo, el diámetro y la rigidez del tallo. En el presente trabajo estos parámetros se mantuvieron constantes. Debido a que hay una gran variación tanto inter como intraespecifica en la vegetación baja, en cuanto a la altura, el diámetro del tallo, así como la resistencia de los mismos a doblarse. Los ratones indudablemente serán más eficientes al forrajear en ciertos tipos de tallos

(Horner, 1954). Investigaciones posteriores podrían indicar si hay ciertos elementos en la vegetación en los que los ratones tengan alguna dificultad para trepar, y si es que las monarcas de alguna forma tienden a seleccionar la vegetación que podría resultar más "segura" contra el ataque por ratones.

En este estudio se demuestra que la conducta de la mariposa de trepar en la vegetación es un mecanismo de escape efectivo contra el ataque por ratones, cuando hay mariposas hidratadas más accesibles que ese individuo. Sin embargo, algunas de las monarcas perchadas en los lugares más altos fueron atacadas por los ratones, aunque con una menor frecuencia que aquellas perchadas en lugares más bajos. Otro mecanismo defensivo que puede actuar de forma conjunta a esta conducta de trepar en la vegetación, es el de la defensa química. Estudios recientes indican que P. melanotis se alimenta selectivamente de las monarcas en hibernación en México con respecto a la concentración de cardenolidos (Glendinning y Brower, en prep.). Curiosamente, en forma diferente a las aves estudiadas por Fink y Brower (1981) los ratones advierten de los niveles de cardenolidos de las monarcas en forma no destructiva, ya sea oliéndolas y/o probándolas, y al parecer rechazándolas si su nivel de toxinas es muy alto. Por lo tanto, la defensa química de las monarcas puede servir también para reducir el riesgo a la depredación por ratones, al menos para aquellas que tienen un alto contenido de cardenolidos. Los alcaloides pirrolizidínicos presentes en las monarcas pueden servir también como defensa, aunque hasta la

fecha no se han hecho estudios al respecto.

LA CONDUCTA TERMOREGULATORIA Y DE ESCAPE A LA
DEPREDAION Y A LA MORTALIDAD POR CONGELAMIENTO
DE LA MARIPOSA MONARCA.

A las conductas de la mariposa monarca de caminar, aletear y trepar en la vegetación, se le ha asignado un papel adaptativo contra la depredación por ratones y contra la muerte por congelamiento. Existen hechos que hacen a ésta una explicación muy factible: 1) La marcada tendencia de la mariposa de caminar, aletear y trepar, en cualquier estructura disponible a cualquier hora del día. 2) El hecho de que durante las noches casi ninguna mariposa permanece en las proximidades del piso de las colonias. 3) La tendencia a trepar hasta que sean detenidas, ya sea que queden obstruidas por otras mariposas, que se les acabe la rama en la que están caminando, o bien que la temperatura sea tan baja (3.3°C) que las mariposas ya no puedan moverse. 4) Cuando la temperatura esta decayendo al final del día, y las mariposas no tienen la suficiente temperatura para volar, trepan a la vegetación y se lanzan al aire, planeando. Como las colonias están generalmente en una ladera con bastante inclinación, conforme las mariposas se alejan del punto del que saltaron, mayor es la distancia que hay entre ellas y el suelo, y si logran sostenerse de alguna otra rama, estarán a mucho mayor altura de la que partieron.

Otras alternativas en el mismo fondo adaptativo para entender la conducta son: 1) puede ser que trepen para tener una

mejor posibilidad de salto-vuelo, una vez que tengan la suficiente temperatura corporal. 2) Puede ser que estas conductas sean con fines termorregulatorios, como ejercicio para obtener calor, y ya que al trepar encuentran aire más caliente y al aletear incrementan su temperatura corporal, entonces más fácilmente pueden regresar a las agrupaciones. 3) Puede ser que trepen para una mejor toma de sol. 4) Al parecer, les es más fácil a las mariposas alejarse volando si es que están en una posición más elevada que si están en el suelo.

Estos experimentos nos dan una fuerte evidencia de que el estrato bajo del bosque de la zona guarda una relación directa con la sobrevivencia de aquellas mariposas que están temporalmente en el suelo, y tiene una relación indirecta con las mariposas de las agrupaciones, ya que además de que retienen parte del calor absorbido por la tierra, propiciando un ambiente más templado, la mariposa la utiliza como un instrumento para alejarse del suelo.

Las mariposas con estas conductas, evitan tanto las temperaturas más frías y la mayor humedad cercana al suelo, y al caminar cierta distancia, evitan el peligro de perecer, especialmente cuando están mojadas. En condiciones extremas, como en las tormentas invernales, una pequeña diferencia en la altura sobre el suelo, y con esto en la temperatura, resultó muy importante en la sobrevivencia de la mariposa.

Varios trabajos han demostrado que la deforestación degrada el hábitat de hibernación de la mariposa monarca al incrementar la exposición de las mariposas a las condiciones meteorológicas (Calvert y Brower, 1981; Calvert et al., 1982; Brower y Calvert, 1985). Los resultados obtenidos en este trabajo nos muestran otro aspecto crítico de las colonias de hibernación de las monarcas en México que también se debe de estudiar y proteger, el estrato bajo de la vegetación. Ya que éste provee de un refugio escape a la mariposa, contra el ataque por ratones y para evitar las temperaturas de congelación a nivel del suelo.

Un aspecto importante por investigar es el de si ciertos elementos del sotobosque son más "seguros" contra el ataque por ratones, o que las protejan mejor contra las bajas temperaturas, y estudiar si las prácticas de explotación forestal alteran su distribución y abundancia.

Estos resultados proveen de un fuerte apoyo a la hipótesis de que la depredación por ratones y la muerte por congelamiento de las monarcas en hibernación que están perchadas más cerca del suelo, así como su conducta termorregulatoria para incrementar su temperatura corporal, son presiones selectivas que han favorecido estas conductas de caminar, aletear, y trepar alejándose del suelo. Mientras el riesgo a la depredación es mayor en las áreas forestales, el riesgo a la mortalidad por congelamiento, por las bajas temperaturas del suelo, es mayor en las áreas deforestadas.

CONCLUSIONES.

Con base en los datos y en las discusiones de la presente tesis, y apoyados en trabajos anteriores se puede concluir que:

- Las conductas de la mariposa monarca de caminar, alatear y trepar en la vegetación más próxima, son conductas con significado adaptativo.
- La posición de las alas, así como la frecuencia de alateo, son dos variables muy importantes en el análisis de la conducta termorregulatoria de la monarca.
- La velocidad de ascenso de la mariposa al caminar en la vegetación esta relacionada con la temperatura corporal de la mariposa. A mayor temperatura corporal, mayor es el ángulo de apertura de las alas y mayor es la fuerza con la que alatean.
- Al trepar a las diferentes velocidades de ascenso, especialmente cuando la temperatura ambiente baja muy rápidamente, las mariposas evitan las bajas temperaturas y la alta humedad cercana al suelo.
- La sobrevivencia de la mariposa monarca está en relación directa con la vegetación baja de la zona, con la altura a la que se perchan para pasar la noche, y a si su cuerpo está seco o mojado. Con que las mariposas alcancen a caminar en la

vegetación 25 cm, sus posibilidades de evitar el congelamiento aumentan grandemente.

- La deforestación incontrolada de los santuarios podría acarrear un incremento en la mortalidad por congelamiento muy significativo.

- Por todo esto, se concluye que los riesgos combinados de mortalidad por ratones y por congelamiento parecen ser una presión selectiva para explicar las conductas de la monarca de caminar, aletear, y trepar en la vegetación, y que forman parte muy importante en el sistema de defensa.

AGRADECIMIENTOS.

Quisiera agradecer muy sinceramente a todas las personas que de alguna forma han participado en el proyecto monarca. Muy especialmente a Alfredo Arellano, John Glendinning, Tonya Van Hook, y Jim Anderson, por sus ideas y apoyo, fué grato acampar y trabajar con ustedes.

A Raymundo Maldonado y a Evodio de Jesús, por su participación en el buen mantenimiento de nuestro campamento.

A los propietarios del Ejido de Cerro Prieto, por habernos permitido acampar en sus terrenos, y por sus buenas ideas de conservar el sitio de hibernación.

Al Dr. Jorge Soberón, a Luis Eguiarte, y a Carlos Martínez del Río, por haberme invitado a participar en el proyecto. Así como al Dr. José Sarukhán por permitirme utilizar las instalaciones del Instituto de Biología, UNAM.

Muchas gracias a mis padres, a mis hermanos y a mi abuelita por su inapreciable apoyo.

A Antonieta Arizmendi, Mónica Ramírez, Rodolfo Ogarrío, Fernando Ortiz Monasterio, Bill Calvert y León García, por haber compartido sus experiencias en nuestro campamento. A Edith, Reyna, Consuelo, Naya, Neidi, Irais y Toyita, por su apoyo moral.

A todos mis amigos, parientes, conocidos y gorriones, por su presencia.

A Jorge Soberón, Jorge Llorente, Carlos Cordero, Luis Eguiarte, Juan Núñez, Alberto Ken Oyama, Irene Sánchez, Gregorio Rodríguez, Alfredo Arellano, John Glendinning, Tonya Van Hook, Lincoln Brower (Chofis), y Bill Calvert, por sus comentarios y sugerencias a la presente tesis.

Quisiera agradecer muy especialmente al Doctor Jorge Soberón y al Profesor Lincoln P. Brower, por su gran apoyo, impulso, motivación, ideas y comentarios, y porque han sido pieza clave en mi formación profesional.

Quisiera agradecer también a la Dirección de Flora y Fauna Silvestre de SEDUE, por permitirnos trampear en la zona.

Gracias a todos los que de alguna forma contribuyeron para la realización de mi tesis, y que si los mencionara no acabaría nunca.

Este estudio fue financiado por la U.S. National Science Foundation, grant 8500416, con el Dr. Lincoln P. Brower como investigador principal, y por los grants de la Sigma Xi Society a John I. Glendinning.

LITERATURA CITADA.

Anónimo. 1976 Catenal Carta Topográfica, México y Michoacán, Angangueo. E14A26. Escala 1:50 000. Catenal, San Antonio Abad 124. México 8, D.F.

Arellano, A.G., J.I. Glendinning, J. Anderson y L.P. Brower (En prep) Some aspects of avian predation.

Anderson, J.B. y L.P. Brower (En revisión) Ecological factors critical to the cold hardiness of overwintering monarch butterflies (Danaus plexippus L.) in Mexico. En Biology and Conservation of the Monarch Butterfly. S.B. Malcolm, M.P. Zalucki & J.P. Donahue (editors). Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science.

Bell, E.A. y J.J. Dayton (En revisión) Predation on the monarch butterflies (Danaus plexippus) by chestnut backed chickadees (Parus rufescens) at a California overwintering site. En Biology and Conservation of the Monarch Butterfly. S.B. Malcolm, M.P. Zalucki & J.P. Donahue (editors). Natural History Museum of Los Angeles County, Contribution in Science.

Bevan, D.C. y C.I. Carter. 1980 Frost Proofed Aphids.

Antenna Bull. Royal Entomol. Soc. London 4(1):6-8.

Brower, L.P. 1977 Monarch migration. Natural History 86:40-53.

Brower, L.P. 1984 Chemical defense in butterflies. En: The Biology of Butterflies, Eds. R.I. Vane-Wright & P.R. Ackery Symposium Royal Entomological Society. London 11:109-134.

Brower, L.P. 1985 New perspectives on the migration biology of the monarch butterfly, Danaus plexippus, L. En Migration: Mechanisms and adaptive significance. M.A. Rankin (ed). University of Texas Marine Science Institute. Contributions Marine Science 27 (Supplement):748-785

Brower, L.P. 1986 The migrating monarch. Science Year (1987):12-27.

Brower, L.P., W.H. Calvert, L.E. Hendrick, y J. Christian 1977 Biological observations on an overwintering colony of monarch butterflies (Danaus plexippus, Danaidae) in Mexico. Jour. Lep. Soc. 31:232-242.

Brower, L.P. y W.H. Calvert. 1985 Foraging dynamics of bird predation on overwintering monarch butterflies in Mexico. Evolution 39(4):852-868.

Brower, L.P., B.E. Horner, M.M. Marty, C.M. Moffit, y B.

Villa-R. 1985 Mice (Peromyscus maniculatus labecula, P. spicilegus, y Microtus mexicanus) as predators of overwintering monarch butterflies (Danaus plexippus) in Mexico. Biotropica 17:89-110.

Brower, L.P., C.A. Nelson, J.N. Seiber, L.S. Fink y C. Bond (En prensa) Exaptation as an alternative to coevolution in the cardenolide-based chemical defense of the monarch butterflies (Danaus plexippus L.) against avian predators. En Chemical Mediation of Coevolution. ed. K.C. Spencer. Pergamon Press.

Brower, L.P., P. Walford y W.H. Calvert (En revisión) Lipids in the annual life cycle of the monarch butterfly, Danaus plexippus L. En Biology and Conservation of the Monarch Butterfly. S.B. Malcolm, M.P. Zalucki & J.P. Donahue (editors). Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science.

Calvert, W.H. y L.P. Brower. 1981 The importance of the forest cover for the survival of the monarch butterflies (Danaus plexippus, Danaidae). Jour. Lep. Soc. 35(3):216-225.

Calvert, W.H. y L.P. Brower. 1986 The location of the monarch butterfly (Danaus plexippus L.) overwintering colonies in Mexico in relation to topography and climate.

Calvert, W.H., y J.A. Cohen. 1983 The adaptative significance of crawling up onto foliage for the survival of the overwintering monarch butterflies (Danaus plexippus) in Mexico. Ecological Entomology. 8:471-474.

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., M.B. Hyatt, y N.R. Mendoza. 1987 The effects of the understory vegetation on the survival of the overwintering monarch butterflies (Danaus plexippus L.) in Mexico. Acta Zoológica Mexicana 8:1-17

Calvert, H. W. y R.O. Lawton. (En revisión) Comparative phenology of size, weight and moisture of the monarch butterfly (Danaus plexippus) at the overwintering sites in Mexico. En Biology and Conservation of the Monarch Butterfly. S.B. Malcolm, M.P. Zalucki & J.P. Donahue (editors). Natural History Museum of Los Angeles County. Contributions in Science.

Calvert, W.H., W. Zuchowski, y L.P. Brower. 1982 The impact

of the forest thinning on the microclimate in the monarch butterfly (Danaus plexippus) 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 the overwintering monarch butterflies in Mexico. Biotropica. 15(1):42-47.

Cockrell B.J., S.B. Malcolm y L.P. Brower (En revisión) The spatial and temporal distribution of the monarch generations in Eastern North America. En Biology and Conservation of the Monarch Butterfly. S.B. Malcolm, M.P. Zalucki & J.P. Donahue (editors). Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science.

Dayton J.J. y E.A. Bell (En revisión) Tarsi in the ecology of the monarch butterflies (Danaus plexippus) overwintering in central California. En Biology and Conservation of the Monarch Butterfly. S.B. Malcolm, M.P. Zalucki & J.P. Donahue (editors). Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science.

Douglas, M.M. 1978 The Behavioral and Biophysical Strategies of Thermoregulation in Temperate Butterflies. Ph.D. Dissertation, University of Kansas, Lawrence, Kansas. pp. 1-205.

Fink, L.S. y L.P. Brower. 1981 Birds can overcome the cardenolide defense of the monarch butterflies in Mexico. Nature 291:67-70.

Fink, L.S., L.P. Brower, R.B. Waide, y P.R. Spitzer. 1983 Overwintering monarch butterflies as food for insectivorous birds in Mexico. Biotropica 15:151-153.

Geiger, R. 1965 The climate near the ground. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 482 pp.

Glendinning, J.I. y L.P. Brower (En prep) Differential responses by mice (Peromyscus melanotis, P. aztecus, hylocetes, Reithrodontomys sumichrasti, Neotomodon alstoni, and Microtus mexicanus) to a superabundant winter food resource: overwintering colonies of monarch butterflies.

Hamilton, W.D. 1971 Geometry for the selfish herd. Journal of Theoretical Biology 31:295-311.

Haber, W.A. (En revisión) Seasonal migration of the monarchs in Costa Rica, Central America. En Biology and Conservation of the Monarch Butterfly. S.B. Malcolm, M.P. Zalucki & J.P. Donahue (editors). Natural History Museum of Los Angeles County. Contributions in Science.

Herman, W.S. 1985 Hormonally mediated events in adult

monarch butterflies. En Migration: Mechanisims and Adaptive Significance, ed. M.A. Ranking, University of Texas Marine Science) Institute Contributions Marine Science 27 (Supplement):799-815.

Horner, B.E. 1954 Arboreal adaptations of Peromyscus with special reference to use of tail. Contributions from the Laboratory of Vertebrate Biology, University of Michigan 61:1-85.

Hyatt M.B. y R.L. Kreithen (En revisión) Monarchs use sky polarization for migration orientation. En Biology and Conservation of the Monarch Butterfly. S.B. Malcolm, M.P. Zalucki & J.P. Donahue (editors). Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science.

James, D.G. 1983 Induction of reproductive dormancy in Australian monarch butterflies, Danaus plexippus (L.). Australian Journal of Zoology 31:491-498.

James, D.G. (En revisión) Migration biology of the monarch butterfly in Australia. En Biology and Conservation of the Monarch Butterfly. S.B. Malcolm, M.P. Zalucki & J.P. Donahue (editors). Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science.

Jones, D.S. y B.J. MacFadden. 1982 Induced magnetization in the monarch butterfly, Danaus plexippus (Insecta,

Lepidoptera). J. Exp. Biol. 96:1-9.

Kammer, A.E. 1970 Thoracic temperature, shivering, and flight in the monarch butterfly, Danaus plexippus (L.). Zeitschrift vergl. Physiologie 68:334-344.

Kammer, A.E. 1971 Influence of acclimation temperature on the shivering behaviour of the butterfly Danaus plexippus (L.). Zeitschrift vergl. Physiologie 72:364-369.

Kingsolver, J. 1985 Butterfly thermoregulation: organismic mechanisms and population consequences. Jour. Res. Lep. 24:1-20.

Kitching, R.L. (En revisión) The comparative biology and ecology of the Australian Danaides. En Biology and Conservation of the Monarch butterfly. S.B. Malcolm, M.P. Zalucki & J.P. Donahue (editors). Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science.

Lane, J. (En revisión) Overwintering sites of monarch butterflies in Alta California, past and present. En Biology and Conservation of the Monarch Butterfly. S.B. Malcolm, M.P. Zalucki & J.P. Donahue (editors). Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science.

Lynch, S.P. y R.A. Martin (En revisión) Milkweed-Monarch cardenolide profiles and larval hostplant utilization on Asclepias viridis Walt and A. asperula (Dcne) Woods in Louisiana and Texas. En Biology and Conservation of the Monarch Butterfly. S.B. Malcolm, M.P. Zalucki & J.P. Donahue (editors). Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science.

Malcolm, S.B., B.J. Cockrell y L.P. Brower (En revisión) Milkweed cardenolides as labels of the monarch's spring remigration strategy. En Biology and Conservation of the Monarch Butterfly. S.B. Malcolm, M.P. Zalucki & J.P. Donahue (editors). Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science.

Masters, A.R. 1985 The influence of temperature on the overwintering biology of the monarch butterfly (Danaus plexippus). MS Thesis, University of Florida, Gainesville. 88 pp.

Masters, A.R., S.B. Malcolm y L.P. Brower (En prensa) Thermoregulatory behavior and adaptations for overwintering in the monarch butterfly (Danaus plexippus) in Mexico. Ecology.

Millar, J.S. 1978 Energetics of location in Peromyscus maniculatus. Can. Jour. Zool. 57:1015-1019.

Monasterio F.O., V. Sánchez, H. Gonzalez, M. Venegas. 1981
Magnetism as a complementary factor to explain orientation
systems used by monarch butterflies to locate their
overwintering areas. Atala 9:14-16.

Nelson, C.J. (En revisión) Sequestration and storage of
cardenolides by monarch butterflies. En Biology and
Conservation of the Monarch Butterfly. S.B. Malcolm, M.P.
Zalucki & J.P. Donahue (editors). Natural History Museum
of Los Angeles County. Contributions in Science.

Rothschild, M., M.G. Rowan, y J.W. Fairbairn 1977 Nature
(London) 266:650.

Saldier, R.M., K.D. Casperson, y J. Harling. 1973 Intake and
requirements of energy for the breeding of wild deer mice,
Peromyscus maniculatus. Journal of Reproductive Fertility,
(Supplement) 19:237-252.

Salt, R.W. 1963 Delayed inoculative freezing of insects.
Can. Ent. 95:1190-1202.

Scheermeyer, E. (En revisión) Overwintering ecology of
the three native of Danainae in Australia. En Biology and
conservation of the Monarch Butterfly. S.B. Malcolm, M.P.
Zalucki & J.P. Donahue (editors). Natural History Museum of

Los Angeles County, Contributions in Science.

Schmidt, K.K. (En revisión) Migration strategies of monarch butterflies. En Biology and Conservation of the Monarch Butterfly. S.E. Malcolm, M.P. Zalucki & J.P. Donahue (editors). Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science.

Scott, J.A. 1986 The butterflies of North America. Stanford University Press. California 583 pp.

Schoener, T.W. 1971 Theory of feeding strategies. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2:369-404.

Stebbins, L.L. 1977 Energy requirements during reproduction of Peromyscus maniculatus. Canadian Journal of Zoology 55:1701-1704.

Urquhart, F.A. 1980 The monarch butterfly. University of Toronto Press. Toronto, Canada. 361 pp.

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: Danaidae) in Southern Mexico. Jour. Lep. Soc.

Urquhart, F.A. y N.R. Urquhart. 1977 Overwintering areas and migratory routes of the monarch butterfly (Danaus plexippus, Lepidoptera: Danaidae) in North America, with special reference to the western population. Can. Ent. 102:1583-1589.

Urquhart, F.A. y N.R. Urquhart. 1978 Autumnal migration routes of the eastern population of the monarch butterfly (Danaus p. plexippus L. Danaidae: Lepidoptera) in North America to the overwintering site in the Neovolcanic Plateau of Mexico. Can. J. Zool. 56:1754-1764.

Urquhart, F.A. y N.R. Urquhart. 1979a Vernal migration of the monarch butterfly (Danaus plexippus, Lepidoptera: Danaidae) in North America from the overwintering site in the volcanic plateau of Mexico. Can. Ent. 111:15-18.

Urquhart, F.A. y N.R. Urquhart. 1979b Aberrant autumnal migration of the eastern population of the monarch butterfly, Danaus plexippus (Lepidoptera: Danaidae) as it relates to the occurrence of the strong westerly winds. Can. Ent. 111:1281-1286.

Van Hook, T. y L.P. Brower. (En revisión) Sexual selection in monarch butterflies (Danaus plexippus) overwintering in Mexico: non-random mating via mate choice and alternate

male mating strategies. En Biology and Conservation of the Monarch Butterfly. S.B. Malcolm, M.P. Zalucki & J.P. Donahue (editors). Natural History Museum of Los Angeles County. Contributions in Science.

Walford, P. 1980 Lipids in the life cycle of the monarch butterfly (*Danaus plexippus*). Senior Honor Thesis, Amherst College, Amherst, Massachusetts. vi + 157pp.

Wells, F.H. y S.H. Rogers (En revisión) Is multiple mating an adaptative feature of the monarch butterfly winter aggregations? En Biology and Conservation of the Monarch Butterfly. S.B. Malcolm, M.P. Zalucki & J.P. Donahue (editors). Natural History Museum of Los Angeles County. Contributions in Science.

Woodson, R.E. Jr. 1954 The North American species of Asclepias L. Ann. Mo. Bot. Gard. 41:1-211.

Zar, J.H. 1984 Biostatistical analysis. Englewood Cliffs, N.J.:Prentice - Hall. 718 pp.