



Lincoln P. Brower

Para comprender
la migración
de la mariposa
monarca

Para comprender la migración de la mariposa Monarca (1857-1995)

Lincoln P. Brower

Departamento de Zoología, Universidad de Florida, Gainesville, Florida 32611,
EUA

Julia Carabias Lillo
Secretaria de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca

Enrique Provencio
Presidente del Instituto Nacional de Ecología-INE

Javier de la Maza Elvira
Jefe de la Unidad Coordinadora de Áreas Naturales Protegidas-INE

Fedro Carlos Guillén
Jefe de la Unidad de Participación Social, Enlace y Comunicación-UPSEC-INE

Coordinación Editorial:
Raúl Marcó del Pont Lalli
Director de Publicaciones-UPSEC

Traducción: Mónica Missrie
Revisión técnica: Giselle Mora de Reston
Corrección de estilo: Raúl Marcó del Pont, Irving Ramírez Cortés y Susana Escobar M.

Portada y composición tipográfica: Álvaro Figueroa

Este texto fue publicado originalmente en *Journal of the Lepidopterist's Society* 49 (4), 1995, 304-385. La traducción al español y su publicación por parte del INE y la RDS se realizaron con el permiso del autor.

Primera edición: octubre de 1999

© Instituto Nacional de Ecología
Av. Revolución 1425. Col. Tlacopac. C.P. 01040 México, D.F.
© Red para el Desarrollo Sostenible-PNUD
Progreso 5, Col. del Carmen, Coyoacán. México, D.F.

ISBN

Este texto puede consultarse en la página Web del Instituto Nacional de Ecología:
<http://www.ine.gob.mx/upsec/publicaciones/lib.htm>

Impreso y hecho en México

Para comprender la migración de la mariposa Monarca (1857-1995)

Lincoln P. Brower

Departamento de Zoología, Universidad de Florida, Gainesville, Florida 32611, E.U.A.

Dirección actual: Departamento de Biología, Sweet Briar College, Sweet Briar, Virginia 24595, E.U.A.

Resumen

Desde 1857, aficionados y especialistas han tejido un rico tapiz de información biológica acerca de la migración de la mariposa Monarca en Norteamérica. En los Estados Unidos, grandes migraciones otoñales se observaron por primera vez en los estados del occidente central, y luego en el oriente hacia la costa del Atlántico. El arado en las planicies junto con la tala de los bosques orientales promovió el crecimiento del algodóncillo, *Asclepias syriaca*, y probablemente extendió el lugar de apareamiento de las planicies hasta la región de los Grandes Lagos.

El descubrimiento en 1881 de las áreas de hibernación a lo largo de la costa de California y el no poder encontrar áreas de este tipo en el oriente confundió a todos por casi un siglo. ¿Dónde pasaban el invierno las millones de monarcas que migraban hacia el sur, al oriente de las Montañas Rocallosas, antes de regresar durante la primavera al oriente de Estados Unidos y sur de Canadá? Durante casi todo el siglo XX se asumió que la costa del Golfo era el área de hibernación, pero estudios recientes descartan esta posibilidad porque los adultos no tienen suficiente resistencia al congelamiento para sobrevivir las severas y recurrentes heladas.

Tomando la iniciativa después del resumen de C.B. Williams (1930) acerca de la migración de las monarcas, Fred y Norah Urquhart desarrollaron un programa que captó el interés de legiones de naturalistas que marcaron y soltaron a miles de monarcas para rastrear su migración. A principios de la década de 1970, justo cuando las dudas acerca de sí efectivamente había agregaciones de la población oriental hibernando, el 2 de enero de 1975 dos colaboradores de Urquhart, Kenneth y Cathy Brugger, descubrieron millones de monarcas hibernando en las alturas de las montañas volcánicas de México central. Esto permitió una síntesis de la biología de este notable insecto, incluyendo sus comportamientos de migración y de hibernación, su distribución a través del Océano Pacífico a Australia, su coevolución con los algodóncillos, y su compleja defensa química derivada del algodóncillo, que probablemente hace posible las densas agregaciones durante la migración otoñal y en las áreas donde pasa el invierno.

Aún quedan por responder muchas preguntas importantes. Las monarcas: ¿pueden migrar a través del Golfo de México? ¿Pueden migrar de noche? ¿Explotan los fuertes vientos? ¿Migran a Centroamérica? ¿Hibernan en otros lugares de México o América Central? ¿Qué tanto intercambio hay entre las poblaciones de Norteamérica oriental y occidental? ¿Qué tan importante es la migración otoñal a lo largo de la costa del Atlántico, comparada con la migración que realizan hacia el occidente de los Apalaches? ¿Qué provoca las fluctuaciones anuales en el tamaño de las migraciones otoñales?

Bellas y misteriosas, las colonias de hibernación en México están catalogadas como una de las grandes maravillas biológicas del mundo. Desafortunadamente,

estas colonias son el talón de Aquiles de las monarcas debido al crecimiento de la población humana y la deforestación en los pequeños enclaves del bosque de oyamel. Existen riesgos adicionales que provienen del incremento en el uso de herbicidas en Norteamérica, los cuales eliminan las fuentes alimenticias tanto de las larvas como de los adultos. Como resultado, la biología migratoria y de hibernación de la población oriental de la mariposa Monarca se ha convertido en un *fenómeno en peligro de extinción*. Si no se implementan medidas de conservación efectivas en México inmediatamente, el fenómeno migratorio oriental quizá pronto se convierta en historia biológica.

Al escribir este artículo para la edición en honor a Charles Remington de la Gaceta de la *Sociedad de Lepidopterólogos (Journal of the Lepidopterists' Society)*, vienen a mi mente recuerdos de mis días como estudiante en la Universidad de Yale, de 1953 a 1957. Mi primera lección de seminario fue acerca de la migración de la mariposa Monarca, *Danaus plexippus* (L) y fue el catalizador para lo que ya pronto serán 40 años de estudiar los diversos aspectos en la biología de esta fascinante criatura (resúmenes en Brower 1977a, 1984, 1985a, 1985b, 1986, 1987b, 1988, 1992).

Este artículo reconstruye la historia de la todo lo que se ha llegado a entender acerca de la migración de la mariposa Monarca en Norteamérica. Personalmente desconozco que se haya hecho el intento de llevar a cabo un análisis detallado de las ideas y de las personas que las desarrollaron. La historia, resultado de las observaciones combinadas de lepidopterólogos profesionales y aficionados durante más de un siglo, refleja el espíritu con que Charles Remington, en aquel entonces estudiante en Harvard, y su amigo y colega Harry Clench, fundaron la sociedad de Lepidopterólogos en 1947 (Clench 1977). Mi objetivo es juntar todas las piezas, seguir algunas de las pistas falsas, y discutir varios aspectos de la biología de la migración que aún no se comprenden en su totalidad. La respuesta oportuna a estas preguntas debe mejorar los esfuerzos para preservar los comportamientos migratorios y de hibernación en masa de la Monarca, los cuales, lamentablemente, se han convertido en un fenómeno biológico en peligro de extinción (Brower y Pyle 1980, Brower y Malcom 1989, 1991).

El primer gran estudioso de la mariposa Monarca fue Charles Valentine Riley, que emigró desde Inglaterra y llegó a ser el líder de la entomología, primero en el occidente central y luego en el ámbito nacional en EUA (Packard 1986, Essig 1931). Además de ser un científico de primer nivel, Riley era un talentoso artista que ilustraba bellamente sus descripciones de la historia natural de los insectos, e impulsaba la tradición inglesa de cotejar y publicar cartas de una diversidad de observadores de campo, incluyendo muchas acerca de la migración de la Monarca. El conocimiento anecdótico acerca de esta especie predominó hasta el siglo XX. En 1930, C.B. Williams de la Universidad de Edimburgo revisó la migración de esta mariposa en su libro, *The Migration of Butterflies*, el cual actualizó periódicamente (Williams 1938, 1958, Williams *et al.* 1942). Después de fundar la Sociedad de Lepidopterólogos, Williams (1949: 18) solicitó información a sus miembros y definió preguntas que formaron la base para la investigación acerca de la migración que siguió después: “¿Qué pasa con las mariposas que vuelan a través de Texas en otoño? ¿Siguen a México? Si es así, ¿ahí hibernan, permanecen activas, o se aparean?”

Fred A. Urquhart, entomólogo de la Universidad de Toronto y su esposa Norah tomaron el reto de Williams en 1940 y comenzaron a rastrear la migración otoñal de la Monarca a través de un programa a largo plazo que consistía en marcarlas. Dicho programa llegó a involucrar a más de 3,000 socios investigadores (Urquhart 1941, 1952, 1960, 1978, 1979, 1987, Anon. 1955). Los Urquhart se comunicaban con sus colaboradores a través de una revista anual, publicaron varios artículos acerca de la biología de la Monarca, y continuaron la tradición de incorporar notas de los aficionados en sus escritos. Según Urquhart y Urquhart (1994), la última revista de su Asociación de Migración de Insectos se publicó como el volumen 33 en 1994.

Las especulaciones acerca del destino de la migración de las monarcas orientales se volvieron cada vez más confusas a través de los primeros tres cuartos del siglo XX debido a la misteriosa desaparición de lo que eran vastos números de mariposas que anualmente se apareaban sobre un área de por lo menos tres millones de kilómetros cuadrados. Se proyectaron muchas hipótesis tortuosas hasta que el asunto se resolvió en la edición de agosto de 1976 de la revista *National Geographic* donde Urquhart publicó un artículo anunciando el descubrimiento de las fenomenales agregaciones hibernando en México. Esta culminación de los esfuerzos de toda una vida de Urquhart fue uno de los eventos más destacados en la historia de la lepidopterología.

INDICE

Agradecimientos

Resumen

Las primeras observaciones de la migración otoñal

Las monarcas y los pájaros migrantes

El reto de Tutt y la respuesta de Moffar

La migración otoñal a México, especulaciones y observaciones iniciales

Años de confusión: la hipótesis de la hibernación

A finales del siglo XIX ¿se expandió la migración hacia el oriente?

La migración de la población occidental

Las migraciones otoñales de la Monarca en Norteamérica

Las remigraciones primaverales de la monarca en Norteamérica

La migración oriental y su hibernación: especulaciones iniciales

Las monarcas ¿hibernan en Florida y en la Costa del Golfo?

Hibernación, temperatura, agua y confusiones

Más confusión: apareamiento invernal en Florida, Arizona, California y ...
¿México?

El descubrimiento de los sitios de hibernación en México

La saga de Urquhart-Brower

Los bosques de oyamel en México y la hibernación de las monarcas

Las zonas de hibernación y el Eje Neovolcánico Transversal

Breve historia del deterioro de los bosques de oyamel

Recolonización primaveral de los territorios de apareamiento oriental

¿Cuántas generaciones existen en las zonas de apareamiento?

Las fluctuaciones en las cantidades de migrantes otoñales

La migración aberrante de la costa oriental

Dispersión de larga distancia a través de los océanos Atlántico y Pacífico

La “hipótesis de Colon” y la evolución de la migración de monarcas en Norteamérica

¿Pueden las monarcas migrar de ida y regreso a través del Golfo de México?

Se mezclan las poblaciones orientales y las occidentales?

¿La población oriental es genéticamente homogénea?

Implicaciones de la población hibernante del Saline Valley en California

Las migraciones de las monarcas: un fenómeno biológico en peligro de extinción

Bibliografía

Las primeras observaciones de la migración otoñal

Sin considerar una observación probable de monarcas migrando en México oriental durante una de las expediciones de Cristóbal Colón (Doubleday y Westwood 1846-1852: 91), aparentemente D'Urban (1857) fue el primero en reportar una migración de éstas. Las describió apareciendo en el Valle de Mississippi en “números tan vastos como para obscurecer el aire por las nubes formadas por ellas” (p. 349). Durante septiembre de 1867 en el suroeste de Iowa, Allen (en Scudder y Allen 1869) describió monarcas agrupadas en varios árboles al borde de la pradera “en cantidades tan grandes, a los lados del sotavento de los árboles, y particularmente en las ramas inferiores, casi escondiendo el follaje, y dando a los árboles su propio color peculiar” (p. 331). Aunque este comportamiento de agrupamiento inicialmente se interpretó como una manera de evitar los fuertes vientos de la pradera, pronto resultó evidente que estaba asociado con los grandes movimientos de las monarcas hacia el sur durante el otoño.

La primera evidencia cotejada de la migración otoñal masiva fue publicada en 1868 por dos entomólogos estadounidenses, Benjamin Dann Walsh y Charles Valentine Riley, quienes habían emigrado independientemente desde Inglaterra a Illinois. Ambos ansiaban establecer la entomología como una ciencia útil para los campesinos. Adicionalmente, como lo evidencia la correspondencia de Darwin (en F. Darwin y Seward 1903a: 248-251, 1903b: 385-386), tanto Walsh como Riley estaban influidos por *El origen de las especies* (Darwin 1859). Walsh, nacido en 1808, desarrolló su interés en los insectos cuando tenía casi 50 años de edad, e inició su carrera en 1865 como editor asociado de *Practical Entomologist* en donde escribió, reimprimió y editó numerosos artículos y cartas, además de contestar las misivas de gente curiosa y campesinos agobiados por las pestes de insectos. En una década se convirtió en el primer entomólogo del estado de Illinois (Riley 1870, Darwin y Seward 1903a). En contraste, Riley, nacido en 1843, había dejado su hogar y su familia en Inglaterra a los 17 años de edad. Para cuando cumplió los 20, había comenzado a publicar notas entomológicas en la publicación originada en Chicago llamada *Praire Farmer* (Ashmead 1895) y poco tiempo después se convirtió en su prolífico editor entomológico. En septiembre de 1868 ambos fundaron *The American Entomologist*, que Riley continuó después de la muerte prematura de Walsh en 1869 (Riley 1870). En 1868 Riley fue comisionado como entomólogo del estado de Missouri, en 1876 se mudó a Washington, D.C. para convertirse en el Director de la recién fundada Comisión Entomológica de E.U. y poco tiempo después fundó las colecciones de insectos del Instituto Smithsonian. A principios de 1864, Riley utilizó el *Praire Farmer* para establecer una red de correspondencia con los campesinos del occidente central que estaban plagados por la langosta migratoria de las Rocallosas. Combinando sus observaciones y dibujos de alta calidad con la información en cientos de cartas de campesinos y gente local, Riley generó un enorme interés en las historias de vida de los insectos, tanto en Estados Unidos como en Canadá. También publicó prolíficamente en prácticamente todas las publicaciones biológicas importantes del periodo: Derksen y Sheiding-Göllner (1968) confeccionaron una lista de 50

páginas de referencias de Riley. Entre sus diversos logros, uno de ellos fue rescatar a la industria francesa del vino descubriendo la historia de vida de la plaga de la uva *Phylloxera* (Phylloxeridae) que tenía 19 formas distintas (Riley 1874, Smith 1992). En lo que puede ser considerado como el documento fundador del amplio estudio de la biología de la Monarca, Riley (1871) describió e ilustró las historias de vida y los patrones de mimica de las mariposas Monarca y viceroy. Darwin le escribió a Riley el 1° de junio de 1871 diciendo “Estoy verdaderamente admirado con sus poderes de observación... La discusión acerca de los insectos miméticos me parece particularmente buena y original” (Darwin y Seward 1903b: 386).

Como señaló el Dr. Edward Smith, (carta a LPB, 10 de junio de 1994), la recopilación de información acerca de los movimientos y cantidades de monarcas fue un valioso resultado de la red de campesinos que estableció Riley. Los corresponsales señalaron que las monarcas aparecían abundantemente en varios estados del occidente central durante septiembre de 1868. Por lo tanto en Riley (1868) y en Walsh y Riley (1868), Davis describió la aparición repentina de vastos enjambres en diferentes partes de Madison, Wisconsin; Barnard observó grandes multitudes en Maneto, Illinois, y Sibley contó millones volando sobre St. Joseph, Missouri. Peabody (1880), de forma independiente recordó haber visto otro gran enjambre en Racine, Wisconsin la primera semana de septiembre de 1868 (Racine está en costa occidental del Lago Michigan, al sur de Milwaukee). Westcott (1880) reportó grandes vuelos y grupos de mariposas en Racine durante septiembre y octubre en dos de los siete años comprendidos entre 1873-1880. Aunque Bethune (1869) notó una abundancia similar de monarcas en el área de Toronto en julio 1869, no se reportaron enjambres ese año. Durante septiembre y octubre de 1870, Wells (en Riley 1871) observó grandes cantidades de monarcas volando en dirección S-SO a través de Manhattan, Kansas y Alton, Illinois. Durante la década de 1870 nuevos reportes ampliaron el alcance de los enjambres otoñales hacia el este. Las monarcas fueron excesivamente comunes durante el verano de 1871 en Nueva Inglaterra (Sprague 1871), y en septiembre, Saunders (1871: 157) observó "un vasto número; puedo decir sin temor a equivocarme que son millones" agrupadas en un semicírculo de árboles en la costa canadiense del lago Erie, aproximadamente a 130 km al NNE de Cleveland, Ohio. Este fue el primer informe que asoció el aperchamiento nocturno con el comportamiento de enjambre. Werneburg (en Scudder 1889: 1083) también observó masas infinitas migrando hacia el suroeste a través de Connecticut en 1871. El siguiente otoño (1872) un inmenso enjambre se observó volando sobre Cleveland, Ohio, donde las mariposas permanecieron en abundancia por varios días (Ison, en Riley *et al.* 1875). Ison especuló que las monarcas habían volado a través del Lago Erie desde Canadá. Sin duda no se equivocó porque más adelante se determinó que Point Pelee, Ontario, al noroeste de Cleveland, es un punto principal donde se concentran las mariposas para la migración otoñal a través del Lago Erie (Moffat 1901b, Saverner 1908).

Las monarcas como pájaros migrantes

Al asociar los numerosos relatos acerca de las monarcas congregándose en “inmensos enjambres o bandadas” en los estados con praderas, Riley (1871: 151) luchó por comprender el significado de este comportamiento de “reunión” anual. Acorde a lo que estaba de moda en la comunidad entomológica de aquella época (cf. Hall 1887) Riley consideraba los movimientos de los insectos como repentinos, e inicialmente rechazó la idea de que la mariposa Monarca podía llevar a cabo vuelos de largas distancias dirigidas, comparables a la migración de los pájaros. Tentativamente aventuró (p. 152) que durante “las temporadas cuando los algodoncillos son destruidos [es decir, en otoño] o aún no han comenzado a crecer [es decir, a principios de la primavera]... las bajas temperaturas de las temporadas instintivamente las impulsan a dirigir su camino hacia el sur. Las probabilidades son que estos enjambres resulten eventualmente destruidos”... El reestablecimiento de las monarcas la primavera siguiente en el norte, por lo tanto, tenía que depender de la supervivencia de “hembras impregnadas” hibernantes que comenzaban a dejar sus huevecillos a principios de mayo. Por lo tanto, Riley propuso inicialmente una hipótesis de emigración-muerte para las “bandadas migratorias” y asumió que el reestablecimiento de las poblaciones de monarcas la primavera siguiente se debía al apareamiento de los individuos no-migrantes que habían hibernado con éxito en el norte durante el invierno.

En agosto de 1875, Riley, Saunders, Scudder y otros intercambiaron ideas acerca del comportamiento del enjambre en una sub-reunión del Club Entomológico de Cambridge llevada a cabo en Chicago (Anon. 1875). William Saunders, el entomólogo canadiense más destacado de la época, fundó la Sociedad Entomológica de Ontario y más adelante, junto con Charles Bethune, el muy influyente *Canadian Entomologist*. Samuel H. Scudder (1889) publicó *The Butterflies of the Eastern United States and Canada with Special Reference to New England* y se convirtió en uno de los biólogos de mariposas más famoso del siglo XIX (para más información biográfica, ver Bethune 1909, Essig 1931, Clench 1947, Remington 1947 y Mallis 1971). A pesar de que la palabra “migración” está notablemente ausente en los resúmenes, esta reunión en 1875 fue históricamente significativa pues instigó un interés internacional en los viajes de la Monarca.

A principios de octubre de 1876, William H. Edwards (1877) observó una línea de mariposas volando hacia el sur durante una hora cerca de Boston (Edwards, otro lepidopterólogo prominente del siglo XIX, es mejor conocido por su bello *The Butterflies of North America*, 1868-1897). Al leer el informe de octubre, Scudder (1877) especuló que las mariposas probablemente eran monarcas, e interpretó la observación como una migración per se. Tanto Edwards como Scudder mantuvieron un interés a largo plazo en la Monarca y frecuentemente estaban en desacuerdo con respecto a su interpretación de los datos disponibles.

La acumulación de notas anecdóticas de enjambres de monarcas desde las praderas a través de los estados de los Grandes Lagos hasta Nueva Inglaterra, junto con los frecuentes reportajes periodísticos y las observaciones de los oficiales de señales, de monarcas pasando sobre Iowa, Kansas, Missouri, y Texas, finalmente convenció a Riley (1878a: 273-274, vuelto a publicar en 1878b) de que esta mariposa efectivamente lleva a cabo una migración otoñal parecida a la de los pájaros. Aunque aún sostenía que pocos individuos hibernaban en el norte, proponía ahora que, después de que los algodoncillos se deterioraban, la

mayoría de las monarcas, instintivamente, se congregaban en masas y migraban hacia el sur para encontrar fuentes de néctar y “para llegar a un país más cálido en donde hibernar”. Con gran intuición, afirmaba que “Las regiones madereras del sur ofrecen las condiciones más favorables para tal hibernación” (pp. 273-274).

La observación hecha en primavera por Stroop (en Stroop y Riley 1870, ver también Riley 1871: 151) de una “bandada” de aproximadamente 30 mariposas maltratadas al sur de Dallas, Texas el 31 de marzo de 1870 parece haber sido una pieza clave del rompecabezas: ahora Riley (1878a: 274) proponía que las pocas hembras que sobrevivían a la hibernación “al despertar de su estado latente invernal, se dirigen inmediatamente a las praderas, donde abundan los algodoncillos. Maltratadas y frecuentemente con las alas rotas, se pueden observar volando rápidamente sobre estas praderas... No tengo duda de que así vuelan cientos de millas, manteniéndose principalmente en dirección hacia el norte, y ahí mueren, ofreciendo sus huevos al algodoncillo aquí y allá... En resumen, estas migraciones encuentran su explicación en el instinto de las especies por alargar la temporada de apareamiento y extender su alcance... Hay una migración hacia el sur al final de la temporada de crecimiento en masas congregadas [es decir, una migración otoñal], y una dispersión hacia el norte [es decir, una remigración primaveral] a principios de la temporada a través de individuos aislados”.

La siguiente pieza del rompecabezas adelantó la corazonada de Riley (1878a, 1878b) acerca de dónde pasaban el invierno las monarcas. Roland Thaxter (1880, vuelto a publicar en 1881), quien se convertiría en profesor de botánica en la Universidad de Harvard (Clark 1941), observó en enero de 1873 un gran número de monarcas agrupadas densamente en un acre de pinos en la costa del golfo, en Apalachicola, Florida, como a 100 km al suroeste de Tallahasee. Riley (1880b) tomó el descubrimiento de Thaxter como una prueba de que la migración de las monarcas era similar a la de los pájaros e involucraba una migración otoñal al sur, la hibernación allí durante los meses de invierno, y una migración de regreso la primavera siguiente. Sin embargo, aún sostenía que casi todos los individuos que componían los enjambres de hibernación probablemente morían. En lo que quizá fue su aporte acerca de la hibernación, Riley (en Riley *et al.* 1893: 270) publicó una observación de monarcas que habían sido comidas por ratones a lo largo de la costa del golfo en Texas, mientras “se escondían en sus sitios de hibernación en el sur”.

La comprensión cada vez más sofisticada de Riley de la biología de la Monarca se truncó el 14 de septiembre de 1895, cuando murió a la edad de 52 años en un accidente de bicicleta (Remington 1947, Mallis 1971). Resulta en verdad irónico que 25 años antes de su propia muerte accidental, Riley (1870) había descrito la pérdida de su co-editor y mentor Benjamin Walsh, quien murió de lesiones internas sufridas mientras brincaba para esquivar una locomotora en su ciudad natal de Rock Island, Illinois.

El reto de Tutt y la respuesta de Moffat

A finales del siglo XIX, J.W. Tutt, editor de la publicación inglesa *Entomologist's Record and Journal of Variation* se involucró en la disputa, iniciando el interés por

la migración de la Monarca en el viejo continente. Tutt (1898, 1899, 1900) rechazaba la hipótesis de la migración en ambos sentidos de Riley y afirmaba que la Monarca no se diferenciaba de las migrantes de un sentido (=emigrantes) como la *Vanessa atalanta* (L.) (Nymphalidae) o *Colias croceus* Geoffroy (Pieridae), que se aparean continuamente en sus hábitat nativos al sur de Europa y al norte de África. Ahí periódicamente se reproducen en exceso, para luego emigrar a Inglaterra donde producen una o más generaciones, que después mueren durante el invierno sin una migración que continúe el ciclo (cf. Carter y Hargreaves 1986). Finalmente Tutt (1902: 262-263) argumentó que la supuesta migración otoñal de las monarcas se había mal interpretado; afirmaba que las monarcas se dispersan al azar durante el otoño y mueren en el invierno sin hibernar. La recolonización del norte ocurría periódicamente cuando las monarcas, actuando de forma análoga a las *Vanessa* y *Colias*, se reproducían masivamente en el sur para luego extenderse hacia el norte, apareándose en el algodoncillo a lo largo del verano, y terminar muriendo todas (ver también Tutt 1900: 185, 208, 254).

El reto de Tutt fue rechazado muy pronto por Scudder (1898) y luego refutado por John Alston Moffat (1901b), un entomólogo aficionado que era secretario de la Sociedad Entomológica de Ontario (Bethune 1905). Los artículos previos de Moffat acerca de la Monarca (1880-1900), habían sido en gran parte resultado de simples observaciones, pero esta vez combinó los hechos y las hipótesis con un cuidadoso análisis de la literatura. En sus propias palabras, la Monarca “es una mariposa sureña, que ha heredado un instinto migratorio muy poderoso, y está dotada con la capacidad de recrearse en él hasta el límite supremo... La porción del norte del Continente Americano... es donde encuentra las condiciones más favorables para multiplicarse a un grado sin límites. Sin embargo, no soporta las heladas, por lo tanto va hacia el sur en otoño, y se agrupa en inmensos enjambres antes de partir. Hace un viaje en etapas sencillas, pasando meses en el camino. Como no hiberna, mantiene su movimiento hacia el suroeste hasta que llega su temporada de apareamiento, y es ahí cuando ellas, o las especies criadas en el sur, comienzan su movimiento hacia el norte” (Moffat 1901b: 50).

Moffat (1902b) solicitó a Thaxter detallar el comportamiento de las mariposas que había visto hibernando en la costa del golfo de Florida durante el invierno de 1873. Thaxter (en Moffat 1902b) le respondió que las mariposas habían comenzado a dispersarse y aparearse en febrero. Esto convenció completamente a Moffat de que las monarcas no estaban hibernando a lo largo de la costa del Golfo per se, pero pasaban el invierno en un estado activo aunque reprimido en lo relativo a la reproducción. Moffat dedujo que una remigración primaveral hacia el norte en febrero sería muy temprano para que pudiesen explotar el resurgimiento primaveral del algodoncillo en dicha región. Entonces propuso una nueva y compleja hipótesis: las mariposas de Florida seguramente vuelan más hacia el sur, mientras que las que habían volado más lejos hacia el sur en otoño volarían hacia el norte, todas en búsqueda de algodoncillo.

Lugger (en Riley *et al.* 1890) observó que numerosas monarcas que migraban a través de Baltimore en octubre se habían congelado. Moffat había estudiado la resistencia de los insectos al congelamiento (1893), y con gran perspicacia dudaba que la Florida y la costa del Golfo podrían ser áreas de hibernación exitosas. Él había observado en su ventana una Monarca adulta que había muerto

congelada (1901a) y mencionó (1901b) haber visto crisálidas muertas después de las heladas. Citando los frentes fríos ocasionales del norte que han sido reportados como causantes de la destrucción de arboledas de naranjos y también de haber matado pájaros azules que hibernaban en Florida, propuso (1902b) que tales heladas podían matar a todas las monarcas que hibernaban a lo largo de los estados del sur en el Atlántico. Observando que la región del norte había sido recolonizada exitosamente por las monarcas pero no por los pájaros azules después de una gran helada, Moffat astutamente razonó que las monarcas recolonizadoras debían haberse originado, no en Florida, sino en su “hogar tropical” (p. 81). Por lo tanto, sin afirmarlo explícitamente, Moffat planteó una extensión de la zona de apareamiento invernal sin heladas para las monarcas al sur de Estados Unidos continental; dichas mariposas pasarían a ser la fuente de las remigrantes primaverales. Esto tendría que ser en México, el Caribe, Centro o Sudamérica. Probablemente nunca se le ha dado el crédito merecido por esta importante deducción, tal vez porque Tutt (1902: 292-295) estimaba la evidencia colectiva como inadecuada.

La migración otoñal a México: especulaciones y observaciones iniciales

La primera sugerencia acerca de que las monarcas migraban a México per se, aparentemente fue hecha por Jennie Brooks (1907, 1911), una naturalista que por varios años las había observado migrando a través de Lawrence, Kansas durante el otoño. En sus palabras: “Desde el norte venían... hacia el sur pasaron... tan lejos como yo podía verlas —a Texas, a Louisiana, a México” (1907: 111), y “a lo largo de la línea oriental y occidental de Canadá la poderosa multitud alada de monarcas avanza, cuando el instinto despierta, directo hacia abajo a través de los EUA hacia México” (1911: 48). El ensayo de 1907 de Brooks también fue la primera descripción detallada del comportamiento de agrupamiento de las monarcas durante la migración otoñal. Ella combinó la prosa elegante, observaciones de alta calidad, conteos de monarcas en los grupos y manipulación experimental. Nadie hasta ahora ha documentado de manera tan completa sus observaciones de las silenciosas monarcas toda la noche, su reacción al sol naciente, la separación de los grupos, y su migración hacia el sur. Su ensayo de 1911, publicado en la bella revista *Country Life En America*, incluía la primera fotografía —tomada con una linterna— de “monarcas durmiendo en las ramas de un cedro”. En un artículo que apareció junto con el de Brooks, Thoms (1911) proporcionaba más datos cuantitativos: durante agosto de 1910 en Green Lake, Minnesota, un grupo contenía 300 individuos, otro 500. Su nota incluía la fotografía de monarcas perturbadas volando en el cielo donde contó 1,300 individuos.

Existen muy pocos registros de la migración otoñal a través de México (Urquhart 1960: 261-262). La primera fue hecha en 1890 por Sir Rider Haggard (en Williams *et al.* 1942: 171) quien reportó miles de monarcas volando hacia el sur en Orizaba, una zona al este de la ciudad de México a lo largo del pico oriental del Eje Neovolcánico Transversal. La observación más sustancial fue la de Rzedowski (1957) el 27-28 de octubre de 1956 a lo largo de la Sierra Madre Oriental, cerca de la ciudad del Maíz en el estado de San Luis Potosí a una elevación de

aproximadamente 1100-1500m. Él y un asistente vieron pequeños números de monarcas volando sobre la vegetación a través de un hábitat xérico entre 2 y 6 m por encima del suelo en una dirección constante hacia el sureste. Por la tarde, también observaron la formación de una agregación: cientos de monarcas descendieron y se juntaron (comportamiento de reunión) en uno de varios árboles de mezquite (*Prosopis juliflora* D.C., Leguminosae). Especulando acerca de la dirección hacia el suroeste de la migración, Rzedowski ofreció dos hipótesis: las monarcas estaban siguiendo la trayectoria suroriental de la Sierra Madre Oriental, o estaban cruzando activamente estas montañas para llegar a las regiones tropicales húmedas a lo largo de México oriental (interpreto los comentarios de Rzedowski como una sugerencia de que las monarcas iban hacia (a) un área de hibernación desconocida, o (b) un área baja donde podían aparearse). En el mismo artículo, Rzedowski también reportó que Pelaz había observado una migración a través de la misma área en diciembre de 1951. La dirección suroriental de la migración a través de esta área posteriormente fue verificada por Calvert a finales de los setenta (observaciones no publicadas, resumen en Calvert y Brower 1986).

La aparente ausencia de representaciones de mariposas monarcas en el arte y la alfarería del México prehispánico (Beutelspacher 1980, 1988) es curiosa, pero puede estar relacionada al hecho de que el área de hibernación principal era una “tierra de nadie” localizada entre la cultura Azteca al oriente y la cultura tarasca al occidente (Arbingast *et al.* 1975: 24, 73). Sería útil buscar detalladamente en la literatura mexicana antigua posibles registros acerca de la hibernación y las migraciones, por ejemplo, en los escritos de finales del siglo XVIII del botánico-explorador Don Martín de Sesé y del mexicano del Renacimiento, José Antonio Alzate, quien escribió sobre muchos temas científicos y de historia natural (ver Motten 1950, Leopold 1959).

Las monarcas migran en grandes cantidades a través de Angangueo, en el noroeste de Michoacán (Brower y Calvert, observaciones personales 1977-1995). Este pueblo está cerca del centro de las principales áreas de hibernación incluyendo Sierra Campanario, Sierra Chincua, Sierra Chivatí y Cerro Pelón (ver Fig. 1 en Calvert y Brower 1986). En 1909 las ricas minas de plata de Angangueo pasaron al control de la American Smelting and Refining Corporation (ASARCO) – Corporación Americana de Fundición y Refinación—, parte del emporio de la familia Guggenheim (Carreño 1983). Más de 3,000 trabajadores enviaban 200 toneladas de minerales de plata de gran calidad diariamente a las fundidoras de ASARCO en Aguascalientes (Bernstein 1964: 56, O’Connor 1932). En su afán por obtener riquezas, aparentemente nadie se tomó nunca el tiempo de registrar las increíbles cantidades de migrantes que rondaban a su alrededor, camino a los valles de hibernación ubicados a menos de 15 km del centro del pueblo.

Años de confusión: la hipótesis de la hibernación

Los lepidopterólogos del siglo XIX sabían que varias especies de mariposas holárticas nymphalidae de los géneros *Gonepteryx*, *Nymphalis*, *Polygonia*, y *Vanessa* sobreviven el congelamiento invernal como adultas en la región templada del norte adentro de los agujeros de los árboles o de los troncos huecos, y a esto

lo llamaron “hibernación” (ver Holland 1898, Ford 1945, Urquhart 1978, Young 1980, Scott, 1986). Riley había descrito larvas de mariposas Nymphalidae hibernando, incluyendo *Limenitis archippus* (Cramer) (1871) y *Asterocampa* (Riley 1874), y aparentemente asumió (1871: 144) que las monarcas hembras “impregnadas” pueden sobrevivir durante el invierno en el norte hibernando en la etapa adulta. Las observaciones no ayudaban mucho a aclarar el asunto. Por ejemplo, en Amherst, Massachusetts, Parker (1872: 115) reportó “una interesante captura de una hembra *Archippus* cansada y gastada” el 12 de mayo de 1871... como “relacionada a la historia invernal de las especies” (la nomenclatura en el siglo XIX variaba, e incluía los nombres genéricos *Anosia*, *Danais* y *Danaus*, y los nombres específicos *archippus*, *menippe* y *plexippus*; ver Scudder 1889: 726, Ackery y Vane Wright 1984: 202)

La hipótesis de hibernación había sido aceptada sin críticas por Saunders (1873), Scudder y Gulick (1875), Edwards (1876a, 1876b, 1878), Weir (1876), Distant (1877) y Bowles (1880). Riley (1878b: 273-274) volvió a sostener con firmeza que: “La mariposa *archippus* hiberna”. Sin embargo, ahora rechazaba el “condado de Saskatchewan” como un lugar para ello, considerando que se congelarían hasta morir en el norte extremo. Aún sostenía que hibernaban en “el eje templado... dentro de árboles huecos y otras situaciones que dan protección”, y especuló que la extensión de hibernación principal probablemente estaría en “las regiones madereras del sur”. El descubrimiento de Thaxter (1880) de las mariposas que hibernaban a lo largo de la costa del Golfo de Florida llevaron a Riley (1880b: 101) a poner aun más énfasis en el sur como lugar de hibernación. Ahora este autor tenía dudas acerca de las praderas donde “hay una necesidad de un bosque protector que permita la hibernación... incluso si las mariposas pudieran aguantar el severo invierno” (ver también Riley *et al.* 1890). Scudder (1889: 727-748) luchó con la evidencia a favor y en contra de la hibernación en el norte, y parece haber concluido que algunas si sobreviven el invierno como adultas, por lo menos a la altura de Nueva Inglaterra. Este punto de vista prevaleció posteriormente en su popular libro *Frail Children of the Air* (1895: 141) como lo indica su afirmación: “a veces los madereros, al partir un árbol y abrirlo, descubrirán una pequeña colonia de mariposas hibernando, como ha ocurrido en el caso de la Monarca”.

Moffat (1888) dudaba que las monarcas hibernaran silenciosamente dentro de los árboles. Había observado que los primeros individuos aparecían en Ontario a finales de mayo, y al revisar el estado de sus alas, dedujo que estaban demasiado frescas como para haber hibernado. Emily Morton (1888: 226-227) del estado de Nueva York generó aún más dudas. “Por solicitud de mi amigo, el Sr. Wm. H. Edwards, quién me pidió observar la *Danais Archippus*”, Morton reportó que había pelado y dividido “muchos troncos” buscando monarcas hibernando, sin éxito. Sin embargo, descubrió una *Nymphalis antiopa* (L.) Nymphalidae, “torpe, pero aún viva... en el mismo centro de un tronco mezclada acogedoramente con el aserrín húmedo que dejaron las hormigas y otros excavadores”. Holland (1898: 82), en la primera edición de su popular e influyente *The Butterfly Book* (ver Remington 1947b), aparentemente aceptó la deducción de Moffat, afirmando que las monarcas no hibernan en “ninguna etapa de su existencia”. Moffat (1901b: 49), al reflexionar en torno a la observación de Thaxter de las monarcas copulando durante su estancia a lo largo de la costa del Golfo de Florida, concluyó que “no

tenemos la más mínima razón para creer que hibernan, en lo absoluto, en ningún lado”.

Moffat (1902b: 79), ahora decidido a rechazar la hipótesis de hibernación pidió a Thaxter las fechas exactas de sus observaciones. Thaxter le respondió que primero había esbozado las mariposas agrupadas el 3 de enero de 1873 y que los enjambres no comenzaron a dispersarse hasta febrero, cuando muchas fueron observadas “en coitu” (estas fechas habían sido confirmadas por Scudder 1889: 743, quien también le había escrito a Thaxter). Armado con esta evidencia adicional, Moffat concluyó que las bandadas de monarcas “no estaban en búsqueda de un lugar donde hibernar, sino tenían la intención de pasar el tiempo en un estado activo hasta que llegara su temporada de apareamiento” (p.79). Con mucha confianza tituló su artículo: “*Anosia archippus* no hiberna”.

Los primeros investigadores reconocieron que el cortejo, la oviposición y la maduración de los huevos estaban reprimidos en las monarcas inmediatamente antes de la migración otoñal (Edwards 1878, Riley 1878b, Moffat 1901b). Sin embargo, ellos no tenían el suficiente conocimiento como para asociar estos cambios con la longitud del día y el síndrome de mediación hormonal (Johnson 1969, Barker y Herman 1976b) que ahora sabemos controla varios aspectos de la fisiología y comportamiento de la Monarca. Estos incluyen la llegada e interrupción de la diapausa reproductiva, la asociada represión y estimulación de la actividad sexual, las migraciones otoñales y primaverales, y las agregaciones a lo largo de las rutas migratorias de otoño y en las áreas de hibernación (Brower 1985a, Rankin *et al.* 1986, Scoble 1992, Herman 1993, James 1993, McNeil *et al.* 1995).

El rechazo último de Moffat de la hibernación en el norte fue acogido por la comunidad de lepidopterólogos hasta el siglo XX (e.g., Ricker 1906, Inkersley 1911, Shannon 1916, Comstock 1927, Shepardson 1939:26, Holland 1940, 1945: 101, Shannon 1954). Sin embargo, el resumen seminal de Williams (1930: 152-153) acerca de la migración de las mariposas aparentemente ignoraba el rechazo debido al descubrimiento de colonias durmientes de monarcas hibernando en California (ver más abajo). Esto indicaba que las monarcas adultas sí hibernan en algunas partes de su distribución anual, como Riley lo había captado (Riley y Bush 1882). El fracaso en los intentos de localizar áreas de hibernación consistentes al este de las Rocallosas, junto con la evidencia deductiva, más que empírica, en contra de la hibernación alegada por Moffat, llevó a varios autores (e.g. Clark 1941: 534, Klots 1951, Baker 1978, Shyll 1987) a especular que las monarcas adultas, y quizá las pupas, podían soportar las temperaturas congelantes. Por lo tanto ¡volvieron a la idea de que las monarcas hibernaban en el norte!

En retrospectiva, la mezcla intelectual de Riley acerca del fenómeno fisiológico de la hibernación con su localización geográfica fue una gran distracción en la comprensión de la migración de la Monarca (Ackery y Vane-Wright 1984). El descubrimiento de las monarcas hibernando en México, junto con nuestro conocimiento actual acerca del comportamiento de la diapausa en los insectos, parece proporcionar el toque de gracia necesario a la hipótesis recurrente de que las monarcas hibernan en su distribución de apareamiento en verano.

A finales del siglo XIX ¿se expandió la migración hacia el oriente?

Antes de los ochenta, como hemos visto, la mayoría de los reportes del “comportamiento de enjambre” provenían de los estados de las Grandes Planicies. Riley (1880b: 101) había descrito a las monarcas floreciendo en “las vastas planicies y praderas que yacen en el norte entre el Río Mississippi y las Montañas Rocallosas” donde “abundan los algodoncillos”. Mientras esto pudiera haber sido reflejo de que él vivía en el medio-occidente y ejercía como Entomólogo del estado de Missouri, también es posible que las Grandes Planicies fueran la región donde efectivamente casi todo el apareamiento ocurría naturalmente. Quizá resulte significativo que Doubleday y Westwood (1846-1852: 90) afirmaran que “*Danais Archippus*” es abundante inclusive en “los pueblos más grandes de los estados centrales y del norte”. La descripción de Shannon (1916: 229-230) de las monarcas migrando a través de Minnesota, Iowa, Kansas, Oklahoma y Texas oriental es consistente con las observaciones iniciales. Contrastando estos números con las migraciones más pequeñas a través de Illinois y los estados al oriente, afirmó que las “amplias carreteras de las Grandes Planicies y los estados del occidente central ofrecen los reportes más frecuentes de maravillosos espectáculos de mariposas... grupos de magnitudes increíbles... avanzan en... congregaciones... con tamaño medible en millas... formando verdaderas nubes de color carmesí”.

Creo que es significativo que no fue hasta los ochenta que se reportaron grandes migraciones y agregaciones otoñales más hacia el este y a lo largo de la costa del Atlántico. Abbott (1887: 80) describió una migración de la Monarca extendiéndose a lo largo de 40 km a través de New Jersey en septiembre de 1881 y afirmó que “varias migraciones similares ocurren en este periodo de tiempo en los estados del centro y de Nueva Inglaterra”. Wintle (1885: 179-180) notó grandes cantidades de mariposas agrupadas en el área de Montreal el 22 de agosto de 1885 y dijo “no recuerdo haber visto a esta especie en tanta abundancia por varios años” (aunque queda implícito que si eran tan abundantes en una fecha anterior, este resulta un asunto discutible). El aumento a través del oriente debió de haber prevalecido en 1885, porque Hamilton (1885) relató acumulaciones a lo largo de la costa de New Jersey durante la primera semana de septiembre como “casi de no creerse... millones es una débil expresión... millas de ellas no es una exageración”. El reporte de Ellzey (1888) de la migración del 23 de septiembre a través del sur de Maryland a lo largo de la Bahía de Chesapeake fue igualmente vívido: “Todos los cielos estaban llenos de mariposas... una multitud imposible de enumerar”. Otra gran migración fue reportada (Anon.1896) a lo largo de la costa del Atlántico sobre Ocean City, Maryland el 13 de septiembre de 1896: un viento del noroeste soplabla y los “cielos se tornaron casi negros con enjambres de grandes mariposas con alas rojas” moviéndose en dirección al sur, durante al menos una hora.

Creo que el énfasis que Riley confirió a los estados con praderas, como el centro original del apareamiento durante el verano, no estaba prejuiciado y que en realidad las monarcas expandieron su área de apareamiento intenso de los estados del medio-occidente a los del oriente durante la última parte del siglo XIX. Esto pudo haber provocado por el arado y la deforestación que alteró mucho la distribución y abundancia del algodoncillo, tanto en las praderas como en los ecosistemas forestales del norte (Marks 1983). El arado virtualmente destruyó los 433 millones de acres de la pradera del medio-occidente original (Sims 1988) que

albergaban casi 22 especies de *Asclepias* arbustivas y específicas del hábitat (Rydeberg 1932, Woodson 1954, Wilbur 1976, Barkley 1977). Incluso Minnesota, uno de los estados con praderas más septentrionales, tiene 16 especies de algodoncillo, muchas de las cuales eran abundantes (Upham 1884). Con la introducción de los tractores de arado marca John Deere en 1837 y los recolectores de cosecha de veinte mulas combinadas en los ochenta, la disminución de la flora nativa de la pradera se dio a un ritmo impresionante (Weaver 1954, Vankat 1979, Petulla 1988). El pastoreo por parte del ganado y las ovejas comenzó en los sesenta y para 1910 casi todos los pastizales habían sido arados y reemplazados con campos de granos (McAndrews 1988). El grado de destrucción de este magnífico medio ambiente norteamericano nativo es sorprendente: por ejemplo, menos del 0.5% de los 15 millones de acres de pradera originales de Missouri (Robbins y Esterla 1992) y menos del 1% de los 2 millones de acres de pradera de Wisconsin aún están intactos (Curtis 1959). Los cambios resultantes en la abundancia relativa de las diversas especies herbáceas hubieran alterado dramáticamente no sólo el menú larval de las monarcas, sino también la bonanza de néctar proporcionado por la rica diversidad de Compositae y otras plantas herbáceas entre los pastos originales de las praderas (ver Conrad 1952: 66, Risser *et al.* 1981).

Irónicamente, mientras que el hábitat del algodoncillo fue drásticamente alterado en el medio-occidente, nuevas áreas habitables estaban siendo generadas en el noroeste. Para 1860 casi todo el bosque deciduo del noroeste había sido talado, y entre 1860 y 1890, 50 millones más de acres de bosque fueron destruidos en la región de los Grandes Lagos (Cronin 1983, Williams 1989). Como Urquhart y Urquhart señalaron (1979: 41-42), existe una duda mínima acerca de que aclarar el bosque incrementó mucho la abundancia de una sola especie de algodoncillo, *Asclepias syriaca* L. Por lo tanto, Haley (1887: 80) había reportado que la Monarca era benéfica en Brownfield, Maine porque “la planta con la que se alimenta (*Asclepias*) es muy molesta para los campesinos”, y Scudder (1888: 66) dio a entender que los algodoncillos se habían vuelto extremadamente abundantes en los campos de paja. Seitz (1924: 113) afirmó que la Monarca acompaña el “cultivo más y más adentro del bosque original tan pronto como se forman unas cuantas aberturas, pues ahí se dan las plantas de las cuales se alimentan las larvas, especies de *Asclepias*”. Esta expansión de *A. syriaca* a las áreas abiertas del bosque era consistente con el hecho de que es la única especie de los 29 algodoncillos nativos en el área de apareamiento de la Monarca que es una verdadera maleza durante el verano al oriente de las montañas Rocallosas (Whiting 1943, Woodson 1954: 28).

La combinación de destrucción de la flora de la pradera con el aclareo del bosque oriental provocó la abundancia de *Asclepias syriaca* que sin duda hizo que las monarcas expandieran su apareamiento del verano desde la Provincia de Pastizales a la Provincia de Bosque Deciduo Oriental, como lo delinearon Gleason y Cronquist (1964:174, Fig. 1). Esta Provincia de Bosque Deciduo coincide casi exactamente con la distribución de *Asclepias syriaca* y con el área de apareamiento de verano considerada actualmente como la más importante para las monarcas (Urquhart 1960: 66, 298, Urquhart y Urquhart 1976b: 80, 1980: 722). Una pregunta importante que, quizás, no podamos contestar es si un incremento

neto en la biomasa del algodoncillo en Norteamérica oriental fue resultado de estas transformaciones –en contraste con un cambio hacia la expansión geográfica de *A. syriaca*– (ver “Hipótesis de Colón” más adelante).

El rastro de glucósidos cardíacos nos ha permitido confirmar el arrollador predominio de *A. syriaca* como el alimento actual de la generación otoñal de las monarcas de la población de Norteamérica oriental. Esta es una técnica química desarrollada por James Seiber, Carolyn (Roeske) Nelson, y yo en los setenta (Roeske *et al.* 1976, Brower *et al.* 1982, resumida en Brower 1984). Utiliza el hecho de que las larvas de Monarca ingieren químicos tóxicos llamados glucósidos cardíacos (también conocidos como cardenólidos) de las plantas de algodoncillo silvestre de la cual se alimentan. Demostramos que muchas especies del algodoncillo norteamericano tienen diferentes combinaciones de estos venenos, y que el arreglo específico capturado por las larvas que se alimentan en las diferentes especies de algodoncillo permanece intacto a través de la etapa adulta. Al extraer los venenos de las mariposas individuales y visualizar la combinación de venenos en una placa de cromatografía de capa delgada, podemos determinar una “huella de glucósido cardíaco” específica para cada Monarca capturada en el campo. Adultos provenientes de diferentes regiones geográficas, que se han alimentado de diferentes especies de algodoncillo, tienen diferentes huellas de cardenólidos. La técnica tiene sus limitaciones: algunas especies de algodoncillo tienen una combinación similar de venenos y algunas no tienen ninguno o los tienen en concentraciones muy bajas. Sin embargo, pudimos determinar que más del 90% de 386 monarcas recolectadas en las áreas de hibernación en México se habían alimentado de *A. syriaca*, y por lo tanto de manera cuantitativa confirmaron la hipótesis de Urquhart (Seiber *et al.* 1986, Malcom *et al.* 1989, Malcom *et al.* 1993, Tabla 5)

Hasta ahora se han registrado monarcas alimentándose únicamente en 27 de las 108 especies de *Asclepias* norteamericanas (Ackery y Vane-Wright 1984, Malcolm y Brower 1986). Estas 27 especies incluyen 12 que son nativas a las Grandes Planicies (Barkley 1977). Sin embargo, predigo que la mayoría, si no todas las especies de *Asclepias* (así como varias especies Asclepidáceas en otros géneros nativos de algodoncillo (Ackery y Vane-Wright 1984: 202) comprobarán ser alimento para las monarcas en las áreas silvestres. Si fuera posible localizar una colección intacta de monarcas criadas en el occidente central entre 1860-1880 se podría sacar la huella de las mariposas para compararla con las criadas con las especies de *Asclepias* nativas del área. Esto permitiría examinar la hipótesis de que las mariposas cambiaron un menú diverso de algodoncillo por *A. syriaca* conforme las praderas fueron aradas y los bosques cortados.

La migración de la población occidental

Jennie Bush (en Riley y Bush 1881, 1882) reportó tres pinos de Monterey (*Pinus insignis* Dougl.=*P. radiata*, Pinaceae) completamente cubiertos con monarcas en Monterey, California el 27 de febrero de 1881. También afirmó que “una señora residente me informó que durante los 12 años en los que había vivido aquí siempre habían aparecido igual”, es decir, remontándonos a 1869 (1881: 572). Kellog (1904) observó un comportamiento similar en Point Pinos en el cercano

Pacific Grove, también en la Península de Monterey. Citando la escasez del algodoncillo dentro de las 50 millas en el área de Monterey, sus propias observaciones del extenso apareamiento 80 km hacia el norte, y su conocimiento de la migración oriental, Kellog fue la primera persona en inferir que las monarcas también migran en California. Inkersly (1911: 283) proporcionó la primera descripción detallada de las monarcas hibernando en Pacific Grove, y especuló que probablemente se originaron en “la tierra al oriente de las Montañas Rocallosas”.

Tres años después Lucia Shepardson (1914) publicó un estupendo texto acerca de las monarcas de Pacific Grove. Aunque no citó ningún reporte publicado, sus escritos indican que estaba al tanto de la literatura de aquella época acerca de esta especie. Es una pena que posteriormente fuera ignorada por los investigadores ya que tenía una visión completa del “fenómeno migratorio anual” de la especie (p. 12). A continuación sus palabras textuales (p. 28, *itálicas mías*, LPB): “una de las características más notorias, mencionadas por todas las autoridades en mariposas, es su tendencia de agruparse al final del verano en grandes enjambres, como si se preparan para un largo vuelo. En dicho periodo se encuentran en masas, colgadas de los árboles bajos y arbustos (*comportamiento de agregación*), de la misma manera como se cuelgan de los pinos durante su larga permanencia (*el periodo de hibernación*) en los bosques de Monterey. Pero este último es el único lugar conocido donde permanecen agrupadas durante un periodo; sus grupos, que han sido observados en otras partes (*probablemente la población oriental*) son temporales, con uno o días de duración como máximo”. Sus propias observaciones indicaron que las monarcas habían regresado (migrado) a los árboles de Pacific Grove en 1898, y que la “primera información auténtica” (p. 12) indicaba que habían sido observadas ahí en 1864. Su edición revisada (Shepardson 1939) proporcionó una gran riqueza de información nueva. Incluyó una maravillosa descripción de la migración otoñal a través de la Bahía de Monterey desde los valles de Salinas y Santa Clara, los acampamientos (formación de grupos en la tarde), la fidelidad al sitio, su resistencia a la escarcha (para una postura diferente a esta, véase Teale 1956: 343), la rápida separación de la colonia en la primavera, y la variación anual en los números de las mariposas que hibernan.

Shepardson fue la primera persona que distinguió las poblaciones migratorias orientales y occidentales de la Monarca. Escribió: “Se presume que aquellas que están en los estados del oriente y del occidente central van al sur durante el clima frío, mientras que aquellas que hibernan cerca de Pacific Grove vienen de una gran parte del país al occidente de las Montañas Rocallosas” (p. 29). Apoyó su hipótesis de la migración otoñal citando observaciones hechas por los guardabosques “cada año” al final de septiembre en las Montañas Siskiyou al norte de California central. En sus palabras “un largo arroyo de ellas viaja a través de las montañas desde el norte... Vuelan ligeramente debajo de las coronas de los árboles, una delgada banda de aproximadamente cincuenta pies de ancho aletea... determinada... manteniendo su curso, firme, evidentemente con un destino fijo en mente...” Este destino —los árboles de mariposas de Pacific Grove— constituiría un viaje hacia el sur de 725 km.

El relato de segunda mano de Shepardson acerca del vuelo hacia el sur a través de las Siskiyou fue la primera documentación aceptada de la migración de la población occidental. Williams y otros (1942: 167) parecen haber descubierto la observación original, que fue hecha por Alan Forbes. “En agosto de 1912, en las Montañas de Mármol, en el condado de Siskiyou... un observador en la cumbre del paso, por debajo de las montañas, de repente se topó con una impresionante línea de mariposas. Estaban subiendo la pendiente hasta donde se alcanzaba a verlas, y luego cruzaban la cumbre, e inmediatamente descendían... el vuelo fue observado durante media hora y fueron... pasando ‘infinitud de millones’... entre unos 10 a 20 pies arriba del suelo”.

Sin embargo, John Lane (comunicación personal, 1994) ha sugerido que quizá las mariposas no eran monarcas ya que *Nymphalis californica* Bdv. (Nymphalidae) es conocida por sus colosales migraciones a través de esta región (por ejemplo, Whittaker 1953) y las dos mariposas tienen patrones de colores similares. Esta posibilidad de una confusión se aminora por observaciones adicionales. Mary Barber (1918: 5-6), en otra ignorada y muy informativa libreta, *Winter Butterflies En Bolinas*, afirmó que las Bolinas (inmediatamente al norte de San Francisco) son “el hogar invernal de las mariposas monarcas que vienen no sólo de las montañas de Sierra Nevada sino también de las cordilleras occidentales de las Rocallosas”. Al describir la migración otoñal, escribió “Miles de estas frágiles mariposas comienzan su largo viaje hacia el Pacífico, en busca de un clima templado, sin heladas y nieve, donde pueden vivir todo el invierno. En el condado de Nevada (California) se han visto grandes bandadas de ellas, siguiendo el curso de un arroyo hacia abajo desde las montañas hacia el mar”. Es poco probable que fueran *Nymphalis* ya que las monarcas se aparean extensivamente a lo largo de las bifurcaciones de los ríos Yuba y Americano que desaguan la pendiente occidental de la Sierra Nevada en los condados de Nevada y Placer (Brower *et al.* 1982, 1984b). La descripción de Orr (1970: 91) le da mayor credibilidad a las grandes migraciones otoñales en los estados del Pacífico: “en Washington, en 1928 un contingente de monarcas, estimada en varias millas de amplitud y de diez a quince millas de largo, fue observada en las Montañas Cascade. Se creyó que el número de individuos en esta bandada era de miles de millones”.

En su edición revisada, Shepardson (1939) agregó que las monarcas migraban al Pacific Grove desde lugares tan al norte como British Columbia, pudiéndose observar grandes cantidades cada otoño en las Montañas de Santa Cruz, llegando desde el este de Pacific Grove, desde el Valle de Santa Clara y las Montañas Santa Lucía, donde ya se habían apareado. Sin embargo, la ausencia de datos sólidos acerca de las rutas de la migración otoñal en el occidente aparentemente llevó a Essig (1926: 639) a afirmar que las monarcas tienen “hábitos migratorios y sus grandes números en muchas partes del sur de California durante el invierno es probablemente el resultado de una migración hacia el sur desde los estados del norte del Pacífico”. Essig (en Williams 1930) después amplió la extensión geográfica de los sitios de hibernación desde Monterey a San Diego. Encuentro curioso que Essig no se refiriera ni a las observaciones de Shepardson ni a las de Baker.

Entra figura 1A (mapa)

Las migraciones otoñales de la Monarca en Norteamérica

En el norte de América existen dos poblaciones migratorias de Monarca. La *población occidental* se reproduce al occidente de las Montañas Rocallosas durante la primavera y verano y migra a numerosas áreas de hibernación, principalmente a lo largo de la costa de California, desde el norte de San Francisco hasta el sur de Los Ángeles. La segunda, la *población oriental* es mucho más numerosa y se reproduce al oriente de las Montañas Rocallosas. Migra hacia el sur a aproximadamente 12 áreas de hibernación en las cimas del Eje Neovolcánico Transversal, al sur del Trópico de Cáncer en el México central. La última generación de monarcas en el oriente se reproduce principalmente en el abundante algodoncillo *Asclepias syriaca* que crece en un área de por lo menos 2.6 millones de km². Las áreas de hibernación que ocasionalmente se han reportado a lo largo de la costa del Golfo son inestables debido a la congelación periódica, y la migración a través del Golfo de México y Cuba permanece como una hipótesis. La demarcación entre las poblaciones orientales y occidentales también es hipotética, y el grado de intercambio natural entre ellas no es conocido, pero probablemente resulta mínima (con cambios de Brower y Malcom 1991).

Entra Figura 1B (mapa)

Las remigraciones primaverales de la Monarca en Norteamérica.

Al iniciar la primavera, los individuos de la población occidental que hibernaron vuelven a migran a las cordilleras de la Costa, al Valle Central y a las Sierras Nevadas donde ponen sus huevos en la flora de algodoncillo que está resurgiendo, produciendo así la generación primaveral. Aún no comprendemos bien hasta donde ellas, o las generaciones posteriores, migran sobre la Sierra Nevada y hacia el oriente a las Rocallosas. Las monarcas que hibernaron en México remigran a finales de marzo y a principios de abril a los estados de la costa del Golfo donde producen una nueva generación primaveral en los algodoncillos del sur. Algunas de las monarcas que hibernaron probablemente migran tan al norte como Canadá. La generación nueva producida en el sur durante abril e inicios de mayo es grande y vuela hacia el norte hasta llegar al sur de Canadá, poniendo sus huevos a lo largo de las rutas migratorias. Después de la primera primavera y dos o tres generaciones de verano subsecuentes, las monarcas entran en diapausa reproductiva y comienzan a migrar hacia el sur a sus respectivas áreas de hibernación. Las remigraciones de primavera de la población oriental sobre el Golfo de México y a través de Cuba permanecen abiertas a la investigación (originalmente de Brower y Malcom 1991, con cambios).

Cincuenta años después, Downes repasó los datos de la costa del Pacífico (en Williams *et al.* 1942: 160), y presentó una conclusión que aún es válida, que “el origen preciso de la migración otoñal, y el curso, tanto de los vuelos otoñales como primaverales, parecen ser en gran medida desconocidos”. Investigaciones más recientes realizadas por Lane (1984, 1985) y Nagano y Lane (1985) han documentado por lo menos 200 colonias hibernando a lo largo de la costa del Pacífico desde el norte de Baja California, México, hasta el norte de San

Francisco, en el condado de Mendicino (ver también Nagano y Sakai 1988, Sakai *et al.* 1989, Sakai y Calvert 1991). Sin embargo, como Wenner y Harris (1993) señalaron, las numerosas agregaciones invernales en California implican, pero no prueban, que hay una migración otoñal en el occidente comparable a aquella de la población oriental. Desafortunadamente, como Wenner y Harris también observaron, los datos que recopilaron los Urquhart dejando ir y recapturando mariposas nunca han sido publicados con suficiente detalle como para documentar sin dudas la migración otoñal occidental (Urquhart 1960: 320, 1965a, Urquhart *et al.* 1970, Urquhart y Urquhart 1977a, Urquhart 1987: 169 y placa 12). En contraste con los datos tan inadecuados que apoyan la migración otoñal en el occidente, los obtenidos al marcar las mariposas en los sitios de hibernación de la costa en California han establecido definitivamente una remigración primaveral de larga distancia hacia el oriente siguiendo dicha costa. Por lo tanto Urquhart (1960, cuadro 11) reportó que nueve mariposas etiquetadas en varios sitios de hibernación cerca de Monterey fueron recapturadas en el Valle Central, y Beard (en Zahl 1963), quien soltó más de 4,000 mariposas etiquetadas en la misma área general, reportó seis recapturas al pie de las montañas de la Sierra Nevada. Durante 1985 y 1986, Nagano *et al.* (1993) marcaron 57,771 mariposas en 14 sitios de hibernación más al sur de California. Los autores analizaron 100 recapturas que habían volado de 10 a 465 kms desde puntos donde fueron soltadas y concluyeron que hay una migración primaveral bi-direccional lejos de las áreas de hibernación de la costa sur de California: una hacia el noroeste y otra oriental. Wenner (1994) volvió a analizar estos datos y argumentó convincentemente que la mencionada distribución bi-direccional no se podía diferenciar estadísticamente de destinos azarosos (carta de A. Wenner a W. Sakai, copia a LPB, 15-23 de noviembre 1994; carta LPB a Wenner, 15 de enero de 1995). Sin embargo, los datos establecían que 37 monarcas volaron distancias de 100 a 465 kms desde sus áreas de hibernación, incluyendo vuelos hacia el norte por las serranías costeras, sobre ellas tanto hacia las sierras como al norte a través del Valle Central, y al oriente a las Montañas San Gabriel y San Bernardino. Hasta que sea técnicamente posible seguir las huellas de grandes números de monarcas individuales, quizá no vamos a poder distinguir una remigración primaveral direccional de una dispersión primaveral al azar en California (esta misma crítica, de hecho, es aplicable a la remigración primaveral desde México). Basándonos en la información disponible, suponemos que los patrones de migración de otoño y primavera de la población occidental de monarcas son como se muestran en las figuras 1A y 1B. Los estudios futuros de marcaje de la población occidental deben concentrarse en obtener una mejor comprensión de la migración otoñal que se da a través de los estados occidentales con rumbo a las numerosas áreas de hibernación de California.

La migración oriental y su hibernación: especulaciones iniciales

La revisión de la literatura hasta 1924 que realizó Williams (1930) estableció que una migración otoñal de la Monarca ocurre al este de las Montañas Rocallosas desde Alberta hasta Maine, y hacia el sur hacia los estados de la costa del Golfo desde Texas hasta Florida, un área de aproximadamente 8.3 millones de km².

Juntando los reportes que se acumulaban, los posteriores mapas con resúmenes de Williams (1938, fig. 1, p. 218; Williams *et al.* 1942, fig. 20, p. 172) apoyaban la hipótesis inicial de que hay dos poblaciones migratorias de monarcas en Norteamérica, una al oriente y otra al occidente de las Montañas Rocallosas, con áreas de hibernación en Florida y California, respectivamente. En *Lepidopterists' News* de la recién fundada Sociedad de Lepidopterólogos, Williams (1949: 18) solicitó más información acerca de las áreas de hibernación: "En el sur las mariposas hibernan en masas sobre los árboles. Tales localidades son conocidas al sur de California y en Florida, por lo general muy cerca del mar. ¿Qué otras áreas existen? ¿Existen áreas de hibernación a lo largo de la costa del Golfo en Alabama, Mississippi, Louisiana o Texas? ¿Existen localidades tierra adentro? ¿Qué sucede con las mariposas que vuelan al sur a través de Texas en el otoño? ¿Se van a México? Si es así, ¿hibernan ahí, o permanecen activas o se aparean?" El fracaso en confirmar la existencia de áreas de hibernación a lo largo de la costa del Golfo, al occidente de Florida, llevó a Williams (1958: 13) a sugerir la posibilidad de tres poblaciones separadas de migrantes en Norteamérica: una occidental hibernando en California, una segunda a lo largo de la costa del Golfo de Florida (quizá incluyendo Louisiana), y como originalmente sugirió Brooks (1907, 1911), una tercera migrando a través de Texas para hibernar en México (ver también Zahl 1963).

Al inicio de su carrera, Urquhart (1949) propuso una hipótesis aún más compleja que involucraba cuatro áreas de hibernación para las monarcas orientales: (1) algunas hibernan en agregaciones en Florida; (2) otras como individuos dispersos a lo largo de los estados de la costa del Golfo; (3) otras deben migrar para hibernar en México y más allá; (4) incluso otro grupo migra hacia el occidente a través de los estados del sur para unirse a los grupos que pasan el invierno en estado latente en California.

La idea de que las monarcas orientales quizá migran a California era potencialmente importante porque se alejaba de la hipótesis de Williams de poblaciones orientales y occidentales separadas y efectivamente consideraba a *todas* las monarcas norteamericanas como parte de una sola población. Urquhart mantuvo la idea viva durante los siguientes 24 años (1965a, 1965b, 1966a, 1973a, 1973b), pero las recapturas de mariposas etiquetadas no proporcionaron evidencia a ninguna de las dos hipótesis. Por lo tanto, la idea se estancó hasta que Malcom y Zalucki (1993b) brindaron un aire novedoso en las conclusiones generales de su libro (1993a: 398): "Las monarcas en California podrían ser una población en descenso marcado, continuamente mantenidas por las monarcas orientales como población de origen". Esto es poco probable porque las monarcas se aparean intensamente en las zonas montañosas bajas, la Sierra Nevada, la cordillera Cascade y en el Valle Central en California (Brower *et al.* 1982, 1984a, 1984b).

Debido a que aún no se resuelve si algunas de las monarcas de la población oriental vuelan a las colonias de hibernación en California, parece prudente eliminar transferencias experimentales de monarcas entre las poblaciones orientales y occidentales (Urquhart y Urquhart 1964, Cherubini en Anon. 1992). El hecho de que varias de las mariposas transferidas sobrevivieron y fueron recapturadas, sugiere que las mariposas que fueron soltadas probablemente ya se

han mezclado al aparearse. Esto podría confundir las interpretaciones de los análisis morfológicos clásicos, así como de las nuevas técnicas moleculares y bioquímicas que se podrían utilizar para resolver este importante problema biogeográfico. Mis colegas y yo recientemente escribimos acerca de los peligros potenciales de hacer tales transferencias (Brower *et al.* 1995).

Las monarcas ¿hibernan en Florida y en la costa del Golfo?

El reporte de Thaxter (1880) acerca de las mariposas hibernando a lo largo de la costa del golfo de Florida junto con el descubrimiento de Bush de colonias de hibernación bien definidas en California (en Riley y Bush 1881, 1882) prejuició a los investigadores posteriores haciéndolos pensar que las monarcas orientales hibernan en los estados de la costa del golfo (Williams 1930, 1938, 1949, 1958, Urquhart 1960). Los intentos a través de los años por obtener mayor evidencia eran confusos y, a lo sumo, confirmaban débilmente la hipótesis. Como resultado de esto, Bromley (1928) reportó grandes volúmenes de monarcas durante enero de 1924 volando, tomando néctar, y apareándose en el norte de las montañas Everglades cerca del Lago Okeechobee, y especuló que ellas representaban una población en hibernación activa, más que una de reproductores residentes. Mientras el vigilante de un faro reportó “grandes cantidades” de monarcas agrupadas en los pinos cada invierno desde 1931-1937 en la isla St. George (al sur de Apalachicola), otros registros entre 1924 y 1937 apoyaban débilmente la idea de que las monarcas hibernan en Florida (Williams 1938: 216-218). La discusión de Fernald (1939) acerca de las migraciones otoñales hacia el sur a través de la península de Florida (en lugar de hacia el occidente a lo largo de la costa del Golfo) afirmaba que las monarcas generalmente llegaban al área de Orlando a principios de noviembre, para de allí dispersarse, desapareciendo en para febrero, y reapareciendo a finales de marzo o a inicios de abril. Los datos de Hodges en Beall (1952) acerca de las migraciones a lo largo de la costa del Atlántico a través Indialantic (aproximadamente a medio camino descendiendo por la península de Florida) corroboraban estos periodos de tiempo. Anteriormente Fernald (1937) había reportado monarcas apareándose durante enero en el área de Orlando, y en su artículo de 1939 mostraba a las claras su lucha por entender cuándo y dónde hibernaban estas migrantes. Sugería que quizá podían continuar hacia Key West y Cuba. Lo poco que se conoce de la fenología de las monarcas en Florida apoya muy poco esta hipótesis (Leston *et al.* 1982).

En un intento por aclarar la situación en Florida, en enero de 1956 Urquhart (1960: 302-307) buscó, sin éxito, grupos desde la costa del Atlántico hasta la costa del golfo cerca de Tampa. La información de los corresponsales recolectada durante los cincuenta, pero con frecuencia presentada por Urquhart sin fechas precisas, proporcionaba evidencia que generaba conflictos. Así, Kimball reportó pocas monarcas en Sarasota; Smith contó grandes grupos que abruptamente desaparecían en los encinos al sur de Tampa; Stiles viajó desde la isla de Captiva, al sur de Tampa, a Houston, Texas buscando grupos pero no encontró ninguno. En contraste, Harris notó gran número de monarcas formando agregaciones sueltas en pinos en Captiva el 5 de noviembre; y Stoddard reportó varias agregaciones en una franja de diez acres de pinos jóvenes en Bald Point y

Alligator Point el 4 de noviembre de 1954 (estos dos puntos de la costa del golfo están como a 56 km al suroccidente de Tallahasee, como a una milla al occidente de Lighthouse Point en el condado de Franklin). Durante la primera semana de febrero de 1956, Harris y Stoddard regresaron a Alligator Point (Urquhart 1957: 25-26) y etiquetaron a 1,000 de las 1,500 mariposas agrupadas que encontraron asidas a las ramas de los pinos en cuatro grupos separados. Baker (1978: 428) aparentemente interpretó estas observaciones fragmentarias como un indicio de una extensa hibernación a lo largo de la costa del golfo y en Florida. Posiblemente también estuvo influido por los mapas de Williams (1938: 218, y Williams *et al.* 1942: 172) mostrando cinco áreas de hibernación en la costa del Golfo.

Entre el 27 de noviembre de 1981 y el 20 de febrero de 1982, Brower y Calvert (Brower 1985a) monitorearon grupos de aproximadamente 2,000 monarcas hibernando en una densa arboleda de pinos en el norte de Honeymoon Island, cerca del la costa del golfo al oeste de Tampa. Otros reportes (incluyendo Urquhart 1966a) no proporcionaban más evidencia de grandes agregaciones hibernando en Florida, y un estudio reciente sugiere que las observaciones de Brower-Calvert pudieron haber sido hechas durante una temporada excepcional (Cherubini 1994).

Hasta lo que alcancé a revisar del material publicado, no se han reportado agregaciones invernales a lo largo de la costa del golfo en Alabama, Mississippi, Louisiana o Texas (Bromley 1928, Williams 1938: 218, 1949, Lambremont 1954, Teale 1954, Mather 1955, Mather y Mather 1958, Urquhart 1957, 1958, 1960, 1966a, Kimball 1965). Urquhart (1960) y numerosos autores que lo citaron después, confundieron los campamentos temporales formados por las migrantes otoñales con verdaderos grupos hibernantes. Otros ejemplos de esta confusión incluyen grupos vistos en el Lago Pontchartrain en Louisiana en octubre de 1938 y noviembre de 1941 (Beall 1946) y grupos reportados a lo largo de la costa de Mississippi oriental al final de octubre de 1923 (Lyle, en Williams *et al.* 1942: 169).

Hibernación, temperatura, agua y confusiones

Muchas monarcas adultas mueren por congelamiento durante las tormentas invernales en las áreas de hibernación mexicanas (Calvert y Brower 1981, Calvert y Cohen 1983, Calvert *et al.* 1982a, 1982b, 1983, 1984, 1986, Alonso *et al.* 1992). Dando seguimiento a estos estudios, Anderson (en Brower 1987, 1990), y Anderson y Brower (1993) determinaron experimentalmente la temperatura a la cual las monarcas adultas mueren por congelamiento. Cuando no había agua superficial sobre sus cuerpos, el 50% de las mariposas murieron aproximadamente a los -8°C, y el 100% a -14°C. Si, por otro lado, sus alas y cuerpos estaban mojados, perdieron al menos la mitad de esta resistencia al congelamiento, es decir el 50% de las mariposas murieron a -4°C y 100% murieron a -8°C. Si el dosel del bosque sobre las mariposas ha sido disminuido por la deforestación, se pierde aun más calor debido a la radiación calórica de los cuerpos de las monarcas hacia el cielo frío de la noche, y se congelan aun más (Alonso *et al.* 1992). Esto se debe a que las temperaturas del cuerpo de las monarcas bajo el cielo abierto y despejado son inferiores a la temperatura ambiente (Anderson y Brower, en prensa). Un estudio reciente por Larsen y Lee

(1994) reveló que las monarcas mojadas se congelan más rápido que las secas, agregando más importancia al efecto protector del bosque de oyamel intacto. La temperatura más baja que hemos registrado en México fue en un área sin árboles cerca de la colonia de Sierra Chincua en una noche despejada, cuando en el suelo llegó a -8° (Alonso *et al.* 1992).

¿Cuál es la frecuencia e intensidad del congelamiento durante los inviernos a lo largo de los estados de la costa del Golfo, incluyendo Florida? Las temperaturas mínimas extremas registradas para, al menos, los 73 años anteriores a 1964 (excepto Mobile, cerca de 25 años hasta 1963) fueron: Tallahassee, Florida, -16.7°C ; Mobile, Alabama, -11.7°C ; New Orleans, Louisiana, -13.9°C ; Houston, Texas, -15.0°C ; y Brownsville, Texas, -11.1°C (Conway *et al.* 1963, Bair 1992). Un análisis más detallado de los datos de 150 años hasta 1985 de Jacksonville indican 24 heladas invernales excediendo los -6°C , 12 excediendo -8°C , y dos excediendo -12°C (Chen y Gerber 1985). La temperatura más baja en la historia fue de -15°C en enero de 1985. Los inviernos de Florida se caracterizan por intrusiones frecuentes de masas de aire ártico que se introducen con fuerza a la península por las corrientes circulares de aire del sur. Igualmente importante es el hecho de que estos frentes fríos, por lo general, están precedidos por lluvia (Johnson 1963, Chen y Gerber, 1990).

Al combinar los registros de congelamiento de Jacksonville con los datos del punto de congelación de las monarcas me lleva a concluir que, aproximadamente, una vez cada diez años las condiciones del clima en el norte de Florida darían como resultado una mortalidad del 50% si las mariposas permanecieran secas, o una del 100% si hubieran sido mojadas previamente por la lluvia. También se dan congelamientos severos más hacia el sur, en la península de Florida. Por lo tanto, en Tampa la temperatura baja en 75 años (hasta 1964) fue de -7.8°C . Una helada invernal como ésta aparentemente mató monarcas en Davenport, en el centro de Florida, durante la temporada 1937-1938 (Colvin, en Williams *et al.* 1942: 167. Estos datos indican que la hibernación a lo largo de la costa del golfo desde el norte de la Florida a Texas sería precaria, y a largo plazo, la hibernación estable en esta región posiblemente no resultara favorecida por la selección natural.

La probabilidad y severidad del congelamiento es menor en las áreas al sur de Tampa, incluyendo los Everglades (Chen y Gerber 1985, 1990, fig. 2.4). Por lo tanto, se puede asumir que la hibernación es admisible al sur de Florida. Sin embargo, aquí las monarcas afrontan un problema diferente: casi todo el tiempo el clima es cálido, lo que da como resultado que las mariposas deben volverse reproductivamente activas (evidencia en Brower 1985a, cuadro 1). Cuando esto ocurre, el balance hormonal se invierte y la habilidad de migrar hacia el norte quizá se perdería (ver más adelante). Por lo tanto, cualquier grupo de monarcas que terminan su migración tan al sur serían posiblemente incorporadas dentro de las poblaciones que se aparean localmente. Esto quizá esté ocurriendo en la población de monarcas al noroccidente del aeropuerto de Miami, como se describió en Brower (1985a) y Malcom y Brower (1986). La hibernación *per se* en el sur de Florida, por lo tanto, parece imposible.

Concluyo que las observaciones esporádicas hechas de los grupos de monarcas a lo largo de los últimos 150 años desde Florida a Texas, junto con las heladas periódicas que deben diezmarlas, proporcionan evidencia muy fuerte de que los

estados de sur del Atlántico y de la costa del golfo, incluyendo el oeste de Florida, no pueden servir como áreas seguras de hibernación a largo plazo para esta especie.

Más confusión: apareamiento invernal en Florida, Arizona, California y... México?

Aunque Williams (1949) comenzó a preguntarse si las monarcas que migran por Texas para hibernar en México podrían quizá aparearse ahí, (1958: 108, 176) regresó posteriormente a su posición anterior, negando tal hecho. Los datos de Urquhart (1960: 174 vs. 299-305) permanecieron ambiguos. Poco tiempo después, Brower (1961, 1962) reportó larvas de monarcas al sur de Florida central durante enero, así como apareamiento intenso en la misma zona durante la última semana de marzo hasta mediados de abril. Después Funk (1986) presentó informes sobre apareamiento invernal en el suroeste de Arizona, y Urquhart, Urquhart y Munger (1970) afirmaron que habían encontrado otra población apareándose continuamente al sur de California. Estas observaciones ponían en duda la idea de Williams (1958) de que las monarcas no se aparean en su supuesta área de hibernación.

Durante enero y febrero de 1969, los Urquhart viajaron en búsqueda de monarcas desde Texas hacia el sur, al área del Lago de Chapala cerca de Guadalajara en Jalisco, México (Urquhart y Urquhart 1976e). Esta región está considerablemente al occidente y al norte de donde se encontraban las áreas de hibernación que se descubrieron de manera circunstancial. Dichos autores reportaron que “durante los meses de enero y febrero no había mariposas monarcas al sur de Texas y al norte de la ciudad de México” (p. 439). Aunque sugerían que las mariposas quizá “permanecen en algún área oculta de México”, es claro, como lo muestran su nuevo mapa y en la explicación de los descubrimientos de las poblaciones que se apareaban durante el invierno en Florida, Arizona, y al sur de California, que había comenzado a cambiar de idea. En lugar de visualizar colonias de hibernación pasivas similares a aquellas de Pacific Grove o Apalachicola, ahora especulaban que las migrantes otoñales de la población oriental quizá terminaban apareándose en el sur en lugares tan lejanos como el golfo de Tehuantepec en México o inclusive en Centroamérica, mientras que la población occidental podría terminar haciéndolo hasta Baja California.

Basándose en la recaptura de una Monarca etiquetada en San Luis Potosí (aproximadamente 275 km al norte de las áreas de hibernación), y otra cerca de la ciudad de México, los Urquhart (Urquhart 1973a, 1973b) parecen haberse quedado con la hipótesis de que el final de la migración otoñal de la población oriental de monarcas debía ser el sur de México o América Central. Especulando acerca de la remigración primaveral, Urquhart dijo “somos de la opinión que los mismos individuos no regresan, pero sí sus descendientes” (Urquhart 1973b: 14). Después propuso que una nueva generación de monarcas nacidas en México y Centroamérica vuela hacia el norte, a Texas, para ahí producir una segunda nueva generación en la primavera, que a su vez vuelve a colonizar el norte. Los Urquhart parecen haber mantenido esta posición aún después de que las áreas de hibernación habían sido descubiertas. Por lo tanto, un artículo periodístico del 30 de septiembre de 1975 que describía sus investigaciones señalaba: “Pocas, si es

que algunas, mariposas monarcas que migran al sur en el otoño regresan alguna vez. La mayoría de aquéllas que vienen al norte en la primavera son las hijas, o hasta las nietas de aquellas que partieron el otoño previo” (del Vecchio 1975: 20). Ordish (1977), que divulgaba información científica, escribió un relato de semi-ficción de la migración de monarcas en la parte oriental de Norteamérica (ver Brower 1977b), y afirmó que las mariposas hibernan al sur del trópico de Cáncer, al este de las montañas de la Sierra Madre Oriental. Su afirmación parece haber estado basada en un reporte previo de Rzedowski (1957) acerca de las monarcas migrando a lo largo de estas montañas (ver arriba).

Los llamados de ayuda de los Urquhart para localizar a las monarcas fueron publicados en la ciudad de México durante febrero de 1973 en inglés (Urquhart 1973a, 1973b) y español (de acuerdo a Urquhart 1987: 155; también ver Montes 1975). De manera significativa, Urquhart concluía cada artículo con una petición a los naturalistas del sur de México y Centroamérica para que se unieran a su equipo de marcadores “a fin de poder obtener datos para resolver ... (este) tan interesante como intrigante problema”. El énfasis de Urquhart estaba puesto en resolver la remigración primaveral y nadie, incluyéndome (Brower y Huberth 1977), tuvo indicios de la increíble naturaleza de las áreas de hibernación antes de noviembre de 1973.

El descubrimiento de los sitios de hibernación en México

Aunque el reconocido poeta mexicano Homero Aridjis (1971), mencionó que las monarcas volaban fuera de lo que ahora es conocido como el área de hibernación de Cerro Altamirano en el norte de Michoacán (descrito en Calvert y Brower 1986) la solución científica de dónde estaban las áreas principales de hibernación orientales fue obtenida por dos socios de los investigadores Urquhart, Kenneth y Cathy Brugger. Como no es claro en ninguna de las publicaciones de los Urquhart (hasta Urquhart 1987) o en los comunicados de prensa (Del Vecchio 1975, Rensberger 1976) exactamente cuándo y dónde los Brugger descubrieron a las mariposas, aquí intento reconstruir los hechos.

Según Urquhart (1976b), Kenneth Brugger, un ciudadano norteamericano que trabajaba en México, leyó una de las notas de investigación de Urquhart y le escribió una carta con fecha del 26 de febrero de 1973 ofreciéndole su ayuda voluntaria. El 6 de noviembre de 1973, mientras Brugger manejaba a través de las montañas al occidente de la ciudad de México, vio algunas monarcas en el cielo que caían golpeadas por el granizo (Herberman 1990). En su publicación anual que resumía sus observaciones de 1973, Urquhart y Urquhart (1974: 2) retaron a sus lectores con la afirmación de que Ken Brugger de la ciudad de México estaba investigando la presencia de las mariposas monarcas al occidente de la ciudad y que “estamos seguros que en algún lugar de esta zona las monarcas de Estados Unidos y Canadá oriental pasan los meses de invierno”. Montes (1975) también se refirió a este hallazgo.

Con el apoyo y aliento de los Urquhart, Brugger y su esposa mexicana, Cathy Aguado, descubrieron, finalmente, en enero de 1975 la primera colonia hibernando. Los Urquhart reportaron brevemente el descubrimiento en su publicación anual de 1975, que a su vez fue citada en un periódico de New Jersey

por del Vecchio el 30 de septiembre 1975. A pesar de la frecuencia de los editoriales y artículos acerca de la Monarca en el *New York Times* (Anon. 1973, 1975, 1976, Sullivan 1973, Panzer 1975), este periódico, en particular, no publicó nada acerca del descubrimiento. El verdadero impacto de los hallazgos en México vino después de que apareció la edición de agosto de 1976 de la revista *National Geographic* (Urquhart 1976b), seguida de dos publicaciones científicas (Urquhart y Urquhart 1976c, 1976d).

Aunque Urquhart y Urquhart (1977a) dieron el 9 de enero de 1975 como la fecha del descubrimiento, Herberman (1990: 30) entrevistó a los Brugger y determinó que habían localizado la colonia el 2 de enero de 1975 (conversación telefónica de E. Herberman a LPB). Según Herberman, la colonia inicial estaba en Cerro Pelón, una montaña de 3,500m de altura en el Eje Neovolcánico Transversal, como a 120 km al occidente de la ciudad de México (ver Calvert y Brower 1986 para saber la localización exacta de esta área).

Urquhart (1976b: 173) escribió que “en su viaje de descubrimiento de 1975, los Brugger encontraron dos concentraciones casi iguales con sólo unas millas de distancia entre sí”. Al unir la información resultante de mis investigaciones con Calvert y de las publicaciones de los Urquhart, deduje que este segundo sitio era la colonia de *Sierra Chincua*. Urquhart y Urquhart (1976c: 157) afirmaron que recapturaron a dos mariposas “en las áreas de hibernación” en enero de 1975. Una de estas recapturas, de una Monarca marcada por la Sra. C. Emery en Nevada, Missouri el 9 de septiembre de 1974 fue hecha en “Monera (sic) Alta, Michoacán, México” (Urquhart y Urquhart 1975: 10; 1976c: 157). Calvert y Brower (1986) determinaron que la *Mojonera Alta* es una gran piedra limítrofe cerca de la cumbre de la Sierra Chincua, una cordillera separadas como a 30 km NNO de Cerro Pelón. Tanto en la temporada de hibernación de 1976-1977 como en la de 1977-1978, encontramos una gran colonia de monarcas como a 2 km al occidente del marcador de Sierra Chincua, en la pendiente hacia el norte del Arroyo Zapatero (Calvert y Brower 1986). La *Mojonera Alta* está localizada en la intersección de la coordenada N-S 76 y la coordenada E-O 64 como se muestra en Anónimo (1987). Por lo tanto la mariposa de Emery seguramente fue recapturada por Brugger, en enero de 1975, cerca del *Mojonera Alta*, en la Sierra Chincua.

La historia del descubrimiento puede completarse al combinar la información de la publicación anual de 1975 de los Urquhart, del artículo de *National Geographic* de agosto de 1976, y el artículo, ricamente ilustrado, por el fotógrafo Albert Moldvay, publicado casi seis años después en la revista *Westways* (Moldvay 1982). Después del descubrimiento de los Brugger en enero de 1975, los Urquhart (1975: 3) afirmaron “La National Geographic Society envió a uno de sus fotógrafos oficiales a la zona”. Según Moldvay (1982: 22), Bob Gilka (en aquel entonces Director de Fotografía de la revista) le habló en México por teléfono en enero y le dijo “Las áreas de hibernación de las Monarcas han sido descubiertas”. La tarea de Moldvay era “fotografiar este sensacional descubrimiento de la cima de una montaña cubierta con monarcas migratorias”. Junto con Ken y Cathy Brugger, y un guía llamado “Juan Sánchez”, los cuatro escalaron la montaña. En la cima, Moldvay “descubrió un arbolado tan espeso con mariposas que llamó a Cathy para

que se acercara y posara. Pronto estaba cubierta con el mismo naranja denso que los troncos de árboles que la rodeaban”.

Comparando los dos artículos, es claro que las dos fotografías del *National Geographic* y la de *Westways* eran tomas similares de Cathy posando entre las monarcas en Cerro Pelón (verificado en Herberman 1990:30-31). Que la montaña era Cerro Pelón, y no Sierra Chincua, es seguro porque otra de las fotografías en el artículo de *Westways* (p. 22) es el valle debajo de la pendiente occidental de Pelón la cual he ascendido en dos expediciones diferentes. Para evitar confusiones futuras, debe notarse que el guía “Juan Sánchez” en *National Geographic*, fotografiado por Bianca Lavies, es una persona diferente al guía “Juan Sánchez” del artículo de Moldvay. Mientras que el de Moldvay parece vivir al pie del Cerro Pelón, el hombre que sale en *National Geographic* en realidad es Rafael Sánchez que vive en Anganguero, el pueblo debajo de la colonia de Sierra Chincua. El “Juan Sánchez” de Anganguero trabajó posteriormente con Monarca A.C. de la ciudad de México, así como con nuestro grupo de investigadores. Por su largo compromiso con las monarcas, Rafael Sánchez fue premiado con una mención por Su Alteza Real, el Príncipe Philip, Presidente Honorario del Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF, por sus siglas en inglés), en una ceremonia en febrero de 1988 en Sierra Chincua, en la que estuve presente.

Por lo dicho anteriormente, ahora resulta evidente que las fotografías de Moldvay en el artículo original de 1976 de *National Geographic* fueron tomadas en la colonia del Cerro Pelón durante enero de 1975 con los Brugger, mientras que las fotografías de Lavies fueron obtenidas en la colonia de Sierra Chincua en enero de 1976 durante la primera expedición de los Urquhart a las áreas de hibernación. El enojo en torno a los hechos relativos al descubrimiento de las áreas de hibernación, como ahora veremos, fue una desafortunada consecuencia de una decisión administrativa de la National Geographic Society.

La saga Urquhart-Brower

A principios de los setenta colaboré con James Seiber y Carolyn Nelson en la Universidad de California en Davis para el desarrollo de nuestra técnica de huellas de glucósidos cardíacos descrita anteriormente. En enero de 1973, envié a Urquhart una copia de nuestro estudio (Brower *et al.* 1972) comparando el contenido de glucósidos cardíacos de varias poblaciones de monarcas en el oriente. En mi carta pregunté: “... ¿conoce usted áreas donde se agrupan las monarcas en México?” (LPB carta a Urquhart, 22 de enero 1973). Respondió, “si encontramos las áreas donde se concentran seguramente podremos enviarle algunos especímenes, o si usted lo desea, darle la localización exacta y los nombres de las personas a quien contactar” (FAU carta a LPB 9 de mayo 1973). Como ya comenzaba a inquietarme la idea de que las monarcas hibernaran en México, también le había escrito al Dr. Eduardo Welling en ese país acerca de la migración diciendo, “En realidad parece que la migración es en gran parte un fenómeno norteamericano en la mariposa Monarca. Es probable que existan algunas áreas de hibernación extensas en el norte de México y que no nada más sigan viajando hacia el sur” (carta de LPB a Eduardo Welling, 9 septiembre 1973). Durante el otoño de 1973 y la primavera de 1974, mientras me encontraba de

sabático en la U.C. Davis, comencé a observar a las monarcas en sus áreas de hibernación en California, y decidí producir una película que uniera la biología de la migración con nuestros estudios químicos (Brower y Huberth 1977).

A finales de 1974 Urquhart amablemente me envió semillas de *Asclepias* de México (aparentemente recolectadas por Brugger, ver Urquhart y Urquhart 1974). Sin saber del descubrimiento del 2 de enero por parte de los Brugger, le escribí una nota agradeciéndole las semillas y le pregunté: “¿Ya encontró el lugar donde las mariposa Monarca hiberna en México? Debe ser algo espectacular.” (carta de LPB a FAU, 8 de enero 1975). Como no contestó esta carta, y como su publicación anual (Urquhart y Urquhart 1975) había anunciado el descubrimiento, lo volví a llamar el 8 de septiembre de 1975 y le pedí que compartiera la localización del área conmigo. Me indicó que no podía divulgar la localización antes de la publicación del artículo de *National Geographic*, pero que podría hacerlo después de que el descubrimiento ya estuviera impreso (LPB grabación de conversación telefónica, y carta LPB a FAU, 11 de octubre 1976).

Cada vez más frustrado, llamé a la National Geographic Society en diciembre de 1975 y hablé con Mary Smith preguntándole si podían compartir la localización del área. En una atenta carta (carta de M. Smith a LPB, 10 de diciembre 1975), me indicó que la National Geographic Society había adoptado una política de no divulgar la localización de las colonias antes de la publicación del descubrimiento en su revista. Respondí a su carta (LPB a M. Smith, 18 de diciembre 1975) diciéndole que “Yo confiaba en que la National Geographic Society, después de haber obtenido... prioridad con el artículo, revelaría a los científicos de buena fe la información para continuar los estudios con el fin último de facilitar la protección de la Monarca.”

Después de la publicación de Urquhart (1976c) en la edición del 22 de septiembre 1976 del *Journal of the Lepidopterists' Society*, escribí a Urquhart (carta de LPB a FAU, 11 de octubre 1976) felicitándolo por su descubrimiento de las monarcas hibernando en México, le recordé nuestra conversación del 8 de septiembre 1975, y le solicité otra vez compartir la localización de las colonias. También lo invité al Amherst College a dar una conferencia acerca de su descubrimiento. Como no respondió inmediatamente y como ni el artículo de *National Geographic* ni el del *Journal of the Lepidopterist's Society* proporcionaban detalles acerca de la ubicación de las colonias, comencé a discutir la posibilidad de localizar las áreas independientemente con William H. Calvert, en aquel entonces asociado postdoctoral en la Universidad de Massachusetts.

Durante el otoño de 1976, Calvert y yo intentamos deducir la localización general de las áreas con dos pedazos de información cruciales provenientes de los dos artículos de Urquhart: (1) “A 10,000 pies, conforme caminamos a lo largo de la cima de la montaña, nuestros corazones se aceleraron” (Urquhart 1976b: 166); y (2) “La colonia de hibernación estaba localizada en la parte norte del estado de Michoacán, México” (Urquhart y Urquhart (1976c: 152).

A principios de diciembre, Urquhart respondió a mi carta de octubre (carta FAU a LPB, 3 de diciembre 1976) indicando que se había reunido con la National Geographic Society en agosto 1976 y que los miembros del equipo editorial, el Presidente Payne, y otros habían “acordado que el sitio no debía ser divulgado pues se preveía que muchas personas, coleccionistas, cineastas, etc. desearían

visitarlo y, como había sucedido en otras situaciones similares, lo destruirían. Yo le sugeriría a usted, que como el sitio mexicano no está disponible, examine las monarcas que pasan por la costa del golfo durante octubre y noviembre. Estas monarcas al fin y al cabo llegan a México y usted lograría los mismos resultados que si visita el área” (ver también Urquhart y Urquhart 1977c, Urquhart 1978).

Respondí (carta LPB a FAU, 14 diciembre 1976) que estaba “muy preocupado” por su carta. Le expliqué que tenía muchos deseos de visitar el área de hibernación para completar mi película documental de 30 minutos (Brower y Huberth 1977) que había comenzado en California, y que quería que el mapa de migración animado mostrara la migración a México con precisión. Además, muestras de las recién descubiertas áreas de hibernación serían de gran interés para el análisis de huellas que estaba llevando a cabo con mis alumnos en Amherst College. Concluí mi carta como sigue: “Quizá con esta carta usted pueda reconsiderar su postura y comparta la localización del área con un colega científico que, como usted, también está interesado en conservar el lugar de las depredaciones modernas de la sociedad humana. Otra vez, lo felicito por su descubrimiento”

Motivado aún más por la carta del 3 de diciembre de Urquhart, Calvert y yo obtuvimos una copia de un mapa topográfico de 1:1,000,000 (Anon. 1959) que incluía la región de Michoacán de México. Marcamos con un círculo todas las áreas en el mapa que estaban arriba de los 10,000 pies en el área general sugerida por los dos artículos de Urquhart. Una vez hecho esto, y armados con copias del mapa, Calvert acompañado de John Christian, Victoria Foe, y Michael Dennis, partieron de Austin, Texas hacia México el 26 de diciembre 1976. En la víspera de año nuevo, Calvert me llamó por teléfono desde México a mi casa en Amherst, Massachusetts: con la ayuda de un guía local que era el sobrino del presidente municipal del pueblo de Angangueo, Manuel Arriaga Nava, habían localizado la colonia de Sierra Chincua el 30 de diciembre 1976. Ese día, el Mayor Nava le había dado a Calvert una autorización por escrito para visitar el área (copia en archivos de Brower). Según Urquhart y Urquhart (1977c: 3), Brugger había localizado este mismo sitio dos días antes de que Calvert y sus colegas lo encontraran.

Después de que Calvert regresó a Amherst, él, mi técnico Lee Hedrick y yo armamos una segunda expedición y llegamos al sitio de Sierra Chincua aproximadamente a las 15:00 horas el 22 de enero 1977. Resumí nuestras observaciones en la edición de mayo/junio de *Natural History* (Brower 1977a) y después en el *Journal of the Lepidopterists' Society* (Brower et al. 1977). Como lo quiso el destino, nos encontramos con los Urquhart y los Brugger etiquetando mariposas adentro de la colonia. Los Urquhart quedaron perplejos al vernos llegar e inicialmente nos trataron con rudeza, después con hostilidad. Al regresar a Toronto, los Urquhart enviaron una carta a sus investigadores asociados fechada (de acuerdo a Anne Neale, en una carta a Robert Dirig) el 3 de febrero 1977. Esta carta nos acusaba incorrectamente de habernos comportado inapropiadamente en el área de hibernación, y lo que generó correspondencia virulenta de algunos asociados de Urquhart (incluyendo una carta al por entonces, Presidente del Amherst College, John Ward).

Bayard Webster, un escritor de ciencia del *New York Times*, conocía todo el problema, y asistió al banquete anual de la Sociedad Xerces en la ciudad de Nueva York el 30 de abril 1977, ofrecido por Joan De Wind. Después de mi charla en la que mostré transparencias, Webster y yo discutimos los alegatos y le informé de mi artículo que estaba a punto de publicarse en *Natural History* (apareció en junio de 1977). Posteriormente, le proporcioné varias de mis publicaciones, una copia de las notas de campo que había tomado en Sierra Chincua, y copias de casi toda la correspondencia que mencioné. Webster escribió acerca de mi artículo de *Natural History* en el *New York Times* el 29 mayo 1977, menospreciando la hostilidad que existía, afirmando que mi artículo había “llamado la atención acerca de una rivalidad que se venía fraguando entre dos científicos internacionalmente conocidos.”

Desafortunadamente, el índice del *New York Times* de 1977 lo exageró: “Profesores son grandes rivales en la larga búsqueda del hábitat de una especie” (Anon. 1977d: 199-200). Los aspectos negativos fueron exagerados por Richard Barthelemy (1978), quien había descubierto el sitio de Sierra Chincua independientemente en marzo de 1977 (Barthelemy 1977; después Barthelemy se unió a nuestras expediciones a Sierra Chincua y nos volvimos buenos amigos antes de que muriera de cáncer en 1988). A principios de junio, la prensa mundial tuvo mucho éxito en convertir la “rivalidad” en una enorme conflagración (ver por ejemplo: Anon. 1977a-c, Michelmore 1977, Hough 1977, Saenger 1977). Entre las afirmaciones periodísticas más desproporcionadas eran las de Peter Wood (1977: 56) en *Nature Science Annual*: “La disputa podría ser resuelta por el gobierno mexicano, quien ahora está considerando dejar esta área como un santuario, a salvo de los pleitos entre biólogos y otros peligros ecológicos”. Esto fue publicado después de que me entrevistaron telefónicamente, y dejando de lado mis objeciones al borrador (carta de Charlie Clark a LPB, 24 de junio 1977; carta LPB a C.Clark, 13 de julio 1977).

En septiembre de 1977, los Urquhart enviaron una carta y un “reporte especial” mimeografiado de ocho páginas a sus investigadores asociados (Urquhart y Urquhart 1977c). El documento atacaba el artículo de *Natural History* y nos acusaba falsamente de haber seguido a los Brugger al sitio, y de haber comenzado una fogata debajo de las mariposas “para separar a las monarcas de los árboles donde estaban perchadas con el fin de obtener materiales para hacer tomas fotográficas más dramáticas...” Calvert, Hedrick y yo escribimos a Urquhart el 28 de septiembre 1977 explicando en detalle como habíamos encontrado el área de hibernación de Chincua, diciéndole que sentíamos que había interpretado mal nuestras actividades de investigación. Los Urquhart nunca respondieron a esta carta ni a ningún otro intento de los muchos que hubo para tratar de reconciliarnos.

A pesar de la insistencia inicial del Presidente Ward de Amherst, decidí no responder por escrito a las acusaciones de Urquhart. Visto en perspectiva, esto fue un error, porque los alegatos que no refuté polarizaron a la comunidad de gente interesada en las monarcas —el mismo grupo de personas, que, si hubieran conformado un frente unido, podrían haber sido más efectivas en promover la conservación de las áreas de hibernación.

Los bosques de oyamel en México y la hibernación de las monarcas

Después de nuestra expedición de enero 1977 a Sierra Chincua, Calvert se unió a mi equipo de investigación en Amherst College y posteriormente guió varias expediciones para determinar el grado de hibernación de las monarcas en México. Calvert se unió a Javier de la Maza, un miembro de la Sociedad Mexicana de Lepidopterólogos, y ellos y otros llevaron a cabo extensas búsquedas por el centro, oriente y sur de México (de la Maza *et al.* 1977, de la Maza y Calvert 1993). Para 1986 habían localizado un total de aproximadamente 30 colonias de hibernación en nueve macizos montañosos separados, todas entre 70 y 170 km al occidente de la ciudad de México, en los estados de México y Michoacán (Calvert y Brower 1986, de la Maza y Calvert 1993). Su trabajo confirmó que el fenómeno de hibernación se halla íntimamente asociado a los bosques de oyamel, *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl y Cham. (Pinaceae) (ver Brower 1985, Calvert *et al.* 1989, Brower y Malcom 1991, Snook 1993a, Nuñez y García 1993, ver también Urquhart y Urquhart 1978a, 1978b, 1980, y Anon. 1981).

Todos los sitios conocidos por nosotros se presentan en una pequeña área del Eje Neovolcánico Transversal, una zona de 50 a 100 km de ancho de montañas volcánicas y valles que se extiende 800 km a través de México entre las latitudes 19°N y 20°N. Esta es una región escabrosa, bella y topográficamente compleja con un promedio de 2,500 m de altitud. Contiene cientos de conos volcánicos que se proyectan hacia fértiles valles altos, e incluye 13 de los picos más altos en México, tres de los cuales exceden los 3,650 m (Moore 1945, Goldman y Moore 1946, Raisz 1964, Arbingast *et al.* 1975). Según Thayer (1916), Garfias y Chapin (1949) y Duellman (1965), el Eje Neovolcánico Transversal se originó durante dos periodos de volcanismo que explican casi todas las elevaciones, así como los picos volcánicos. El primer periodo de vulcanismo ocurrió durante el Mioceno y afectó a todo México, mientras que el segundo comenzó en el Plioceno y aún está ocurriendo en el Eje Neovolcánico Transversal.

El bosque de oyamel es un ecosistema especializado de altura que se presenta en 13 islas vegetacionales en los picos más altos de México y se localiza en menos del 0.5% del territorio mexicano. Nueve de estas islas montañosas se ubican en el Eje Neovolcánico Transversal, tres en la Sierra Madre Oriental, y una al norte de Baja California (Leopold 1950, 1959, Arbingast *et al.* 1975, Anon. 1981). Como la fisonomía general del bosque de oyamel es parecida a la de los bosques del norte de Canadá, se le llama un ecosistema de bosque boreal. De acuerdo a Rzedowski (1978) y Manzanilla (1974), como se resume en Snook (1993a: 365): "Los bosques de oyamel en México son reliquias de los extensos bosques boreales que avanzaron hacia el sur conforme los climas fríos descendieron en las latitudes tropicales durante los periodos de glaciación. En los 10,000 años desde que los glaciares retrocedieron, estos bosques han sido desplazados por floras templadas y tropicales adaptadas a actuales las condiciones climáticas más cálidas. Ahora únicamente quedan de 40,000 a 50,000 ha. de bosques de abetos en México, distribuidos como islas aisladas en elevaciones que van de los 2,400 a los 3,600m, donde el clima frío excluye a casi todos los otros géneros y permite el dominio del oyamel. Esta área reducida y el patrón de distribución de parches hacen que el bosque de oyamel quizá sea más vulnerable a las presiones de deforestación que

cualquier tipo de bosque en México”. Debajo de la franja de oyamel, abundan varias especies de encinos y pinos, mientras que arriba dominan muchas otras especies de pino hasta donde comienza la nieve (Loock 1950: 32). El bosque de oyamel coincide con la franja de niebla de verano y es húmedo, con musgos y líquenes en el suelo del bosque, y un sotobosque rico en hierbas y arbustos que crecen bajo el bosque en las áreas parcialmente abiertas. En días despejados durante casi todo el invierno, es común observar colibríes alimentándose de flores carmesí. Para obtener una gran cantidad de información nueva acerca de la vegetación asociada con las áreas de hibernación de la Monarca en este ecosistema del bosque de oyamel, véase Snook (1993a) y Nuñez y García (1993). La supervivencia de las monarcas desde noviembre hasta marzo depende del equilibrio entre factores macro y microclimáticos, requiriéndose que el clima sea (1) tan frío como para mantener a las mariposas en un estado de diapausa reproductiva, pero no tan frío como para matarlas; (2) lo suficientemente cálido para mantener la integridad de sus grupos, pero no tan caliente como para resultar una actividad excesiva; y (3) tan húmedo como para prevenir la desecación y los incendios forestales, pero no tan mojado y frío como para imposibilitar toda la actividad (Brower 1985, Masters *et al.* 1988). El microclima de estos bosques de oyamel comparte muchas características con los de pino de Monterey y *Eucalyptus* que se encuentran a nivel del mar a lo largo de la costa de California donde hiberna la población occidental (Leong 1990, Weiss *et al.* 1991).

Contrario a lo esperado, basándonos en el comportamiento de agregación y la sofisticada defensa química de la Monarca (Brower 1985), descubrimos que dos especies de pájaros y una especie de ratón matan hasta un millón de mariposas en las colonias de hibernación (Calvert *et al.* 1979, Fink y Brower 1981, Brower y Calvert 1985, Brower y Fink 1985; Brower *et al.* 1985, 1988, Glendinning y Brower 1990, Arrellano *et al.* 1993). Contamos con la hipótesis que estas altas tasas de depredación se deben al cambio histórico que hubo cuando las larvas comenzaron a alimentarse de *Asclepias syriaca* en lugar de los algodoncillos más tóxicos que se hallan en las planicies. Como se mencionó, este algodoncillo se incrementó a partir del uso del arado en las praderas y la deforestación de los bosques orientales. *Asclepias syriaca* contiene cantidades variables de glucósidos cardíacos eméticos. Las larvas de Monarca que se alimentan sobre él en las áreas silvestres muestran esta baja toxicidad y gradualmente pierden sus venenos conforme envejecen (Alonso-Mejía y Brower 1994). Esto da como resultado que los pájaros y ratones puedan darse verdaderos banquetes con las mariposas.

Como lo resumieron Calvert y Brower (1986, Fig. 1) y de la Maza y Calvert (1993), las áreas de hibernación principales están limitadas a unas cuantas cordilleras de montañas en el centro del Eje Neovolcánico Transversal, traslapando los límites de los estados de Michoacán y México, entre las latitudes que van entre los 19°20' y los 19°45'N y las longitudes entre los 100°10' y los 100°20'W. Dentro de esta pequeña área de aproximadamente 800 km², cinco cordilleras —la Sierra Chincua, Sierra Campanario, Sierra Chivati, Sierra Picacho y el Cerro Pelón— han albergado a una o más colonias hibernando. También existen cuatro áreas de hibernación más pequeñas y menos predecibles también dentro de un radio de 50 km del área principal: Contepec y San Andrés ocurren al Norte, y Las Palomas y Herrada ocurren al sureste, en la pendiente del suroccidente del Volcán Toluca

(Xinantecatl=El Hombre Desnudo, Melgareio 1910; después de las grandes tormentas de nieve y el paso de los frentes fríos, este volcán de 4,558 m de altura es un espectáculo magnífico). De la Maza y Calvert (1993) discuten la débil evidencia que existe en cuanto a la existencia de otras colonias y migraciones al sur de México y en el norte de Guatemala, que quizá resulten de las monarcas migrando a través del Golfo de México, o de Florida hasta Yucatán (ver abajo).

Las zonas de hibernación y el Eje Neovolcánico Transversal

La nomenclatura de la localización geográfica del área de hibernación en las serranías volcánicas de México central ha sido históricamente variable (en parte, debo confesar, como resultado de mis propios artículos). Se cometió un serio error en el artículo original de *National Geographic* el cual se refería cinco veces a la zona como la “Sierra Madre” (Urquhart 1976b, ver también Urquhart y Urquhart 1977a, 1977b). La Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre Occidental (Figs 1A y B), son dos complejos diferentes de montañas que son más antiguas que las sierras volcánicas, las cuales se originaron durante los orogénios de Laramidos (Montañas Rocallosas) y de la Sierra Nevada, respectivamente (ver Arbingast *et al.* 1975 y Garver 1981 para encontrar mapas que muestran las cordilleras principales de México). Aunque después Urquhart corrigió su error, refiriéndose al área como “El Altiplano Neovolcánico de México” (1978b; 1760, 1978c: 134), el tono hollywoodense de “La Sierra Madre” ha sido difícil de eliminar de la literatura popular (Wood 1977, Pyle 1981, Ellis 1984, Shull 1987, Peach 1988, Anon. 1991, Dalrymple y Gottfried 1995).

En mi descripción original del área de hibernación de Sierra Chincua, me referí a su localización como el *Eje Volcánico Trans-México* (Brower 1977a), el cual cambiamos al etimológicamente incorrecto *Eje Trans-Volcánico de México* en Brower *et al.* (1977); después a *Las Sierras Volcánicas de México Central*, *La Sierra Volcánica Transversal* y *La Cordillera Trans-volcánica de México*, todas en Brower (1985); y finalmente, al *Eje Transvolcánico de México Central* en Calvert y Brower (1986). Los nombres de otros autores para la región incluyen *La Cordillera de Anahuac*, rechazada a favor del *La Provincia Volcánica* (Thayer 1916), *La Provincia Biótica Volcánica Transversal* (Moore 1945, Goldman y Moore 1946), *La Sierra de los Volcanes* (Garfias y Chapin 1949), *La Cordillera de la Gran Cruz* (Loock 1950), *La Meseta Neovolcánica* (Raisz 1964), *La Cordillera Volcánica* (Duellman 1965), *La Cordillera Neo-Volcánica* (Arbingast *et al.* 1975), *La Provincia Eje Neovolcánico* (Anon. 1981), *El Eje Neovolcánico Transversal* (de la Maza y Calvert 1993), y *El Eje Transversal Neovolcánico* (Nuñez y García 1993). En honor a la Dra. Leonilla Vásquez García, quien fue una de las primeras científicas mexicanas en visitar el área de hibernación de la Sierra Chincua, propongo que los lepidopterólogos se queden con nombre de *Eje Neovolcánico Transversal*.

Breve historia del deterioro de los bosques de oyamel

Como lo señaló Leopold (1950: 511), la tierra debajo de los bosques de oyamel ha sido usada en forma excesiva por la humanidad desde tiempos prehistóricos: “... la mayor parte de la población mexicana ha vivido en la zona de pino-encino con su

clima sano, templado, bueno para el cultivo del maíz. Como resultado de esto los recursos naturales de las tierras montañosas del sur han sido explotados severamente y en algunas localidades, destruidos”.

Según Looch (1950: 29-32), los bosques originales de *Abies religiosa* estaban compuestos por árboles de casi 2 m de diámetro y 50 m de altura, árboles mucho más grandes de los que hemos observado en todas las áreas de hibernación actuales. Es probable que cuando estos bosques estaban menos perturbados por la actividad humana, las monarcas hibernaban en una porción más amplia dentro del Eje Neovolcánico Transversal. En 1984, Monarca A.C., un organismo de conservación no-gubernamental apoyado en gran medida por el World Wildlife Fund (Fondo Mundial para la Naturaleza) (Ogarrio 1993, Gottfried 1993, Monasterio 1993, Camus 1993) patrocinó una extensa búsqueda de más de 60 bosques de oyamel a través de todo el Eje Neovolcánico Transversal. Se encontraron más de 60 áreas de hibernación potenciales se encontraron “localizadas en áreas donde la tala comercial intensa ha dado como resultado la destrucción de mucha de la vegetación original” (De la Maza y Calvert 1993: 296). Existe documentación detallada acerca de las actuales presiones sobre el bosque de oyamel, así como sugerencias para manejarlas en Snook (1993a).

La madera está siendo talada dentro de las áreas de hibernación actuales y en las zonas adyacentes a la misma por los habitantes locales para construir sus casas y chozas, para calentarse y para cocinar; la tala comercial, tanto legal como ilegal se lleva a cabo en gran escala, aparentemente en tasas que crecen cada vez más y que sirven para alimentar una industria del carbón.

El decreto emitido por el Presidente Miguel de la Madrid en octubre 1986 (de Castro 1993) que, supuestamente, protegía a cinco de las nueve áreas de hibernación conocidas ha sido violado en casi todas las áreas. La Sierra Chivati fue talada en su totalidad en el mismo año en que se emitió el decreto. La corta de madera ahora está enfocada en las llamadas zonas de amortiguamiento alrededor de casi todas las zonas núcleo de las colonias (Brower 1987, Calvert *et al.* 1989, Stevens 1990, Homero Aridjis en Nusser 1992, de Castro 1993, de Castilla 1993, Snook 1993a, Brower, Calvert y Alonso M., observaciones actuales hasta enero de 1995).

Es posible que estas grandes perturbaciones desorienten a las generaciones actuales de migrantes otoñales, lo que podría explicar las áreas de agrupaciones temporales y los enigmáticos movimientos migratorios reportados por de la Maza *et al.* (1977). También tengo la inquietante impresión, con base en mis observaciones de la remigración primaveral al norte de Florida central desde 1981, que durante las primaveras de 1994 y 1995 las monarcas abandonaron las áreas de hibernación anormalmente temprano.

La hibernación de la mariposa Monarca en México se encuentra claramente amenazada (ver más adelante). Las afirmaciones actuales en la prensa de que los números de monarcas que hibernan son “normales” en México (Marriott 1995) no consideran que las áreas circundantes, que no pueden visitar los turistas, pueden estarse colapsando. Probablemente las mariposas despojadas están agrupándose en las pocas áreas protegidas que quedan, creando una falsa impresión con respecto al número total que en realidad hiberna allí.

Recolonización primaveral de los territorios de apareamiento oriental

El *modus operandi* de la remigración primaveral de la población oriental fue debatido vigorosamente en el siglo XIX. Las observaciones hechas por Edwards (1878) en West Virginia lo llevaron a sugerir que los individuos hibernantes producen una sucesión de generaciones que se mueven al norte durante la primavera y el verano, mientras que Scudder (1881) especuló que los sobrevivientes invernales individuales se mueven hacia el norte y recolonizan toda la extensión de apareamiento. Los resúmenes del programa de marcaje de Urquhart (1969, 1965a, 1966a) no resolvieron el asunto (Roer 1967: 197), y para principios de 1973 Urquhart (1973b) propuso que las migrantes otoñales mismas probablemente no regresaban del sur, sino que lo hacían sus descendientes.

El descubrimiento de las áreas de hibernación en México efectivamente eliminó la hipótesis de que una generación fresca de monarcas vuelve a invadir los Estados Unidos cada primavera y motivó a mi grupo de investigadores a estudiar la remigración primaveral (Brower 1985, Malcom *et al.* 1993, Brower 1993). Formalizamos las dos alternativas del siglo XIX como: (1) La “hipótesis de una sola barrida” modificada a partir del trabajo de Scudder, en donde las sobrevivientes invernales de México vuelan al sur de Estados Unidos, ovipositan en las *Asclepias* que recién emergen, y continúa volando hacia el norte hasta llegar al sur de Canadá haciéndolo igual a lo largo del camino; y (2) La “hipótesis de las crías sucesivas” modificada a partir de la propuesta de Edwards, en donde las sobrevivientes invernales vuelan a la costa del Golfo donde ovipositan ampliamente en los algodoncillos, y luego mueren. Una nueva generación primaveral nacida en el sur, continúa la migración al norte hasta llegar al sur de Canadá, poniendo huevos a lo largo del camino.

La partida de las monarcas de las áreas de hibernación en México ocurre hacia finales de marzo y principios de abril (Brower 1985, Calvert y Brower 1986). Este periodo es consistente con un reporte anterior de la remigración primaveral en México oriental. El 22 de marzo de 1962 mientras manejaba por la pendiente este de la Sierra Madre Oriental en México, Heitzman (1962) encontró un gran número de monarcas volando hacia el norte a través de ciudad Mante, en el estado de Tamaulipas. Las mariposas tomaban néctar de las flores a lo largo del camino y se observaron grupos perchados desde las 14:30 hr.

Malcom, Cockrell y Brower (1993) determinaron que persiste la hipótesis de las crías sucesivas de Edwards, al comparar las huellas de glucósidos cardíacos en cuatro grupos de monarcas: (1) las migrantes otoñales de la generación de verano anterior, las cuales predijimos se habían alimentado con *Asclepias syriaca*; (2) las recolectadas en sus áreas de hibernación en México; (3) las monarcas que habían volado de regreso desde México en abril a los estados de la costa del Golfo como Texas, Louisiana, Mississippi, Alabama y Florida; y, de manera crucial, (4) las monarcas recolectadas a principios de junio a lo largo de los estados del norte, desde Massachusetts a través de Wisconsin hasta Dakota del Norte. Encontramos que más del 80% de cientos de migrantes otoñales que habían hibernado y regresaban por la costa seguían el mismo patrón: se habían alimentado de *A. syriaca*. En contraste, únicamente el 6% de 629 mariposas recolectadas a lo largo de la franja norteña en junio tenían el patrón de *A. syriaca* y el 90% tenía huellas

provenientes de algodoncillos sureños, incluyendo *A. viridis* y *A. humistrata*. Estos datos indican que la mayoría de las migrantes que regresan de México colocan sus huevos en las especies de algodoncillo del sur y luego mueren. Sus hijas, marcadas con las distintivas huellas de *A. viridis* o *A. humistrata* continúan la migración hacia los estados del norte. Por lo tanto, la perspicacia de Edwards en 1881 fue comprobada como casi correcta: las monarcas recolonizan el oriente norteamericano cada primavera por la remigración sucesiva de crías (fig 1B).

Digo *casi* porque los datos fragmentarios que aparecen en la literatura antigua me han llevado a creer que la hipótesis de la remigración en una sola barrida de Scudder no debe ser descartada completamente. Shannon (1915) reportó haber visto monarcas viejas, gastadas en Long Island, New York en junio, y después (1954) reportó varias mariposas gastadas y cansadas de ambos sexos en Port Montmouth, New Jersey el 12 de mayo de 1916. Si estas mariposas eran de la nueva generación primaveral producida en los estados del golfo, deberían haberse visto más frescas, como casi todas las monarcas recolectadas en la región de los Grandes Lagos a principios de junio, como informamos en Malcom, Cockrell y Brower (1993).

Dos de las observaciones iniciales acerca del comportamiento de enjambre (reportado en Riley 1871:151) añaden credibilidad a la hipótesis de la barrida única. La primera fue la observación de Stroop de aproximadamente 30 individuos el 31 de marzo de 1870 cerca de Dallas, Texas (ver también Stroop y Riley 1870). La segunda fue hecha el mismo verano en Manhattan, Kansas, donde a mediados de abril, Wells vio grandes números de monarcas en un enjambre llegando “rápidamente con un fuerte viento desde el (sic) NO... llenando toda la atmósfera alrededor por más de una hora, a veces casi eclipsando la luz”. Riley aceptó ambos reportes sin cuestionarlos y supuso dos cosas muy importantes: era muy temprano para que el algodoncillo se hubiera secado tanto en Texas como en Kansas, y los “enjambres” en ambas zonas se estaban moviendo hacia el sur. Tutt (1900: 209) cuestionaba la dirección del vuelo de las mariposas de Kansas diciendo: “seguramente en esta época del año el vuelo debía haber ido en dirección norte-oeste, no viniendo ‘desde’ el norte-oeste”. Más adelante Moffat (1901b: 50) consideró que ambos grupos, en realidad, migraban hacia el norte en la primavera, interpretando la dirección, al parecer incorrecta, como una consecuencia de que los enjambres eran conducidos por un viento demasiado fuerte como para volar en su contra. Basaba esta deducción en haber observado personalmente a monarcas individuales llevadas en un ventarrón.

Actualmente sabemos que los algodoncillos se habían terminado en estas fechas en Texas y Louisiana (Lynch y Martin 1993, Malcom *et al.* 1993, Riley 193) y que para mediados de abril quizá habrían brotes iniciales en Kansas (Orley Taylor, comunicación personal 1995). Pienso que muy probablemente hubo una gran migración de monarcas regresando a Texas desde México en la primavera de 1870, y que algunas de las mariposas fueron llevadas hacia el norte por el viento justo cuando los algodoncillos estaban brotando en Kansas. Si los descendientes de estas migrantes iniciales sobrevivieron, entonces sería también indicio de una sola barrida.

Otros reportes adicionales de migraciones de regreso a principios de la primavera en el norte también apoyaban la hipótesis de la barrida única: durante 1889 en el

Red River Valley de Minnesota, las monarcas llegaron tan temprano como el 2 de mayo (Lugger 1990); un flujo más o menos constante pasó al norte o al noroeste a lo largo de Virginia Beach, Virginia desde el 18-30 de abril 1906 (Jones, en Clark 1941); y una gran bandada de cientos de lo que parecían monarcas fueron vistas volando hacia el norte sobre Oklahoma el 9 de marzo 1928 (Cleveland, en Clark 1941).

Pronóstico que la investigación futura establecerá que la hipótesis de la recolonización por crías sucesivas es la estrategia principal utilizada por la Monarca, pero que algunos individuos sí logran una recolonización de barrida única al norte. Muchas de estas últimas quizá se adelantan a la ola expansiva de germinación de los algodoncillos en el norte, y mueren por congelamiento. Por otro lado, si sobreviven hasta que los algodoncillos han brotado, pueden obtener una ventaja temporal sustancial. Ambas estrategias pueden contribuir a establecer muchas colonias de apareamiento a través de la creciente distribución primaveral de la Monarca. Es necesario hacer estudios cuantitativos a largo plazo que monitoreen los tiempos y magnitudes de los movimientos primaverales de las monarcas a través de áreas clave, para lograr una comprensión completa de la remigración primaveral (ver Fales 1977, 1984).

¿Cuántas generaciones existen en las zonas de apareamiento?

El número de posturas de monarcas producidas en las diversas latitudes fue debatido vigorosamente en el siglo XIX. Edwards (1876a, 1876b, 1878, 1881, 1888), Morton (1888) y Marsh (1888) proporcionaron evidencias sólidas para apoyar la existencia de posturas múltiples desde Virginia Occidental hasta el sur de Canadá, mientras que Scudder (Scudder y Gulick 1875, Scudder 1881, 1889: 741-742) argumentaba tercamente que existía una postura única a lo largo de la zona donde se localizaban las monarcas (ver Tutt 1900: 183-184). Riley (1878a, 1878b) creía que había tres o más generaciones en el sur, pero sólo una hacia Canadá (ver también Riley 1880b, 1890). Es curioso que Scudder no dedujera que eran posibles varias generaciones a partir de los datos de principios del siglo XIX proporcionados por Harris, los cuales Scudder había pasado mucho tiempo ordenando para su publicación (Scudder y Harris 1869). Harris, un bibliotecario frustrado de Harvard, quien había desertado de la profesión médica con la esperanza de dedicarse a la entomología (Evans 1985), produjo los primeros datos acerca de las tasas de desarrollo de las monarcas (Harris 1863, listados en detalle en Scudder y Harris 1869). Si al mínimo de 23 días registrado de Harris para el desarrollo de las larvas y las crisálidas se le agregan cuatro días para el desarrollo del huevo y cuatro días para la maduración hasta llegar a la adultez después de la eclosión, se obtiene un total de 31 días. Con esto, debía haber sido obvio para Scudder que era posible más de una generación primaveral en Nueva Inglaterra.

Moffat (1900a, 1901b, 1902b), que vivió en el sur de Ontario, proporcionó evidencia concreta para comprobar la existencia de más de una cría en el norte, pero también sugirió una importante alternativa: debido a que quizá hay más de una sola ola de migrantes que regresan del sur, es posible que las generaciones se superpusieran. En su libro *How to know the Butterflies* (1904) John Henry

Comstock, el primer profesor de entomología de la Universidad de Cornell, y su esposa Anna Botsford Comstock aceptaron que existían múltiples crías: “La mariposa madre sigue el avance de la primavera hacia el norte conforme aquélla avanza. Lo hace mientras encuentra algodoncillos brotando [y así sigue] generación tras generación sigue... llegando tan al norte como la Bahía Hudson” (p. 205). Seitz (1924) también apoyó la idea de generaciones múltiples afirmando que existían hasta cuatro cada año.

La idea emergente de una carrera de relevos que involucraba a generaciones sucesivas fue tomada por Ricker (1906: 48) y Julia Rogers (1911), editora de la columna del Club de la Naturaleza de *Country Life En America*. Sin embargo, aparentemente la falta de evidencia definitiva fue la responsable de la vaga descripción de J. A. Comstock (1927: 58-59, 127-130) de la recolonización primaveral (J. A. Comstock, no está relacionado con John Henry Comstock de Cornell sino que fue el Director de Ciencias en el Museo del Condado de Los Angeles y autor del libro *Butterflies of California*; Kendall *et al.* 1977: 83-84). Clark y Clark (1951) otra vez sostuvieron que existe una carrera de relevos y afirmaron que hay de cuatro a seis generaciones de verano en Virginia. Urquhart (1960: 60-62) intentó deducir el número de generaciones a varias latitudes y longitudes así como el grado al que se traslapaban. Basándose en nuevos datos acerca de las tasas de desarrollo (Rawlins y Lederhouse 1981, Zalucki 1982), Cockrell, Malcom, y Brower (1993) calcularon que era posible un máximo de cinco generaciones en la población oriental, que incluyen dos generaciones al sur de E.U. y tres que van hacia Canadá a finales de la primavera y principios del verano. Se necesitan más datos cuantitativos para establecer el número de generaciones y el grado en el que se superponen en la superficie ocupada por las monarcas en el este y oeste de Norteamérica.

Las fluctuaciones en los números de migrantes otoñales

La evidencia anecdótica acumulada acerca de la población oriental para los últimos 125 años indica una variabilidad en la cantidad de monarcas migrando hacia el sur. Por ejemplo, hubo una gran migración en el otoño de 1872 en Cleveland y no se reportaron otras durante los siguientes tres años (Ison, en Anon. 1875). También hubo otra gran migración a través de Hamilton, Ontario, en 1899 que había sido precedida por tres otoños durante los cuales las monarcas fueron comparativamente escasas (Moffat 1900a, 1900b, Bethune 1900: 101). Otras instancias de la variabilidad año con año, o años de cantidades notablemente grandes, fueron reportados por Reed (1869), Scudder y Allen (1869), Saunders (en Riley *et al.* 1875), Lugger (1890), Brooks (1911), Thoms (1911), Stoner (1919), Webster (1892, 1912, 1914, 1915), Hutchings (1923, en Felt 1928:101), Williams (1930, 1938), Clark (1941), Williams *et al.* (1942), Brown (1950), Ferguson (1955), Urquhart (1960, 1974), Hoying (1972), Anon. (1973), Sullivan (1973), Brewer (1974), Jackson (1974) y Yeager (1974).

Por lo tanto, contamos con literatura sustancial pero anecdótica de que las cantidades de mariposas en la migración otoñal de la población oriental fluctúan desde enormes hasta escasas, sin entender por qué ocurre esto. La reconstrucción de al menos una imagen burda de las fluctuaciones a partir de los

años ochenta posiblemente podría lograrse organizando sistemáticamente la información proveniente de los registros de la literatura (incluyendo los resúmenes anuales de las temporadas de campo en las *News of the Lepidopterists' Society*, juntando información de periódicos locales, buscando registros no publicados de varios parques estatales y santuarios de vida silvestre, entrevistando a naturalistas que mantienen registros precisos, y computarizando los extensos archivos de Urquhart.

Urquhart (1960: 69) había interpretado los datos disponibles como indicadores de un ciclo de seis a siete años, el cual inicialmente atribuyó al clima, y después a un virus (1966b: 1970, ver también Sullivan 1973), otros autores sugirieron que podría haber sido una bacteria (Anon 1971). Urquhart (1987: 95) concluyó recientemente que “no hay un verdadero ciclo, más bien la fluctuación en la población es irregular, y los periodos de escasez y abundancia ocurren en cualquier año”. Atribuyó de manera vaga las fluctuaciones a la interacción dinámica de la Monarca con las temperaturas del verano, las tormentas y el aumento y disminución de la resistencia al virus poliédrico.

Mis estudios de campo en el área de apareamiento oriental durante los últimos 38 años y en las áreas de hibernación en México en los últimos 17 años me llevan a concluir que las monarcas no están sujetas, con frecuencia, a graves enfermedades y parasitismo en las poblaciones silvestres. Mi hipótesis señala que esto se debe a que el movimiento migratorio casi continuo de las mariposas adultas desde marzo hasta octubre les permite escapar de la acumulación de patógenos virales y bacterianos y de himenópteros y dípteros parasitoides. Sin embargo, existe un protozooario patógeno severo en la población de California que actualmente puede estar diezmando las colonias (Brower *et al.* 1995).

Propongo que los años de migraciones otoñales pequeñas son principalmente una consecuencia de la mortalidad provocada por las tormentas en las áreas mexicanas el invierno anterior, seguidas por clima nublado, húmedo y frío durante el apareamiento de primavera y verano en E.U. y Canadá. Desde la temporada de hibernación 1976-1977 en México, hemos sido testigos de dos sistemas de tormentas invernales que provocaron una mortalidad severa. Durante la temporada 1980-1981, aproximadamente 42% de las monarcas murieron en la colonia de Sierra Chincua durante un periodo con nieve, lluvia y temperaturas muy bajas (Calvert *et al.* 1983, Calvert y Brower 1986). En febrero 1992, el clima lluvioso prolongado durante enero y febrero fue seguido de una helada severa que mató a más del 80% de las mariposas en el área de hibernación de Herrada (Brower en Culotta 1992, Brower *et al.* datos sin publicar).

Las variaciones en la temperatura, la cobertura nubosa y la precipitación a lo largo de la zona de apareamiento de las monarcas afecta tanto al algodoncillo como a las fuentes de néctar. El clima, por lo tanto, es probablemente el factor principal que determina tanto el éxito del apareamiento en cada generación como el número de generaciones que se producen. Si las heladas severas en las áreas de hibernación mexicanas fueran seguidas por un clima húmedo y frío en las regiones de apareamiento de primavera y verano, entonces mi predicción sería que habrían menos y más pequeñas generaciones y una migración otoñal reducida. Los veranos secos y calurosos también serían perjudiciales. Si, por el otro lado, un invierno templado en México fuese seguido por un clima cálido y despejado a lo

largo de E.U. oriental y en el sur de Canadá, con la suficiente lluvia como para optimizar el crecimiento del algodoncillo y las fuentes de néctar, la predicción sería una migración otoñal grande.

Correlacionar la variación pasada y futura en la abundancia de las migrantes otoñales con datos climáticos históricos, sería, sin duda, informativo. Las estimaciones estandarizadas y cuantitativas, tanto de los tamaños de las colonias en México como de las cantidades de mariposas que migran en primavera y otoño son muy necesarias para monitorear el impacto de los humanos en los hábitat de apareamiento e hibernación, como lo discutiremos a continuación.

Para los próximos años, pronostico que el tamaño de la migración otoñal de las monarcas disminuirá debido al incremento en el uso de herbicidas en Norteamérica (Lever 1990). Estos químicos matan tanto el algodoncillo del cual se alimentan las larvas, como otras plantas que sirven como fuentes de néctar durante el ciclo anual de la Monarca. En E.U., durante 1993 se gastaron aproximadamente 4.6 billones de dólares en 620 millones de libras de herbicidas, y su aplicación excedió el uso combinado de todos los demás pesticidas, incluyendo insecticidas, fungicidas y otros biocidas sin denominación (Aspelin 1994). El objetivo de utilizar herbicidas (ahora rociados por más de un millón de “aplicadores certificados”) es matar todas las plantas que compiten en las millones de hectáreas de tierras de cultivo.

La migración aberrante de la costa oriental

Antes de anunciar el descubrimiento de las áreas de hibernación (Urquhart 1976b, Urquhart y Urquhart 1976c), Urquhart y Urquhart (1976b) había propuesto que la migración otoñal a lo largo de la costa oriental de los Estados Unidos era una “aberración”. Con esto querían decir que la migración estaba fuera del camino de la ruta suroccidental directa hacia México. Mientras esta hipótesis parece haberse cristalizado como resultado del descubrimiento en México, ellos lo atribuían a las recuperaciones de mariposas etiquetadas, observaciones personales, y los reportes de sus colaboradores.

De acuerdo a la hipótesis inicial (Urquhart y Urquhart 1976b), hay sólo una migración muy escasa a través de Florida, en gran parte de la sección occidental de la península. Desarrollando más la idea, Urquhart y Urquhart (1976d, Fig. 3) presentaron un mapa mostrando dos rutas migratorias otoñales para la población oriental completa. La ruta tomada por la mayoría de las monarcas producidas en la región de los Grandes Lagos está orientada hacia el suroccidente a las áreas de hibernación mexicanas (ver también los nuevos datos direccionales en Schmidt-Koenig 1985, 1993). Se planteaba de forma hipotética que la segunda ruta, la cual ahora llamaban “la ruta de migración de la población aberrante” era un subgrupo de estas mariposas que volaban hacia el sur sobre los Apalaches hacia Florida, y de ahí a Cuba, Yucatán y Guatemala. En su siguiente publicación, los Urquhart volvieron a dibujar su mapa de 1976b (ver fig. 2, p. 1586 en Urquhart y Urquhart 1977a) para incluir el componente de monarcas en las Grandes Planicies occidentales volando hacia el sureste para unirse al grupo principal que migra a México.

Dos años después Urquhart y Urquhart (1979b, ver también Urquhart, 1987: 138-143) publicaron un nuevo conjunto de registros de recapturas y desarrollaron cuidadosamente dicha hipótesis. Proponían que los fuertes vientos del occidente durante la migración otoñal, empujaban a muchas monarcas fuera de su curso suroccidental principal y las llevaban hacia el este a la costa del Atlántico (ver también Gibo, 1986: 178). Es probable que casi todas estas monarcas recuperan su orientación de vuelo suroccidental y ocasionalmente vuelen por Texas hasta México. El resto de las mariposas, sin embargo, se acumulan a lo largo de la costa oriental y quizá luego ejecuten tres posibles “migraciones aberrantes” en mar abierto. Mientras que los datos de recaptura de los Urquhart apoyaban débilmente su hipótesis, creo que tenían razón al postular estos tres movimientos. Sin embargo, yo afirmo que lo que ellos llamaron “migraciones aberrantes” deberían llamarse “rutas de dispersión oriental” por razones que luego se volverán claras. Las tres rutas de dispersión de los Urquhart son las siguientes:

Ruta de dispersión oriental 1: De Florida a Yucatán y Centroamérica. Se piensa que estas mariposas vuelan a lo largo de la costa del Atlántico hacia el sur a la Península de Florida y los Cayos, atravesando aproximadamente 50 km de océano abierto hasta llegar al noroeste de Cuba, y luego al suroccidente, atravesando el canal de 200 km hasta la península de Yucatán en México. Además de la evidencia proporcionada por una sola recaptura en Cuba, (fig. 2 en Urquhart y Urquhart 1978a), Urquhart y Urquhart (1979b, 1979c) y Urquhart (1987: 138-143) apoyaron su idea afirmando que (1) habían observado monarcas volando hacia Yucatán con un fuerte viento costero durante octubre de 1978, (2) grupos nocturnos perchados fueron vistos en Cuba, y (3) su asistente del campo había hecho numerosas observaciones de grupos nocturnos perchados en Yucatán oriental. Los Urquhart afirmaban que estas monarcas continúan volando hacia el occidente a través de la Península de Yucatán hacia áreas de hibernación hipotéticas en Guatemala u Honduras.

De la Maza y Calvert (1993) citaron una posible evidencia directa de una migración hacia el sur durante noviembre de 1985 a lo largo de la costa oriental del estado de Quintana Roo, cerca de Yucatán. El razonamiento deductivo que apoya la hipótesis se encuentra en el análisis de Baker (1978: 424) de los datos acerca de velocidad de vuelo de Urquhart (1960) los cuales daban una distancia de vuelo máxima de 130 km para monarcas individuales durante el día. Suponiendo que las ayudase un viento moderado, las distancias son tan cortas como para brincar de los Cayos de Florida a Cuba y hacia Yucatán, una posibilidad viable. Que el viento sea una posible ayuda es apoyado por observaciones de monarcas deslizándose con los frentes fríos a varios cientos de metros por encima del suelo durante la migración otoñal en Minnesota (Luggar 1890), durante octubre en Arkansas (Merrill, en Williams *et al.* 1942: 166), y el 9 de octubre, 1994 en Texas central (Brower *et al.* datos no publicados).

La evidencia biogeográfica también puede apoyar esta ruta de dispersión. La más pálida *Danaus plexippus plexippus* de Norteamérica muestra intergradación clinal en el sur de México y en Centroamérica con la más oscura *Danaus plexippus megalippe* (Hübner) del norte de Sudamérica. La intergradación podrían resultar de la invasión de las monarcas del norte hacia el occidente a través de Yucatán y Guatemala, seguidas por entrecruzamiento con *megalippe* (ver Goldman y Salvin

1879-1901, Clark 1941, Williams *et al.* 1942:158-159, Figs 18A-C). Sin embargo, un desplazamiento hacia el sur desde las áreas de hibernación mexicanas en el otoño, o la dispersión hacia el sur desde las áreas de hibernación en la primavera, podría tener el mismo efecto. Es necesario hacer más investigaciones para resolver este asunto.

Ruta de dispersión oriental 2: Del Atlántico a las Bermudas. Aunque el grupo de islas Bermudas está a 1,040 km de distancia del cabo Hatteras, la literatura antigua apoya la existencia de una ruta de dispersión oriental sobre el océano Atlántico hasta las Bermudas. Las monarcas fueron registradas por primera vez en las Bermudas en noviembre de 1847, y para 1859 eran comunes y se apareaban durante el año (Hurdis, en Jones 1859, Hurdis y Hurdis 1897, Tutt 1900: 237, Verrill 1902: 763). Como no había asclepias nativas en estas islas, las monarcas no pudieron haberse establecido antes de la introducción de *Asclepias curassavica* L. o *A. physocarpa* Schlechter (Asclepiadaceae) (Hillburn 1989, Ferguson *et al.* 1991).

Los individuos migrantes, que se piensa viajan hacia el oriente con los frentes fríos o huracanes, llegan a las Bermudas desde la tierra firme en septiembre y octubre. Por ejemplo, el 4 de septiembre de 1970 miles de monarcas fueron reportadas llegando desde el océano y agrupándose en “pinos” (*Casuarina equisetifolia* L. Casuarinaceae) importados de Australia (Ferguson *et al.* 1993). La llegada de otras especies de mariposas a esta región apoya la hipótesis de que las mariposas son llevadas por el viento: Jones (en Scudder 1876) había notado grandes cantidades de *Terias lisa* (Pieridae) llegando repentinamente a las Bermudas en 1875 y atribuía su llegada a que habían sido atrapadas por los vientos en un periodo de gran perturbación atmosférica, y arremolinadas sobre el mar de esta isla” (p. 395).

Otra evidencia que apoya la dispersión a las Bermudas fue presentada por Urquhart (1976a): Sabo reportó desde una expedición oceanográfica que había visto más de mil monarcas volando sobre el Atlántico cerca de estas islas durante un periodo de ocho días en septiembre de 1973. Una observación anterior en altamar, asociada a un huracán, fue hecha en septiembre de 1944 por Varey (citado en Urquhart 1987: 140-141): “nos encontramos con un enjambre masivo de mariposas monarcas... yo recuerdo haberme parado en la cubierta mirando esta masa de pintorescas criaturas revoloteando alrededor del barco”. Este encuentro ocurrió inmediatamente después de que el barco partió hacia el occidente a través de la orilla oriental del huracán, como a 1,600 km al oriente de New York. Antes, Brewer (1967: 167) había documentado el aterrizaje de grandes cantidades de monarcas en un buque guardacosta en el Océano Atlántico en el otoño de 1941; dichas mariposas probablemente fueron llevadas por un huracán sobre el Océano Atlántico.

La ruta de dispersión oriental hacia las Bermudas, por lo tanto, se apoya en observaciones directas de monarcas volando sobre el mar, por testigos de sus llegadas, y por las poblaciones reproductivas que se establecieron ahí hace más de un siglo. Sin embargo, la dispersión hacia las islas a través del océano no podía haber sido un comportamiento con valor adaptativo antes de la introducción del algodoncillo. Por lo tanto, las monarcas que migran a lugares como las Bermudas podrían haber muerto sin salida a menos que pudieran regresar a la

tierra firme. A la fecha, no hay evidencia de una migración de regreso a E.U. desde dicha zona, Cuba, o cualquier otro destino marginal en el sur de las migrantes otoñales dispersas.

Ruta de dispersión oriental 3. Un subconjunto de monarcas que son llevadas por el viento hacia las Bermudas, constituye el tercer grupo hipotético de los Urquhart. Los autores postulan (apoyados por datos mínimos en Urquhart y Urquhart 1978a, fig. 2, p. 614) y Urquhart 1987: 142-143) que estas monarcas de alguna manera recuperan su orientación hacia el sur y pasan a través de las Bahamas y las Antillas a Centro o Sudamérica, para hibernar finalmente en las montañas de Guatemala, Colombia o Venezuela.

Síntesis: (a) Las dispersiones transocénicas. Para poder aceptar estas tres rutas de dispersión transocénica como rutas de migración otoñales sería necesario que las monarcas llegaran exitosamente a las áreas de hibernación y luego regresaran la siguiente primavera al sur de E.U., como ahora se ha comprobado con el principal cohorte que hiberna en México (Malcolm *et al.* 1993). Las extensas tierras tropicales a través de las cuales las adultas reproductivamente-reprimidas tendrían que volar durante el periodo de migración de septiembre a noviembre son muy cálidas. Por ejemplo, las temperaturas mensuales promedio de octubre a diciembre en Quintana Roo (al sureste de Yucatán) exceden los 23°C (Snook 1993b). En consecuencia, las gónadas de cualquier mariposa que llegara a tierra firme en Centro o Sudamérica casi con seguridad madurarían rápidamente (Johnson 1963), se aparearía con la población local no-migratoria, se reproduciría, y moriría antes de llegar a las hipotéticas áreas montañosas de hibernación (Brower 1985a: 757). Peter Hubbel (comunicación personal, 1994) un entomólogo que ha coleccionado ampliamente en Guatemala, nunca ha observado agrupaciones en las montañas, y no hay registros sólidos de áreas de hibernación en ninguna de las áreas de Centro o Sudamérica postuladas por los Urquhart (de la Maza y Calvert 1993).

Por lo tanto, concluyo provisionalmente que las rutas de “migración aberrante” de los Urquhart sobre el Océano Atlántico hacia las áreas de hibernación hipotéticas en Centro y Sudamérica son fracasos de la migración otoñal a México. Constituyen, más bien, al igual que las llegadas al azar en las Bermudas, una ruta de emigración y dispersión, existiendo sólo una remota posibilidad de que estas monarcas individuales, o sus crías, puedan completar una remigración primaveral a las tierras de apareamiento en el norte en E.U. o Canadá.

Sin embargo, a los científicos les llevó más de 100 años encontrar las áreas de hibernación mexicanas de Pelón y Chincua, zonas que están a menos de 125 km de la ciudad de México. Rais (1964) se refirió al Altiplano Neovolcánico como el “centro cultural-histórico de México”. La falta de interés por registrar los fenómenos de la historia natural local puede explicar, una ínfima porción de nuestra ignorancia acerca de la existencia de otras áreas de hibernación en Centroamérica, o inclusive en algún otro lugar de México. Por lo tanto, aunque la visión biológica más amplia de la Monarca argumenta en contra de la existencia de otras áreas de hibernación en Centro y Sudamérica, parece valer la pena continuar buscándolas.

Síntesis. (b) Al este de los Apalaches: ¿qué sucede con las migrantes otoñales de la costa del Atlántico y Florida? Al enfocarnos en las rutas de dispersión aberrantes ignoramos la importancia de la migración Monarca hacia el

oriente de los Apalaches. Como vimos anteriormente, la evidencia histórica, de carácter anecdótico, indica una migración otoñal anual predecible a lo largo de la costa del Atlántico con años espectaculares de manera ocasional. Mis colegas y yo hemos iniciado un nuevo programa que está proporcionando una base de datos a largo plazo de la migración otoñal a través de Cape May, New Jersey. Hasta ahora hemos registrado una migración regular a través del área durante cuatro años desde septiembre y octubre (ver Walton 1993, 1994). Esta investigación también determinó que hay una correlación muy alta entre nuestros datos de migración de Cape May y los conteos previos tomados cada año el Día de la Independencia (cuatro de julio) al oriente de las Apalaches durante el periodo de apareamiento de verano de las monarcas (Swengel 1990, Opler y Swengel 1992). Esta correlación sirve para argumentar de manera sólida que es incorrecto considerar la migración a lo largo de la costa oriental de E.U. como aberrante (Walton y Brower 1995).

La pista principal acerca del destino de la migrantes al oriente de los Apalaches es la falta de reportes recurrentes en la literatura acerca de las migraciones hacia el sur a través de la península de Florida (ver arriba las frustrantes búsquedas de poblaciones hibernantes en Florida; ver también Urquhart 1960, 1987: 100-101, 138). Concluyo que: la mayoría de las monarcas que se aparean al oriente de los Apalaches o migran hacia el suroccidente a través de estas montañas, o si migran a lo largo de la costa al sur de Georgia y al norte de Florida, dan vuelta hacia el occidente y vuelan hacia la costa del Golfo. Ocasionalmente estas mariposas se unen a la migración suroccidental principal a México. Aquéllas que son llevadas hacia el Atlántico por los vientos y tormentas occidentales han perdido el control de su destino. Antes de la expansión de los algodoncillos por la actividad humana (ver más adelante), estas mariposas hubieran muerto.

A partir de esto se hace patente la necesidad de investigaciones sistemáticas y cuantitativas acerca de las migraciones otoñales en relación a los patrones climáticos, como se ha hecho con las migraciones de pájaros (Alerstam 1990). La aparición periódica de grandes cantidades de migrantes otoñales en y cerca de Nova Scotia y Newfoundland (Brown 1950, Ferguson 1955, Jackson 1974, Urquhart 1974, Maddox y Cannel 1982), donde no existen algodoncillos nativos, probablemente también sea una muestra de las monarcas que han sido sacadas de su ruta por el viento. Sería interesante buscar registros en periódicos antiguos de los pueblos a lo largo de la costa del Atlántico desde Quebec y Newfoundland hasta Florida, y correlacionar los reportes acerca de las migraciones con los patrones climáticos a través de los años.

Dispersión de larga distancia a través de los océanos Atlántico y Pacífico

Los biólogos del siglo XIX fueron testigos de la rápida expansión de la distribución geográfica de la mariposa Monarca desde Norteamérica a través tanto del océano Atlántico como del Pacífico, a distancias de 5,000 km y más. Según Ackery y Vane-Wright (1984), las primeras observaciones en Europa fueron hechas por Llewelyn (1876). Un “hermoso y fresco espécimen” (p. 108) fue capturado al sur de Gales el 6 de septiembre 1876, el cual Llewelyn y el editor sugirieron podría haber sido transportado como crisálida “o aun... un insecto perfecto” en uno de los

muchos barcos que llegaban desde América al Canal de Bristol. Distant (1877: 94) formalizó la primera hipótesis para explicar estas dispersiones de larga distancia y la colonización de islas: “tenemos bases para considerar que los principales y únicos factores son los vientos, las corrientes [oceánicas], y el hombre y si las dispersiones son migraciones voluntarias o involuntarias”. Distant estaba consciente de las migraciones de pájaros a Inglaterra además de las múltiples observaciones de mariposas de los barcos en el mar, y sugirió que dejarse llevar por las corrientes del viento, aterrizar en barcos, y posiblemente montarse en la vegetación terrestre acarreadas por las corrientes del Golfo eran las maneras que, tal vez, usaban las monarcas para cruzar el Atlántico.

Repasando los vuelos a través del Pacífico, Gulick (en Scudder 1875, y explicado en Scudder 1889:730-731) observó que había monarcas en las Islands Sandwich (=Hawaianas) después de que se había introducido una *Asclepias* (probablemente *A. curassavica*) neotropical. Gulick salió de Hawaii hacia el Pacífico occidental y relató como, accidentalmente, había introducido semillas de *Asclepias* en las Islas Caroline (al NO de Nueva Guinea). Razonó que las semillas de algodoncillo quizá estaban en la tierra que acompañaba un embarque de plantas que había comprado en Hawaii para introducir y cultivar. Para su asombro, aparecieron larvas de monarcas en los algodoncillos jóvenes poco tiempo después (una posibilidad alterna es que la *A. curassavica* ya se había establecido antes de su llegada, ya que debido a sus propiedades ornamentales, este algodoncillo neotropical se diseminó mucho a través de los trópicos del Viejo Mundo y Oceanía, incluyendo Tahiti; Pickering 1879:983). Con los detalles proporcionados por Gulick, Scudder dedujo que las larvas seguramente eran las descendientes de una o más monarcas adultas que habían llegado en el mismo barco. Bowles (1880) reforzó el argumento de Scudder documentando una Monarca que había sido capturada en un barco en el Atlántico a cientos de kilómetros de la costa. Para 1886, Scudder estaba convencido que la dispersión transoceánica de las monarcas era una consecuencia del transporte casual de ejemplares adultos en los barcos comerciales.

En contraste, Walker (1886: 222), al documentar ampliamente la rápida colonización de monarcas en las islas del sur del Pacífico, Australia, y Nueva Zelanda, presentó una hipótesis alterna: tanto las semillas de *A. curassavica* como las monarcas adultas naturalmente habían sido transportadas a las islas por los vientos: “No es... difícil imaginarse uno de las grandes enjambres migratorios de *Anosia plexippus* siendo llevado al mar por el viento desde la costa californiana o mexicana, y viajando con los vientos alisios del NE; el mayor número perece en el camino, pero algunas pocas ... llegaban a las... islas... Yo debo imaginar... las suaves y ligeras semillas de *Asclepias* podrían ser llevadas por los vientos... solas”. Él veía cruzar el “mucho más tormentoso” Atlántico con sus “vientos menos estables” como algo más difícil, y sugería que las monarcas completan el viaje “descansando... en los numerosos buques que constantemente cruzan el Atlántico”. Mientras tanto, Webster (1902: 797) había escrito un repaso general del papel del viento en la dispersión de los insectos y afirmó que “La influencia de los altos vientos en los insectos se ilustra...por el gran número de mariposas que a veces encuentran los barcos en el mar, a largas distancias de la tierra”.

Comstock y Comstock (1904) elaboraron la hipótesis de que los colonizadores transoceánicos habían arribado “o volando, o como cargamento en los buques” (p. 206). Walker (1914) concluyó posteriormente que la dispersión natural por el viento a través de los océanos era más importante que la dispersión provocada por los humanos. Una posibilidad adicional para explicar las dispersiones transpacíficas era la distribución intencional de monarcas por los humanos para controlar las asclepias exóticas que se habían vuelto problemáticas (Scudder y Gulick 1875, Walker 1886: 219). El extenso resumen de Felt (1928) acerca de la dispersión de los insectos con relación a los patrones de viento globales consideró a la Monarca como la candidata principal para la dispersión a través del Pacífico y del Atlántico por las corrientes de viento normales y las tormentas, y minimizó la importancia de los barcos. Williams (1930) estuvo de acuerdo con la hipótesis de la dispersión por el viento, pero también citó una observación adicional (en Barret 1893) de varias monarcas volando sobre la cubierta de un barco a 320-480 km de la costa inglesa. Otra observación de una Monarca en el Atlántico a 97 kms de Portugal fue hecha por Harker (1883), y un siglo después dos monarcas fueron capturadas en la cubierta de un busque oceanográfico en el Golfo de México, a 800 kms de la costa de Florida (Wolf *et al.* 1986). Ford (1945: 160) favoreció la hipótesis del aventón, pero, al igual que Walker, estaba confundido por la llegada simultánea de varias monarcas al sur de Inglaterra durante algunos años, por ejemplo, 38 registros en 1933 (Williams *et al.* 1942: 181) y 12 menciones en 1983 (Bretherton 1984). Haciendo referencia a una observación adicional de migrantes otoñales refugiándose en un pequeño buque en el Lago Ontario durante un fuerte viento, Urquhart (1960: 192-195, 1987: 145) también estaba de acuerdo con la hipótesis del aventón, al igual que Scott (1986: 230).

Desde mi punto de vista, la observación de Sabo (en Urquhart 1976a) de más de mil monarcas volando sobre el Atlántico cerca de las Bermudas, con algunas aterrizando en el buque oceanográfico, da la solución a este añejo debate: la dispersión por el viento y los aventones son explicaciones complementarias, que no compiten, de las dispersiones de largas distancias de las monarcas hacia las islas del Atlántico y del Pacífico, Europa y Australia (Anon. 1871, Miskin 1871, Anon. 1898, Tutt 1902: 318, Owen y Smith 1989). Como las monarcas encuentran fácilmente parches de algodoncillos aislados (Shapiro 1981, Brower 1985a, Malcom y Brower 1987), el establecimiento exitoso de una población reproductiva de mariposas dispersas es virtualmente inevitable si hacen un aterrizaje exitoso donde ya se hallan establecidas una o más especies de algodoncillo exótico. Sin embargo, las pocas dispersas que logran cruzar los océanos durante distancias muy largas para aterrizar en cualquiera de las islas del Atlántico o del Pacífico, Australia, Nueva Zelanda o Europa no tendrán la posibilidad de una migración de regreso a Norteamérica. Concluyo que una combinación de la dispersión por el viento y los aventones en los barcos, es la hipótesis más razonable para explicar la dispersión de las monarcas a través del Atlántico y Pacífico durante el siglo XIX.

La “hipótesis de Colón” y la evolución de la migración de monarcas en Norteamérica

Destilando las ideas acerca de las rápidas colonizaciones transoceánicas, Richard Vane-Wright del Museo Británico de Historia Natural (1986, 1987, 1993) rechazó la hipótesis del aventón y la de dispersión por el viento a favor de su novedosa "hipótesis de Colón". Hay dos partes principales en su hipótesis. Primero, se considera a la temprana deforestación del noreste y el occidente de Norteamérica como la causa del incremento masivo en la biomasa de algodoncillo, el cual provocó que las poblaciones de monarcas crecieran de manera impresionante durante el siglo XIX. En efecto, la 'granada de metralla' de la explosión de monarcas es considerada como la explicación de las rápidas colonizaciones transoceánicas, las cuales estaban prácticamente completas para 1880. Segundo, se considera que el ciclo coordinado actual de migración e hibernación en Norteamérica, incluyendo las grandes agrupaciones de monarcas en México, tiene menos de 200 años.

Existen por lo menos tres supuestos críticos tras la hipótesis de Colón de Vane-Wright: (1) antes de que talaran los bosques americanos, la Monarca aún no había desarrollado sus actuales patrones de migración e hibernación. En sus propias palabras: "...el ciclo anual de migración e hibernación en masa coordinado es un fenómeno muy reciente" (1993: 179); (2) a falta de una orientación suroccidental bien desarrollada, el vasto número de individuos producidos en la nueva oferta de algodoncillo que crece en los bosques aclarados, además de volar hacia el sur, se dispersarían en direcciones oeste y este hacia los océanos, y algunos serían exitosos en colonizar las islas del Pacífico y/o del Atlántico; (3) volar sobre los océanos daría como resultado una enorme mortandad. Como consecuencia, la fuerte selección a lo largo de 200 años hubiese derivado en la rápida evolución de migraciones unidireccionales, en el complejo comportamiento de enjambre y acampamiento que ocurre durante la migración otoñal, y en el comportamiento de hibernación altamente organizado que involucra densas agrupaciones de miles a millones de individuos, como actualmente ocurre en California y México.

La crítica de Malcolm y Zalucki (1993b) de la hipótesis de Colón enfatiza que Vane-Wright supuso otra cosa clave: que la deforestación dio como resultado un incremento neto en la biomasa del algodoncillo en la zona de apareamiento de la Monarca en el norte. Estoy de acuerdo con Vane-Wright en que las monarcas reproductivas probablemente sí se movieron hacia el oriente desde los algodoncillos de las praderas para tomar ventaja de la cada vez más abundante *Asclepias syriaca* que estaba colonizando el recién desaparecido bosque del noreste. Mientras que quizá sí ocurrió un incremento neto en la biomasa del algodoncillo, también es cierto que la biomasa de más de 20 especies de algodoncillos que crecían naturalmente en el casi medio billón de acres de la pradera original también debió de ser enorme (ver arriba, "A finales del siglo XIX ¿se expandió la migración hacia el oriente?").

Una falla importante de la hipótesis de Colón es el supuesto por parte de Vane-Wright de que debido a que los grupos hibernantes de monarcas en California no fueron reportados en la literatura temprana, el complejo comportamiento de migración-agregación-hibernación no evolucionó hasta finales del siglo XIX. Esto probablemente no es así ya que los comportamientos de migración y agregación ocurren no sólo en numerosas especies danaidae en cinco géneros del Viejo Continente (*Euploea*, *Tirumala*, *Ideopsis*, *Parantica*, y *Danaus* (*Salatura*)) (Wang y

Emmel 1990, Scheermeyer 1993), sino también en *Anetia briarea* en la República Dominicana (Ivie *et al.* 1990, Brower *et al.* 1993). Los atributos de comportamiento comunes en estos grupos de especies divergentes de Danainae sugiere que las características del síndrome de migración-agregación son rasgos antiguos de la subfamilia.

Lane (1993) descubrió un reporte antiguo de agrupaciones en el otoño de 1873 en California, posiblemente en Pacific Grove (Anon. 1874, lo que resultó un adelanto frente a la observación de Bush (en Riley y Bush 1881, 1882), y es importante, no para retrasar la fecha del descubrimiento de la hibernación en California, sino porque el reporte había sido pasado por alto por la comunidad científica hasta 1993. Sostengo que la pausa de nueve años entre aquel reporte y el de Bush indica que los residentes de la región de Monterey del siglo XIX conocían hipotéticamente el fenómeno de hibernación pero estaban tan involucrados en sus propias vidas (por ej., Steinbeck 1954:258-262) que o ignoraron los grupos de mariposas o las tomaron por un hecho dado. Shepardson (1939:18) ponderó la misma pregunta y concluyó que "nada más pequeño que un oso hubiese atraído la ...atención de los [primeros habitantes]". La hipótesis de Lucía Shepardson de que los residentes simplemente ignoraron el fenómeno es apoyada por el hecho de que, a pesar de la existencia de numerosas colonias de hibernación cerca de varios planteles de la Universidad de California, se publicaron pocos trabajos de investigación acerca de la biología de las monarcas californianas antes de 1969 (e.g., Kammer 1970).

Desde mi punto de vista, la rápida tasa de evolución (200 años) requerida por la hipótesis de Colón de Vane-Wright para justificar los complejos comportamientos de las monarcas involucrados en las migraciones mexicanas y californianas actuales es imposible. El corto tiempo también estaba contra la postura de Kitching y otros (1993) acerca de la posibilidad de que el clade de las monarcas (es decir del subgénero *Danaus*) evolucionó en Sudamérica durante el Plioceno a partir de las especies del Viejo Continente que había llegado al Nuevo Mundo en una época anterior (ver también Grehan 1991). De acuerdo con esta hipótesis, un progenitor de *Danaus plexippus* cruzó el puente terrestre que se había formado desde América del Sur hasta Centroamérica hacia fines del Plioceno, hace aproximadamente tres millones de años (tiempos de Delcourt y Delcourt 1993: 71). Durante este periodo el ambiente de las Grandes Planicies y las praderas había comenzado a extenderse (Graham 1993: 69), de forma plausible incrementando la capacidad de las mariposas por expandir su área de apareamiento hacia el norte conforme aumentaba la superficie cubierta con algodóncillo (Woodson 1954). Sin embargo, por sus orígenes tropicales, las mariposas tendrían que retroceder hacia el sur cada otoño para evitar congelarse.

Con la llegada del Pleistoceno, los glaciales e interglaciales que alternaban podrían haber causado grandes contracciones y expansiones de las áreas geográficas, tanto de los bosques de oyamel en México como en los algodóncillos al norte de este país, los Estados Unidos y el sur de Canadá. La necesidad de retroceder hacia el sur cada año, junto con los movimientos a largo plazo de la flora en evolución, seguramente fueron poderosas fuerzas selectivas que afectaron la evolución de la biología de la migración de la Monarca actual (ver también Brower 1977a, 1986, Young 1982).

Si este escenario es correcto, la migración actual de la Monarca en Norteamérica pudo haber evolucionado en forma gradual a lo largo de los aproximadamente 1.75 millones de años del Pleistoceno en lugar de hacerlo de forma casi instantánea como se postula en la hipótesis de Colón. tal como concluyeron McNeil *et al.* (1994: 13) en un reciente resumen acerca de la migración de los insectos: “La migración no es un acto al azar de ‘lanzar nuestro destino a los vientos’ sino una secuencia fisiológicamente coordinada de comportamientos, determinada tanto por factores genéticos como ambientales”. La dispersión por el viento combinada con los aventones en los barcos parece ser una hipótesis adecuada para explicar las colonizaciones transoceánicas del siglo XIX. Al menos que surja nueva evidencia contundente, la hipótesis de Colón parecer insostenible.

¿Pueden las monarcas migrar de ida y de regreso a través del Golfo de México?

La evidencia de que las monarcas vuelan a través del Golfo de México es indirecta y débil. Por muchos años entre 1981 y 1993 las monarcas han llegado casi en sincronía a finales de marzo y principios de abril al oriente de Texas, Louisiana (Lynch y Martin 1993, Riley 1993), y al norte de Florida central (Cohen y Brower 1982, Malcom *et al.* 1987, 1993, Zalucki y Brower 1993). Si las migrantes que regresan siguen la costa del Golfo hacia el norte y luego hacia el oriente, deberían llegar a Texas antes que a Florida. Las llegadas casi simultáneas sugieren, pero no comprueban, que un amplio grupo de mariposas podría estar cruzando el mar abierto. Existe evidencia indirecta de una migración otoñal sobre el Golfo en un reporte de grandes cantidades de monarcas volando hacia la costa cerca de Veracruz, México (de la Maza y Calvert 1993).

Se han mencionado observaciones recientes de monarcas y otros insectos aterrizando en torres petroleras en el Golfo de México como evidencia de la migraciones a través del mismo (Baust *et al.* 1981, Wolf *et al.* 1986, Mather 1990). Se han instalado más de 3,000 plataformas de producción de gas y petróleo en el Golfo a diferentes distancias de la costa de Louisiana, y Ross y Behler (1993) y Ross (en Stutz 1993) reportaron monarcas aterrizando en más de 20 plataformas durante marzo y octubre de 1991 y 1992. Se dijo que cientos, si no miles, de mariposas se posaron en por lo menos una plataforma en ambos años. Los autores interpretaron sus observaciones como indicadores de una pista aérea de 145-160 km desde la costa del golfo de E.U.A. hasta Tamaulipas, México como lo había sugerido el mapa hipotético de Mather (1990).

Las conclusiones derivadas de las observaciones de las torres petroleras no consideraron otras alternativas, y reflejan la naturaleza especulativa de mucha de la literatura acerca de las migraciones transoceánicas de las mariposas (e.g. Larse 1993). Por ejemplo, las plataformas petroleras podrían estar sirviendo como islas artificiales que permiten las intercepciones azarosas de las monarcas que han volado, o que han sido desviadas por el viento, fuera del curso terrestre desde y hacia México. Aterrizan en las plataformas petroleras es similar a las diversas observaciones hechas de monarcas aterrizando en barcos en el mar, como ya se discutió.

Como la distancia desde el delta del Mississippi hasta el lugar de aterrizaje sugerido en México, es decir Tampico (Mather 1990), es mayor a 1,000 km, la

migración a través del Golfo de México únicamente podría lograrse si las monarcas (1) no evitan volar sobre el agua, (2) continúan volando en la noche, (3) descansan en la superficie del océano, o (4) explotan las colas de los vientos.

Las monarcas, ¿son renuentes a cruzar grandes extensiones de agua?

Notando los grandes enjambres de monarcas otoñales vistos en New Jersey, Holland (1898: 82-83) afirmó que: “los enjambres que van hacia el sur son detenidos por el océano”. De acuerdo a sus observaciones en Long Island, New York, Shannon (1915, 1916: 229) sostuvo que las migrantes otoñales generalmente seguían la costa en lugar de volar sobre mar abierto. Manteniendo esta posición, después especuló (Shannon 1954: 237) acerca de un grupo que había sido reportado a 24 km del mar: “es probable... que algunas de estas aventureras vuelvan a recuperar la tierra”. Urquhart (1960: 86) y Urquhart y Urquhart (1979c: 44) estaban de acuerdo con la postura de Shannon, afirmando que las monarcas evitan volar a través de los Grandes Lagos, hacia una cabeza de viento y a lo largo de las costas. En contraste, Alexander (en Moffat 1901b:48) reportó haber visto sobre el Lago Erie “por horas atravesando una bandada de *Archippus*” volando hacia el sur. Teale (1954: 59-61) observó, de forma similar, 64 monarcas volando hacia el sur desde Point Pelee las que cruzaban el Lago Erie en un frente de viento durante la migración otoñal. Jackson (1974), reportó el mayor número de monarcas jamás visto en Newfoundland durante septiembre 1973, afirmó que los pescadores también habían detectado monarcas volando sobre sus barcos mientras estaban a tres millas de las costas en mar abierto.

Más adelante, discutiendo la dirección occidental en lugar de la acostumbrada suroccidental de las migrantes otoñales a lo largo de la costa del Golfo de Florida, Urquhart y Urquhart (1980: 722) sostuvieron que “el cambio de dirección hacia el occidente se debe a una aparente antipatía por parte de las migrantes a viajar sobre grandes extensiones de agua donde las masas de tierra distantes están más allá del alcance óptico de las mariposas.... La migrante ocasional volaría sobre el agua sólo para regresar otra vez a la tierra”. Existen tres estudios recientes que apoyan la posición de los Urquhart de que las monarcas individuales que vuelan sobre el Golfo de México tienden a regresar hacia la tierra (Schmidt-Koenig 1985, 1993, Ishii *et al.* 1992).

Las monarcas, ¿vuelan de noche? Si las monarcas pueden volar en la noche o no es un tema controversial. En las únicas observaciones nocturnas publicadas de las que tengo conocimiento, Jennie Brooks (1907: 110) se mantuvo toda la noche despierta observando grupos de monarcas durante su migración otoñal en Lawrence, Kansas: “La noche estaba despejada y no había nada de viento... las mariposas durmieron continuamente, con sus alas dobladas y apretadas una junto a la otra” hasta que los rayos solares se posaron sobre ellas la mañana siguiente, y entonces... “como si las hubiese tocado una varita mágica, la gran colonia... flotó en el viento”. Una descripción menos poética de la inactividad nocturna durante una gran migración otoñal a través de las montañas Blue Ridge de Virginia central en octubre de 1935 fue reportada por Walton (en Clark 1941: 536): “cuando llegó la noche todas descansaban en el lugar donde las alcanzó la oscuridad”

Estas observaciones de una quietud total durante la noche no coinciden con otros reportes. Así, al describir a las monarcas hibernando en California, Inkersley (1911: 283) afirmó “Durante su estancia en Pacific Grove éstas salían diariamente

a un hora temprana, con frecuencia antes de la salida del sol, a recolectar miel... generalmente sin volar hacia su casa hasta después de la puesta del sol". Por su parte, Fulton (1953) al reportar la migración sobre Chicago el 16 de septiembre 1952, sostuvo que las pocas que se quedaban rezagadas continuaban pasando "hasta el anochecer". La evidencia más sorprendente de la actividad nocturna fue la de Merrill (en Williams 1942: 166, Williams 1958: 105) quien reportó ver miles de monarcas a través de un telescopio enfocado hacia la luna en Arkansas el 21 de octubre, 1921. No describió cómo identificó que las mariposas eran monarcas.

Algunos autores han adoptado posiciones firmes acerca del comportamiento nocturno sin presentar evidencia. Por ejemplo, al describir Pacific Grove, Shepardson (1939: 28) dijo: "Un hecho indiscutible es que las mariposas de ninguna manera son nocturnas... no pueden viajar en la obscuridad". Park (1948) también afirmó que las monarcas no vuelan en la noche. Urquhart (1965a: 31) afirmó que las monarcas enjauladas no volaban en la obscuridad y, por lo tanto, concluyó que el vuelo libre en la noche era "improbable". Su posición que descartaba el vuelo nocturno fue, posteriormente, tomada como un hecho, sin experimentos ni observaciones adicionales (Urquhart y Urquhart 1979c, Urquhart 1987: 142, 145, ver también Moffet 1985). En su resumen, Johnson (1969: 538) interpretó la literatura disponible de una manera diferente y afirmó que las monarcas "actúan solas por la noche y también por el día" durante su migración primaveral hacia el norte. Esto a su vez, parece ser la base de la afirmación de Rankin (1978: 11) de que existe el vuelo nocturno durante la remigración primaveral de la Monarca.

Otros autores reiteraron reportes ambiguos que se habían publicado con anterioridad (por ejemplo, Tutt 1900: 69, Williams 1930: 342) y en algunos relatos es imposible determinar si los autores vieron a las monarcas volando por la noche o sólo perchadas (por ejemplo, Pribble, en Scudder 1899). Puede ser que las monarcas que llegan a las agrupaciones sobre los árboles u otra vegetación al atardecer (Lugger 1890, Dernehl 1900, Shannon 1915) se hayan interpretado erróneamente como migrantes nocturnas. Algunos reportes de vuelos durante la noche pueden ser artificios de las monarcas que han sido atraídas por luces brillantes, como faroles, estadios y faros de coches, alejándolas de sus perchas cercanas (por ejemplo, Merriam, en Felt 1928: 101), Heitzman 1962, Shields 1974: 236). Heitzman (1962), Neck (1965), y Kendall y Glick (1972) reportaron que las monarcas y otras mariposas habían sido atraídas a trampas de luz para polillas, y sugirió que estas mariposas habían sido perturbadas de sus perchas por los investigadores, otros insectos o depredadores. Mientras que Ross y Behler (1993) y Ross (en Stutz 1993) reportaron que las monarcas que aterrizaban en las plataformas petroleras en el Golfo de México permanecían ahí durante la noche, Ross (1993: 3) también escribió que "muchas de las migrantes mar adentro continúan volando después de que anochece". Una posible explicación de esta última observación es que las mariposas se habían establecido en las torres petroleras en la tarde y se habían activado por las luces brillantes de las torres después de que oscurecía. El reporte de Kingdon (1932) de un *Pyramaeis cardui* L. (Nymphalidae) volando a media noche alrededor de la luz de un barco a 140 km en el mar pudo haber sido un artificio similar.

Existe un reporte final ambiguo de una Monarca macho tomando néctar en una flor de *Eupatorium* tarde en la noche (Neck 1976b). Es posible que éste podría haber sido una mariposa muerta atrapada por un depredador, como una araña cangrejo (Thomisidae), (por ejemplo, Larsen 1992).

Además de todos los reportes conflictivos, nadie ha intentado descubrir cómo el comportamiento de vuelo de las monarcas al final de la tarde es influenciado por la disminución de la luz y de la temperatura ambiente. Nuestros estudios de termoregulación en México (Masters *et al.* 1988, Calvert y Brower 1992) indican que la repentina sombra debido a una nube puede provocar que las temperaturas corporales de la Monarca desciendan por debajo del umbral de vuelo, incluso en las que están en movimiento. Con esto surge la posibilidad de que las mariposas migratorias puedan ser obligadas a aterrizar temprano los días cuando son atrapadas por frentes fríos. Aún es tema de discusión lo que le sucede a las mariposas migratorias conforme se acerca la noche y la temperatura ambiente permanece alta o sube repentinamente. Más aún, ¿qué papel juega la luz de la luna? Mientras que la evidencia resumida arriba es claramente inconclusa, yo creo que el vuelo de largas distancias de las monarcas en la noche es poco probable. Sin embargo, permanece la posibilidad de que puedan continuar su vuelo en las noches cálidas durante condiciones climáticas favorables.

¿Pueden descansar sobre la superficie del océano? Si las monarcas no pueden volar en la noche, la travesía a través del Golfo de México todavía podría ser posible si las mariposas descendieran sobre la superficie del océano en dicho momento y volaran de nuevo a la mañana siguiente. Aunque este comportamiento fue sugerido por Williams (1930: 342), la evidencia indica que aterrizar en el agua por más de unos cuantos minutos es letal. Las monarcas parecen tener la habilidad de aterrizar en la superficie del agua por periodos cortos. Sabo (en Urquhart 1976a) observó a las monarcas descender sobre la superficie del océano por aproximadamente 20 segundos y luego volar de nuevo. Seitz (1909: 77) había notado un comportamiento similar: “Con frecuencia vi *plexippus* en el mar volando a una altura considerable y observé que podía asentarse en la superficie del agua con sus alas expandidas y levantarse de nuevo en el aire sin dificultad”.

Tutt (1900: 257) argumentó que las mariposas, incluyendo las monarcas, que aterrizan en la superficie del océano se empaparían rápidamente, particularmente si aterrizaban y despegaban en repetidas ocasiones. Uno de los experimentos de Urquhart (1965a) apoyaba esta conclusión: las monarcas que descendían sobre la superficie del agua se empapaban y se volvían incapaces de volar otra vez después de 20 minutos. Otro peligro de volar sobre grandes superficies de agua fue observado frente a la costa de Jamaica durante uno de los viajes de Cristóbal Colón: se dijo que se vieron grandes cantidades de mariposas que perecieron como resultado de una gran tormenta (Riley 1880a).

Numerosos reportes hechos durante las migraciones otoñales indican que las monarcas están en riesgo de quedar atrapadas en el agua. Rogers (1872), Bowles (1880), Moffat (1901b: 48), Beall (1946), Teale (1956: 59) y Brown (1992) reportaron monarcas muertas o moribundas a lo largo de las playas de los Grandes Lagos, y Webster (1914) reportó una mortalidad otoñal similar a lo largo de la costa del Atlántico en Carolina del Sur. Durante la remigración primaveral en abril de 1906, Jones (en Clark 1941: 535) notó muchas monarcas muertas traídas

“por las olas” a lo largo de la costa en Virginia Beach. Se reportó que William Beebe (en Hutchings 1923) observó millones de monarcas ahogadas en el mar. La mortalidad durante la primavera también fue observada a lo largo de la costa del Golfo en Padre Island, Texas el 26 de marzo de 1962 por Heitzman (1962). La cadena de eventos que presuntamente llevó a estas mariposas a ahogarse es desconocida. Las posibles causas para aterrizar sobre el agua incluyen (1) cansancio debido a quedarse sin reservas de energía que proporcionan los lípidos; (2) ser sorprendidas por la oscuridad que avanza; (3) ser enfriadas por debajo del umbral de vuelo al avanzar las temperaturas frías; o (4) ser tiradas del aire por la fuerte lluvia.

Por lo tanto, la evidencia combinada apoya la hipótesis de que las monarcas dispersas o migratorias pueden aterrizar en el agua por cortos periodos de tiempo, pero es poco probable que puedan descansar ahí por más de unos cuantos minutos, y es prácticamente indiscutible que no podrían pasar la noche descansando en cualquier superficie de agua, incluyendo los Grandes Lagos, el Golfo de México, o los océanos Atlántico o Pacífico.

Las monarcas pueden volar a través del Golfo de México llevadas por colas de vientos fuertes. Los vientos a través del Golfo de México aparentemente soplan hacia el sur en el otoño y hacia el norte en la primavera (Rankin y Singer 1984, 1986, Wolf *et al.* 1986). Los frentes fuertes, combinados con el vuelo alto y planeando probablemente podrían incrementar la velocidad de vuelo de las monarcas lo suficiente como para hacer el cruce de 1,000 km en un solo día (Gibo y Pallet 1979, Gibo 1981, 1986, Buskirk 1980, Drake 1985).

Síntesis. La naturaleza inconclusa de la evidencia con respecto a cada pregunta hecha en esta sección, es, por decir lo menos, frustrante: nos faltan datos críticos suficientes como para determinar si las monarcas regularmente vuelan a través del Golfo, o si vuelan durante la noche, si aterrizan y sobreviven sobre la superficie del agua, o si utilizan los vientos para una migración rápida de larga distancia. Mi opinión acerca de la base de datos histórica es que las monarcas son reticentes a volar sobre grandes superficies de agua cuando existe la posibilidad de una ruta alterna por tierra; que quizá no pueden utilizar por las noches el vuelo impulsado; y tampoco quizá sobrevivir por más de unos cuantos minutos en cualquier superficie de agua. Pero también sostengo que pueden migrar a través del Golfo de México explotando las fuertes colas de viento durante el día, y quizá también en las noches. Es importante enfatizar que el elaborado comportamiento de agregación (“enjambres”) que ocurre al atardecer cuando las monarcas se acomodan en los árboles y arbustos a lo largo de las rutas migratorias otoñales, es consistente con la hipótesis de que la migración normal de las monarcas evolucionó como un medio para volar sobre la tierra durante las horas del día con luz. Es necesario inventar métodos cuantitativos novedosos para resolver estos problemas. La tecnología de radar actual que indica el tamaño y altitud de insectos migratorios individuales (por ejemplo, Reynolds 1988) podría proporcionar la clave para explorar hasta dónde cruzan las monarcas el Golfo de México.

¿Se mezclan las poblaciones orientales y las occidentales?

Falta evidencia substancial en cuanto al grado en que las poblaciones orientales y occidentales se mezclan en su interface en las montañas Rocallosas (Malcom y Zalucki 1993b). Los mapas de resumen de Williams y sus conclusiones tentativas (Williams 1938, 1958, Williams *et al.* 1942) sugieren que las dos poblaciones están casi completamente aisladas. Mientras que los Urquhart nunca proporcionaron datos convincentes acerca del asunto, por años afirmaron que hay un intercambio substancial entre ambas poblaciones (Urquhart 1966a, 1987, Urquhart y Urquhart 1977a). Recientemente, Urquhart (1995: 6) resumió su posición como sigue: “Definitivamente hay un flujo de genes en el norte, en el área del Snake River y en el sur a lo largo de la costa del Golfo hasta México que asegura una especie fisiológicamente uniforme” es decir, a través de Norteamérica. Los registros de distribución actuales disponibles no aclaran mucho la pregunta (e.g. Ferris y Brown 1981: 407).

Un estudio reciente intentó explicar este asunto analizando la divergencia de ADN mitocondrial entre dos muestras de 12 monarcas adultas recolectadas en poblaciones hibernantes del occidente y del oriente (Brower y Boyce 1991). Los autores no encontraron diferencia entre las dos y argumentaron que el cuello de botella de las poblaciones quizá ocurría antes de la diferenciación de las migraciones orientales y occidentales. Por lo tanto los datos del ADN mitocondrial no parecen explicar el grado en el que podría ocurrir actualmente este intercambio, por lo que la pregunta sigue abierta. La comparación de los niveles de aloenzima de individuos recolectados en las poblaciones orientales y occidentales podrían mostrar diferencias, pero hasta la fecha no se han hecho.

¿La población oriental es genéticamente homogénea?

¿Es la población oriental de las monarcas genéticamente homogénea, o hay subpoblaciones distintas? Buscando paralelos entre las migraciones de las monarcas y los pájaros, Shannon (1916) especuló que la mariposa tiene cuatro salidas otoñales principales: una por la costa del Atlántico, dos medio-occidentales en los Grandes Lagos, y una por los estados occidentales centrales (ver también Williams 1938, fig. 1, Teale 1956: 90). Nuestros datos de 1991-1994 indicaron migraciones otoñales regulares a lo largo de la costa del Atlántico en Cape May, New Jersey que se correlacionaban fuertemente con los censos previos hechos el 4 de julio en el área de apareamiento de verano en la región al norte de las Apalaches. La correlación es consistente con la idea de una salida separada por el Atlántico. Es necesario obtener datos adicionales para definir las supuestas salidas separadas al occidente de las Apalaches, así como el grado de sincronización de las migraciones a lo largo de las diferentes salidas (Beall 1951). Si las rutas a partir de puntos de salida diferentes llevaban hacia áreas de hibernación distintas geográficamente, entonces podríamos esperar que ocurrieran diferenciaciones genéticas. Basándose en las recapturas de algunas monarcas marcadas en México, Urquhart y Urquhart (1978b, 1980, ver Urquhart 1987) propusieron que los subgrupos de la población oriental sí hibernan en enclaves montañosos geográficamente separados en México, con la implicación de que regresan a sus áreas respectivas de apareamiento la siguiente primavera. Por lo tanto, los Urquhart plantearon clasificar a las monarcas bajo un esquema

donde los sitios de hibernación occidentales, centrales y orientales representen las concentraciones desde las Grandes Planicies hasta las poblaciones más orientales.

Muy pocas mariposas etiquetadas han sido recuperadas para apoyar o rechazar esta hipótesis (Urquhart y Urquhart 1978b, 1978c, 1979a, 1979c, Urquhart 1987: 160-161), y varios hechos se contraponen a ella de manera evidente. Primero, la geografía de las áreas de hibernación hace que esta clasificación sea poco probable: las cinco áreas principales (desde Chincua hasta Cerro Pelón) están a 30 kms la una de la otra y siguen en una orientación norte a sur en lugar de la este a oeste que muestran los Urquhart (compárese la figura de 1987 de Urquhart en la p. 160 con la figura 1 de Calvert y Brower 1986). Por lo tanto, es probable que las mariposas a las diferentes regiones se mezclen antes y durante su arribo en las diferentes áreas de hibernación. Segundo, cuando las monarcas llegan a las áreas de hibernación a finales de noviembre y principios de diciembre, la mayoría están en diapausia reproductiva; únicamente el 19% de 353 hembras de la Sierra Chincua contenían uno o más espermátóforos durante enero-febrero 1978. En contraste para el 1° de abril de 1978, la época de la remigración primaveral, el 62% de las hembras tenía espermátóforos (Brower 1985a, cuadro 1, Herman *et al.* 1989). En consecuencia, cualquier diferenciación que podría ocurrir en las rutas de migración otoñales se cancelaría ya que los machos y hembras, en su mayoría vírgenes, del área de apareamiento del norte se mezclan durante un periodo de, por lo menos, dos meses antes de aparearse y partir (ver también Van Hook 1993). Estos hechos argumentan que las monarcas se vuelven efectivamente en una población panmítica en las áreas de hibernación.

La evidencia genética derivada del apareamiento de verano y las poblaciones migratorias otoñales apoyan este escenario de mezcla genética. Eanes y Koehn (1978) y Eanes (1979) encontraron que la diferenciación se desarrollaba en varios loci electroforéticos en muestras locales recolectadas en el verano, pero las diferencias se homogeneizaban en muestras de las poblaciones migratorias otoñales recolectadas en los E.U.A. Debe ocurrir una mezcla adicional conforme las mariposas pasan a través de Texas, migran al sur a lo largo de las montañas Sierra Madre, y luego hacia el occidente hacia las áreas de hibernación (Brower 1985a).

Finalmente (y esto no lo sabían Eanes y Koehn cuando hicieron su estudio), las monarcas recolonizan E.U.A. y Canadá por la estrategia de crías sucesivas mostradas en la figura 1B (Malcom *et al.* 1993). Después del apareamiento primaveral en los estados de la costa del Golfo, las mariposas de la nueva generación se mueven hacia el norte al noroeste y centro de Estados Unidos y al sur de Canadá y se producen generaciones múltiples que se traslapan en el verano (Cockrell *et al.* 1993). Por lo tanto, el ciclo reproductivo anual de la Monarca parece perfectamente adecuado para explicar la diferenciación genética de verano de Eanes y Koehn, seguida por la mezcla efectiva durante la migración otoñal, el periodo de hibernación y la remigración primaveral. La evidencia de Clark (1941: 534) de que el patrón de color de las monarcas “es extraordinariamente constante a través de su enorme extensión” es consistente con esta hipótesis de la mezcla.

En conclusión, la evidencia combinada permite sostener una falta general de diferenciación genética de las monarcas de la población oriental. Las comparaciones electroforéticas de muestras de las áreas de las colonias de hibernación mexicanas deben resolver definitivamente esta pregunta.

Implicaciones de la población hibernante del Saline Valley en California

Un misterio relacionado con la población occidental es la presencia de las colonias de hibernación en el Saline Valley, una cuenca de escurrentía interior inmediatamente al occidente del Death Valley en California. Estas colonias fueron reportadas por primera vez por Giuliani (1977-1984). En noviembre 1986, visité varias de estas áreas con John Lane en una aventura digna de contarse. Los datos recientes que indican la recurrencia anual de estas colonias se encuentran en Cherubini (1993) y Sakai (1994).

La hibernación en esta área hostil de desierto, que se encuentra a 320 km tierra adentro de la costa de California sugiere la posibilidad de que existan otras áreas de hibernación de la población occidental de monarcas aún desconocidas en el occidente de E.U.A. o en México occidental, quizá en la Sierra Tarahumara o en la Sierra Madre Occidental. Una provocativa, pero incompleta descripción de monarcas posiblemente migrando a través de esta última región (cerca de Culiacán, en el estado de Sinaloa) fue hecha por Gluecker (en Urquhart 1960:262).

La migración de las monarcas: un fenómeno biológico en peligro de extinción

Dado que las agregaciones invernales en California y México concentran virtualmente todo el conjunto de monarcas reproductivas en unas pocas localidades vulnerables, lamentablemente, varios autores han concluido que la migración de las monarcas en Norteamérica es un fenómeno biológico en peligro de extinción (Brower y Pyle 1980, Wells *et al.* 1983:XXI, Pyle 1983, 1983b, 1983c, Brower y Malcom 189, 1991).

Mientras que casi todas las áreas de hibernación de California están siendo amenazadas por desarrollos inmobiliarios, varias están protegidas dentro de parques estatales, municipales y urbanos (Nagano y Lane 1985, Vaccaro 1992). Las cantidades de monarcas hibernando en California durante la temporada de 1994-1995 aparentemente fueron las más bajas jamás registradas, y pueden significar una señal ominosa (Sakai 1995). Las razones de esta disminución son desconocidas, pero una posible explicación es una enfermedad provocada por protozoarios (McLaughlin y Myers 1970) introducida dentro de la población occidental por transferencias experimentales de monarcas de la población oriental. Brower *et al.* (1995) repasaron la historia de estos intercambios y presentaron una serie de razones de por qué las transferencias entre las diferentes poblaciones de monarcas deben cesar. Se necesita una estrategia de largo plazo para conservar las áreas de hibernación existentes en California, así como para restaurar algunas áreas históricas, como se está intentando en Pacific Grove (Vaccaro 1994).

En contraste con la población occidental parcialmente protegida, la población oriental que hiberna en México está en dificultades (Brower y Malcolm 1989,

1991). Las congregaciones de mariposas están muy restringidas a los bosques de oyamel en cuatro cordilleras de montañas en el Eje Neovolcánico Transversal, con el resultado de que todo el conjunto de genes de la población oriental depende de la integridad de los bosques que aún quedan allí. Como se discutió anteriormente, esta pequeña área –800 km²– está siendo degradada rápidamente por la tala legal e ilegal. La creciente explotación del bosque hace considerar como una condición *sine qua non* la cooperación internacional entre Canadá, Estados Unidos y México para proteger los hábitat de algodoncillo donde se aparean las mariposas, así como las fuentes silvestres de néctar a lo largo de las rutas migratorias y sus áreas de hibernación en México.

Considero que los beneficios económicos que se podrían obtener de una conservación a largo plazo de las áreas de hibernación excederían ampliamente el ingreso a corto plazo que se recibe al deforestarlas. Un claro beneficio es el mantenimiento de cuencas de alta calidad de la cual dependen todos los pueblos de los alrededores (Leopold 1950, 1959, Loock 1950: 55). Otro sería el potencial de un turismo lucrativo que está comenzando a realizarse en “El Rosario” en Sierra Campanario (de Castilla 1993, Howell y Marriot 1994). Finalmente, la restauración de la vida silvestre original del área (Leopold 1950), que a su vez pueda contribuir a un ingreso del turismo a lo largo del año.

Mientras que repartir recursos entre los pobladores y la vida silvestre es un problema para poner en marcha la conservación en cualquier lugar, si la protección de algunas islas montañosas relativamente intactas de bosques de oyamel, comparable al nivel de protección proporcionado por el sistema de Parques Nacionales de E.U., no se promueve dentro de esta década, la población migratoria oriental de la mariposa Monarca no sobrevivirá el próximo siglo. Las monarcas que hibernan en México son un tesoro comparable a las más bellas obras de arte que nuestra cultura mundial ha producido por los últimos 4,000 años. Si no tenemos éxito en conservar sus lugares de hibernación, las poblaciones orientales de mariposas monarcas pronto se convertirán en un vestigio histórico, y la humanidad se verá privada de uno de los espectáculos naturales más maravillosos de nuestro planeta.

Agradecimientos

Al escribir este ensayo me fascinaron por los hallazgos de los primeros científicos, lo que se ha ignorado con frecuencia. Las contribuciones de Charles Valentine Riley a la biología de la Monarca han sido, en su mayoría, olvidados; sin embargo él fue uno de los principales biólogos de insectos que estableció una sólida base para casi todas las subsecuentes investigaciones sobre monarcas. John Alston Moffat fue un maestro de la deducción, y si su artículo de 1902b se hubiese leído más cuidadosamente quizá habría motivado una búsqueda más temprana de las monarcas que hibernan en México. La visión de 1911 de Jennie Brooks de que las monarcas debían migrar a México nunca fue reconocida, lo mismo que su observación de toda la noche de las monarcas agrupadas en Kansas (1907), demostrando que las mariposas permanecían inactivas durante ese periodo. Asimismo, los dos folletos de Lucía Shepardson (1914, 1939) acerca de las monarcas de Monterey son clásicos de la biología y también han sido ignorados.

Un investigador reciente cuyas contribuciones no se deben perder simplemente por su manera iconoclasta de abordar el tema es Adrian Wenner. Su conclusión (Wenner y Harris 1993) de que la migración otoñal en California carece de la documentación adecuada es correcta. La aceptación sin críticas de la migración otoñal de la población occidental de monarcas tiene una contraparte histórica: así como se asumió que la hibernación de la población oriental ocurría regularmente a lo largo de la costa del Golfo, por analogía con las indiscutibles agregaciones hibernantes en California, así también se ha supuesto la existencia de una migración otoñal definida en el Occidente a partir de la analogía con la indiscutible migración otoñal de la población oriental.

Fue difícil completar este artículo por las diversas referencias recónditas en la literatura. Me disculpo con aquellos cuyos trabajos haya ignoré. También imploro a quienes publican sus hallazgos en cualquier formato —desde cartas, hasta medios electrónicos— a que documenten cada observación con las localidades que se pueden encontrar en un atlas, fechas que incluyan el año, las condiciones climáticas y estimaciones de la velocidad y dirección desde donde sopla el viento, la dirección en la cual las monarcas vuelan, su altitud, y el número de éstas visto por persona por unidad de tiempo. Muchas anécdotas en la literatura podrían ajustarse mejor en el rompecabezas si hubiesen sido más detalladas y llevadas a cabo de una manera organizada.

Quiero agradecer especialmente a Linda Fink por su crítico papel en la evolución de este artículo a través de dos años de investigar y escribir. Las siguientes personas leyeron y comentaron las versiones iniciales del manuscrito, y estoy muy agradecido por las aclaraciones y mejoras resultantes: Alfonso Alonso-M., Andrew Brower, William Calvert, Angus Gholson, Raymond Moranz, Karen Oberhauser, Robert Pyle, Orley Taylor, Edward Smith, Betty Smokovitis, Tonya Van Hook, Richard Walton, y Myron Zalucki. Sostuve enriquecedoras conversaciones acerca de C.V. Riley con Edward Smith y Carol Sheppard las que reconozco con agradecimiento. También agradezco a Frederick Burkhart por proporcionar las referencias de la correspondencia entre Riley y Charles Darwin, y a George Byers y Kathy Lafferty, por la información bibliográfica acerca de Jennie Brooks. James Seiber, Carolyn Nelson, Paul Tuskes, William Calvert, Steve Malcolm, Barbara Cockrell, Myron Zalucki, Denis Owen, Kenneth Williamson, Marjorie Holland, Theodore Sargent, Betty Horner, Susan Swartz, Lee Hedrick, Julia Frey, Tonya Van Hook, Susan Borkin, Ray Sullivan, Tom Riley, John Lane, Laura Snook, Elisabeth Bell, John Dayton, Robie Hubley, el finado Dick Barthelemy, mis alumnos de grado en Amherst College, y mis alumnos de posgrado en la Universidad de Florida, todos ellos han contribuido a mis investigaciones sobre la mariposa Monarca, así como muchos colegas y amigos en México incluyendo: Leonilla Vásquez García, Bernardo Villa R., Héctor Pérez, Jorge Soberón, Arturo Gómez-Pompa, Rodolfo Ogarrío, Carlos Gottfried, Homero y Betty Aridjis, gobernador del D.F., Cuauhtémoc Cárdenas, y las familias Mancilla y Alonso-Mejía. Aprecio mucho el acceso a la biblioteca de la División of Plant Industry (División de Industria Vegetal) de Florida en Gainesville y la maravillosa biblioteca de la Universidad de Cornell. Esta síntesis hubiera sido imposible sin el apoyo de las siguientes instituciones: National Science Foundation, National Geographic Society, Wildlife Conservation Society y World Wildlife Fund.

Agradezco mucho a Mónica Missrie la traducción de este artículo. También agradezco a la Dra. Giselle Mora de Reston, Virginia por haber revisado cuidadosamente el contexto científico de varias secciones complejas. Toda mi gratitud a la Fundación Santuario Mariposa Monarca y a un generoso donador privado por su apoyo financiero.

Lincoln P. Brower, 8 de abril de 1999

Bibliografía

- Abbott, C.C. 1887. Waste-Land Wanderings. Harper & Brothers, Franklin Square, New York. Pp. xii + 312.
- Ackery, P.R. & R.I. Vane-Wright. 1984. Milkweed Butterflies: Their Cladistics and Biology. Cornell University Press, Ithaca, N.Y. Pp. x + 425.
- Alerstam, T. 1990. Bird Migration. Cambridge University Press, Cambridge, England. 420 pp.
- Alonso-Mejia, A., A. Arellano-Guillermo & L.P. Brower. 1992. Influence of temperature, surface body moisture and height aboveground on survival of monarch butterflies overwintering in Mexico. *Biotropica* 24: 415-419.
- Alonso-Mejia, A. & L.P. Brower. 1994. From model to mimic: age-dependent unpalatability in monarch butterflies. *Experientia* 50: 176-181.
- Anderson, J.B. 1990. The ecology and physiology of cold-hardiness of overwintering monarch butterflies in Mexico. Ph.D. Dissertation, University of Florida, Gainesville. vi + 94 pp.
- Anderson, J.B. & L.P. Brower. 1993. Cold-hardiness in the annual cycle of the monarch butterfly. *En* Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), *Biology and Conservation of the Monarch Butterfly*, pp. 157-164. Publications of the Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles.
- Anderson, J.B. & L.P. Brower. In press. The fir forest as a thermal blanket and rain umbrella critical to the freeze-protection of overwintering monarch butterflies *Danaus plexippus* L. (Lepidoptera: Danaidae) in Mexico. *Ecological Entomology*.
- Anónimo. 1871. *Danaus Archippus* is an American species, as is also *Asclepias curassavica*. *Entomologist's Monthly Magazine*, London 8: 17.
- Anónimo. 1874. *Monterey Weekly Herald*. Monterey, California. 30 de mayo.
- Anónimo. 1875. Minutes of the Cambridge Entomological Club meeting at the Meetings of the Entomological Club of the AAAS, Detroit, Michigan. *The Canadian Entomologist* 7: 179-180.
- Anónimo. 1896. A swarm of butterflies. *Entomological News* 7: 285.
- Anónimo. 1898. (sic) *Amosia plexippus* in Australia. *Psyche* 8: 168.
- Anónimo. 1955. (Monarch butterfly migration). *News of Science*. *Science* 122: 1082.
- Anónimo. 1959. Map of Mexico. 1:1,000,000. American Geographic Society.
- Anónimo. 1971. Event No. 86-71, monarch butterfly peak, North America, Fall 1971. Smithsonian Institute Center for Short-lived Phenomena. Event No. 86-71.
- Anónimo. 1973. Butterflies sweep south along Atlantic Coast. *The New York Times*, September 20, p. 49.
- Anónimo. 1975. Editorial: Migrating monarchs. *New York Times*, Sunday, September 28, (Sec. 4), p. 16.

- Anónimo. 1976. The Monarchs. The New York Times, Sunday September 26, (Sec. 4), p. 2 (editorial).
- Anónimo. 1977a. Chasing butterflies. The Boston Globe, Boston, Massachusetts. Saturday, June 4, 1977, p. 6.
- Anónimo. 1977b. Scientists battle over butterflies. Valley Advocate, Northampton, Massachusetts. Wednesday, June 8, 1977, p. 3.
- Anónimo. 1977c. Lepidopteral leak. New York Times, New York. Editorial, Tuesday, 14 June, p. 34.
- Anónimo. 1977d. New York Times Subject Index: Butterflies. New York Times, New York. Pp. 199-200.
- Anónimo. 1981. Carta de uso del suelo y vegetación 1:1,000,000. Estados Unidos Mexicanos, México, México y Guadalajara. Dirección General de Geografía del Territorio Nacional SPP, México, D.F.
- Anónimo. 1987. Detenal Carta Topográfica, México y Michoacán. Anganguero. E14A26. 3era. impresión. Escala 1:50,000. Cetenal, San Antonio de Abad, México 8, D.F.
- Anónimo. 1991. Mariposa Monarca. Geomundo 15 (February): 114-121.
- Anónimo. 1992. East meets West. The Monarch Newsletter 3(2): 2.
- Arbingast, S.A., C.P. Blair, J.R. Buchanan, R.H. Ryan, M.E. Bonine, C.C. Gill, R.K. Holz, C.A. Marin-R. & J. P. Weiler. 1975. Atlas of Mexico. Bureau of Business Research, The University of Texas at Austin. viii + 165 pp.
- Aridjis, H. 1971. El poeta niño (Letras Mexicanas 103). Fondo de Cultura Económica, México, D.F. p. 83.
- Arellano G., A., J.I. Glendinning, J.B. Anderson, and L.P. Brower. 1993. Interspecific comparisons of the foraging dynamics of black-backed orioles and black-headed grosbeaks on overwintering colonies of monarch butterflies in Mexico. *En* Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), *Biology and Conservation of the Monarch Butterfly*, pp. 315-322. Publications of the Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles.
- Ashmead, W.H. 1896. Special meeting, Sept. 16, 1895: Charles V. Riley, Ph.D. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 3(5): 293-298.
- Aspelin, A.L. 1994. Pesticide industry sales and usage: 1992 and 1993 market estimates. Biological and Economic Analysis Division, Office of Pesticide Programs, U.S. Environmental Protection Agency, Washington D.C. ii + 33 pp.
- Bair, F.E. 1992. The Weather Almanac. Gale Research, Inc., Detroit, Michigan. Pp. 1-855.
- Barber, M.D. 1918. Winter Butterflies in Bolinas. Paul Elder and Company, San Francisco. 21 pp.
- Baker, R.R. 1978. The Evolutionary Ecology of Animal Migration. Holmes and Meier Publishers, Inc., New York. xxii + 1012 pp.
- Barker, J.F. & W.S. Herman. 1976b. Effect of photoperiod and temperature on reproduction of the monarch butterfly, Danaus plexippus. *Journal of Insect Physiology* 22: 1565-1568.
- Barkley, T.M., ed. 1977. Atlas of the Flora of the Great Plains. The Iowa State University Press, Ames, Iowa. xvi + 600 pp.
- Barrett, C.G. 1893. Anosia plexippus (Danais archippus) in the Atlantic. *Entomologist's Monthly Magazine* 29: 163.

- Barthelemy, R. 1977. Before National Geographic, only Indians knew where it is. Purple Martin News, 25 April 1977, p. 8.
- Barthelemy, R. 1978. Don Ricardo goes back to the land of wintering monarchs. Purple Martin News, 27 February 1978, pp. 1-3.
- Baust, J.G., A.H. Benton & G.D. Aumann. 1981. The influence of off-shore platforms on insect dispersal and migration. Bulletin of the Entomological Society of America 27: 23-25.
- Beall, G. 1946. Seasonal variation in sex proportion and wing length in the migrant butterfly, Danaus plexippus L. (Lep. Danaidae). Transactions of the Royal Entomological Society of London 97: 337-353.
- Beall, G. 1951. A coordinated study on the migration of the monarch butterfly: a plea for information from local naturalists. The Lepidopterists' News 5: 37-40.
- Beall, G. 1952. Migration of the monarch butterfly during the winter. The Lepidopterists' News 6: 69-70.
- Bernstein, M. D. 1964. The Mexican Mining Industry: A Study of the Interaction of Politics, Economics, and Technology. State University of New York, Albany, New York and Yellow Springs, Ohio. xvi + 412 pp.
- Bethune, C.J.S. 1869. Miscellaneous notes (the season of 1869). The Canadian Entomologist 2: 8.
- Bethune, C.J.S. 1900. Notes on the season of 1899. Thirtieth Annual Report of the Entomological Society of Ontario for 1899: 100-102.
- Bethune, C.J.S. 1905. Obituary. The late John Alston Moffat. Thirty-fifth Annual Report of the Entomological Society of Ontario for 1904: 109-110.
- Bethune, C.J.S. 1909. William Henry Edwards. The Canadian Entomologist 41: 244-248.
- Beutelspacher, C.R. 1980. Mariposas diurnas del Valle de México. Talleres Gráficos Victoria, Mexico City. Pp. vii + 134 + 35 ilustraciones a color.
- Beutelspacher, C. R. 1988. Las Mariposas entre los Antiguos Mexicanos. Fondo de Cultura Económica, Mexico City. 103 pp.
- Bowles, G. J. 1880. Migratory insects. The Canadian Entomologist 12: 130-137.
- Bretherton, R.F. 1984. Monarchs on the move--Danaus plexippus (L.) and D. chrysippus (L.). Proceedings and Transactions of the British Entomological and Natural History Society 17: 65-66.
- Brewer, J. 1967. Wings in the Meadow. Houghton Mifflin Company, Boston. Pp. xviii + 189.
- Brewer, J. 1974. Introductory proposals and a sample. News of the Lepidopterists' Society 1(15 Jan.): 1-2.
- Bromley, S.W. 1928. The monarch butterfly wintering in the Everglades (Lepid.: Danaidae). Entomological News 39: 96-97.
- Brooks, J. 1907. A night with the butterflies. Harpers Magazine 115: 108-111.
- Brooks, J. 1911. A butterfly flitting. Country Life in America 20: 48.
- Brower, A. V. Z. & T.M. Boyce. 1991. Mitochondrial DNA variation in monarch butterflies. Evolution 45: 1281-1286.
- Brower, L.P. 1961. Studies on the migration of the monarch butterfly. I. Breeding population of Danaus plexippus and D. gilippus berenice in south central Florida. Ecology 42: 76-83.

- Brower, L.P. 1962. Evidence for interspecific competition in natural populations of the monarch and queen butterflies, Danaus plexippus and D. gilippus berenice in south central Florida. *Ecology* 43: 549-552.
- Brower, L.P. 1977a. Monarch migration. *Natural History* 86: 40-53.
- Brower, L.P. 1977b. Misleading butterfly fiction (Book review). *Bioscience* 27(3): 212.
- Brower, L.P. 1984. Chemical defence in butterflies. *En Vane-Wright, R. I. and P. R. Ackery (eds.), The Biology of Butterflies*, pp. 109-134. Academic Press, London.
- Brower, L.P. 1985a. New perspectives on the migration biology of the monarch butterfly, Danaus plexippus L. *En Rankin, M.A. (ed.), Migration: Mechanisms and Adaptive Significance*, pp. 748-785. University of Texas (Contributions in Marine Science), Austin, Texas.
- Brower, L.P. 1985b. The yearly flight of the monarch butterfly. *Pacific Discovery* 38: 4-12.
- Brower, L.P. 1986. The migrating monarch. In Zeleny, R. O. (ed.), *Science Year, The World Book Annual Science Supplement*, pp. 12-27. World Book, Inc., Chicago.
- Brower, L.P. 1987a. Biological rationale for the conservation of the overwintering sites of the monarch butterfly, Danaus plexippus L., in the states of Michoacan and Mexico. *Primer Simposium Internacional de Fauna Silvestre, Mexico City (May, 1985)*. 66-88 pp.
- Brower, L.P. 1987b. A royal voyage to an enchanted forest. *Orion Nature Quarterly* 6: 26-35.
- Brower, L.P. 1988. A place in the sun. *Animal Kingdom* 91: 42-51.
- Brower, L.P. 1992. The current status of butterfly royalty: monarchs and viceroys revisited. *Terra* 30: 4-15.
- Brower, L.P. 1993. Deciphering the spring migration of the monarch butterfly. *Lore (Milwaukee Public Museum) 1993*: 6-11.
- Brower, L.P. & W.H. Calvert. 1985. Foraging dynamics of bird predators on overwintering monarch butterflies in Mexico. *Evolution* 39: 852-868.
- Brower, L.P., W.H. Calvert, L.E. Hedrick & J. Christian. 1977. Biological observations on an overwintering colony of monarch butterflies (Danaus plexippus L., *Danaidae*) in Mexico. *Journal of the Lepidopterists' Society* 31: 232-242.
- Brower, L.P., L.S. Fink, A.V.Z. Brower, K. Leong, K. Oberhauser, S. Altizer, O. Taylor, D. Vickerman, W.H. Calvert, T. Van Hook, A. Alonso, S.B. Malcolm, D.F. Owen & M.P. Zalucki. 1995. On the dangers of interpopulational transfers of monarch butterflies. *Bioscience* (en prensa).
- Brower, L.P., B.E. Horner, M.M. Marty, C.M. Moffitt & B. Villa-R. 1985. Mice (Peromyscus maniculatus labecula, P. spicilegus and Microtus mexicanus) as predators of monarch butterflies (Danaus plexippus) in Mexico. *Biotropica* 17: 89-99.
- Brower, L.P. & J.C. Huberth. 1977. Strategy for survival: behavioral ecology of the monarch butterfly. Copyright Amherst College 1977. (30 minute, color, sound 16mm film). Audiovisual Center, Pennsylvania State University, University Park, PA 16802.

- Brower, L.P., M.A. Ivie, L.S. Fink, J.R. Watts & R.A. Moranz. 1992. Life history of *Anetia briarea* and its bearing on the evolutionary relationships of the Danainae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Tropical Lepidoptera* 3: 64-73.
- Brower, L.P. & S.B. Malcolm. 1989. Endangered phenomena. *Wings* 14: cover, 3-10.
- Brower L. P. & S. B. Malcolm. 1991. Animal migrations: endangered phenomena. *American Zoologist* 31: 265-276.
- Brower, L.P., C.J. Nelson, J.N. Seiber, L.S. Fink & C. Bond. 1988. Exaptation as an alternative to coevolution in the cardenolide-based chemical defense of monarch butterflies (*Danaus plexippus* L.) against avian predators. *In* Spencer, K. C. (ed.), *Chemical Mediation of Coevolution*, pp. 447-475. Academic Press, Inc., New York.
- Brower, L.P. & R.M. Pyle. 1980. Remarks on endangered wildlife spectacles. 54th Meeting of the Commission, International Union of the Conservation of Nature and Natural Resources Survival Commission, Gainesville, Florida. 26 pp.
- Brower, L.P., J.N. Seiber, C.J. Nelson, S.P. Lynch, M.P. Hoggard & J.A. Cohen. 1984a. Plant-determined variation in cardenolide content and thin-layer chromatography profiles of monarch butterflies, *Danaus plexippus*, reared on milkweed plants in California 3. *Asclepias californica*. *Journal of Chemical Ecology* 10: 1823-1857.
- Brower, L.P., J.N. Seiber, C.J. Nelson, S.P. Lynch & M.M. Holland. 1984b. Plant-determined variation in the cardenolide content, thin layer chromatography profiles, and emetic potency of monarch butterflies, *Danaus plexippus*, reared on the milkweed, *Asclepias speciosa* in California. *Journal of Chemical Ecology* 10: 601-639.
- Brower, L.P., J.N. Seiber, C.J. Nelson, P. Tuskes & S.P. Lynch. 1982. Plant-determined variation in the cardenolide content, thin layer chromatography profiles, and emetic potency of monarch butterflies, *Danaus plexippus* reared on the milkweed, *Asclepias eriocarpa* in California. *Journal of Chemical Ecology* 8: 579-633.
- Brown, F.M. 1950. Some notes on *Danaus plexippus* in 1949. *The Lepidopterists' News* 4: 45-46.
- Brown, K. S. Jr. 1992. More beached butterflies. *News of the Lepidopterists' Society* 1992(3): 56.
- Buskirk, W.H. 1980. Influence of meteorological patterns and trans-Gulf migration on the calendars of latitudinal migrants. *In* A. Keast, A. and E. S. Morton (eds.), *Migrant Birds in the Neotropics*, pp. 485-491. Smithsonian Press, Washington, D.C.
- Calvert, W.H. & L.P. Brower. 1981. The importance of forest cover for the survival of overwintering monarch butterflies (*Danaus plexippus*, Danaidae). *Journal of the Lepidopterists' Society* 35: 216-225.
- Calvert, W.H. & L.P. Brower. 1986. The location of monarch butterfly (*Danaus plexippus* L.) overwintering colonies in Mexico in relation to topography and climate. *Journal of the Lepidopterists' Society* 40: 164-187.
- Calvert, W.H., L.P. Brower & R.O. Lawton. 1992. Mass flight response of overwintering monarch butterflies (Nymphalidae) to cloud-induced changes in solar radiation intensity in Mexico. *Journal of the Lepidopterists' Society* 46: 97-105.

- Calvert, W.H. & J.A. Cohen. 1983. The adaptive significance of crawling up onto foliage for the survival of grounded overwintering monarch butterflies (Danaus plexippus) in Mexico. *Ecological Entomology* 8: 471-474.
- Calvert, W.H., L.E. Hedrick & 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 & N.P. Mendoza-Villasenor. 1986. The effects of understory vegetation on the survival of overwintering monarch butterflies, (Danaus plexippus L.) in Mexico. *Acta Zoologica Mexicana (nueva serie)* 18: 1-17.
- Calvert, W.H., S.B. Malcolm, J.I. Glendinning, L.P. Brower, M.P. Zalucki, T. Van Hook, J.B. Anderson & L.C. Snook. 1989. Conservation biology of monarch butterfly overwintering sites in Mexico. *Vida Silvestre Neotropical* 2: 38-48.
- Calvert, W.H., W. Zuchowski & L.P. Brower. 1982. The impact of forest thinning on microclimate in monarch butterfly (Danaus plexippus L.) overwintering areas of Mexico. *Boletín de la Sociedad de la Botánica de México* 42: 11-18.
- Calvert, W.H., W. Zuchowski & L.P. Brower. 1983. The effect of rain, snow, and freezing temperatures on overwintering monarch butterflies in Mexico. *Biotropica* 15: 42-47.
- Calvert, W.H., W. Zuchowski & L.P. Brower. 1984. Monarch butterfly conservation: interactions of cold weather, forest thinning and storms on the survival of overwintering monarch butterflies (Danaus plexippus L.) in Mexico. *Atala* 9: 2-6.
- Carreño, G. 1983. Angangueo El pueblo que se negó a morir. Impulsora Minera de Angangueo, S.A. de C.V. Angangueo-1983, Angangueo, Michoacán, México. xxiv +123 pp.
- Carter, D.J. & B. Hargreaves. 1986. *A Field Guide to Caterpillars of Butterflies and Moths in Britain and Europe*. Collins, London. 296 pp.
- Chen, E. & J.F. Gerber. 1985. Minimum temperature cycles in Florida. *Proceedings of the Florida State Horticultural Society* 98: 42-46.
- Chen, E. & J.F. Gerber. 1990. Climate. *En* Myers, R. L. & J. J. Ewel (eds.), *Ecosystems of Florida*, pp. 11-34. University of Central Florida Press, Orlando, Florida.
- Cherubini, P. 1993. Inland overwintering sites in California. *The Monarch Newsletter* 3(6): 6-7.
- Cherubini, P. 1994. Checking the Gulf Coast. *The Monarch Newsletter* 4(5): 2.
- Clark, A.H. 1941. Notes on some North and Middle American Danaid butterflies. *Proceeding of the United States National Museum* 90: 531-542.
- Clark, A. H. & L. F. Clark. 1951. *The Butterflies of Virginia*. Smithsonian Miscellaneous Collections 116. viii + 239 pp.
- Clench, H.K. 1947. Brief biographies. 1. William Henry Edwards (1822-1909). *The Lepidopterists' News* 1: 8.
- Clench, H. K. 1977. Foreword. In R. O. Kendell, H. K. Clench & T. D. Sargent (eds.), *The Lepidopterists' Society Commemorative Volume 1945-1973*, pp. vii-xiii. The Lepidopterists' Society (Lawrence Press), Lawrence, Kansas.
- Cockrell, B.J., S.B. Malcolm & L.P. Brower. 1993. Time, temperature, and latitudinal constraints on the annual recolonization of eastern North America by the monarch butterfly. *En* Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), *Biology and*

- Conservation of the Monarch Butterfly, pp. 233-251. Publications of the Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles.
- Cohen, J.A. & L.P. Brower. 1982. Oviposition and larval success of wild monarch butterflies (Lepidoptera: Danaidae) in relation to host plant size and cardenolide concentration. *Journal of the Kansas Entomological Society* 55: 343-348.
- Comstock, J.A. 1927. *Butterflies of California*. McBride Publishing Company, Los Angeles, California. Pp. 334 + 63 ilustraciones a color.
- Comstock, J.H. & A.B. Comstock. 1904. *How to Know the Butterflies. A Manual of the Butterflies of the Eastern United States*. D. Appleton and Company, New York. xii + 311 pp.
- Conard, H.S. 1952. (Ed.) *The Vegetation of Iowa: An Approach Toward a Phytosociologic Account*. State University of Iowa Studies in Natural History, 166 pp. State University of Iowa, Ames.
- Cronin, W. J. 1983. *Changes in the Land: Indians, Colonists, and the Ecology of New England*. Hill and Wang, New York. xiv + 241 pp.
- Culotta, E. 1992. The case of the missing monarchs. *Science* 256: 1275.
- Curtis, J. T. 1959. *The Vegetation of Wisconsin*. The University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin. xiv + 667 pp.
- Dalrymple, M. & C. Gottfried. 1995. Migration of the masses. *Royal Geographical Society* 67: 36-38.
- Darwin, F. & A.C. Seward, eds. 1903a,b. *More letters of Charles Darwin*. D. Appleton and Company, New York. Vol. 1: xxiv + 494; Vol. 2: viii + 508.
- de Castilla, S.R.G. 1993. The importance of alternative sources of income to "ejidatarios" (local residents) for conservation of overwintering areas of the monarch butterfly. *En* Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), *Biology and Conservation of the Monarch Butterfly*, pp. 389-391. Publications of the Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles.
- de Castro, M.E.C. 1993. Operative programs in the Monarca, A.C., project. *En* Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), *Biology and Conservation of the Monarch Butterfly*, pp. 385-387. Publications of the Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles.
- de la Maza-E., J. & W.H. Calvert. 1993. Investigations of possible monarch butterfly overwintering areas in central and southeastern Mexico. *En* Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), *Biology and Conservation of the Monarch Butterfly*, pp. 295-297. Publications of the Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles.
- de la Maza-E., R.G., J. de la Maza-E. & A. Francés Díaz. 1977. Movimientos migratorios de "Monarcas" en el estado de Oaxaca, México. *Boletín Informativo, Sociedad Mexicana de Lepidopterología* 3: 12-13.
- Delcourt, P. A., and H. R. Delcourt. 1993. Paleoclimates, paleovegetation, and paleofloras during the late Quaternary. *En* *Flora of North America* Editorial Committee (eds.), *Flora of North America North of Mexico*, pp. 71-94. Oxford University Press, New York.
- del Vecchio, P. J. 1975. Down Mexico way. Butterfly's wintering site. *Paterson (New Jersey) News*, Tuesday, September 30, 1975, p. 20.
- de Montes, B.M. 1975. Solicitan nuestra colaboración. *Boletín Informativo Sociedad Mexicana de Lepidopterología* 1: 4-5.

- Dennis, R. L. H. 1993. Butterflies and Climate Change. Manchester University Press, Manchester and New York. xvi + 302 pp.
- Derksen, W. & U. Scheiding-Göllner. 1968. Index Litteraturae Entomologicae. Deutsches Entomologisches Institut der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin. 416-465 pp.
- Dernehl, P.H. 1900. Swarming of the milkweed butterfly, Danais archippus. Bulletin of Wisconsin Natural History Society 1: 64-65.
- Distant, W.L. 1877. The geographical distribution of Danais archippus. Transactions of the Entomological Society of London 1877: 93-104.
- Doubleday, E. & J.O. Westwood. 1846-1852. The Genera of Diurnal Lepidoptera: Comprising their Generic Characters, a Notice of their Habits and Transformations, and a Catalogue of the Species of Each Genus. Longman, Brown, Green, and Longmans, London. 90-91 pp.
- Downes, J. A. 1942. The migrations and reproductive cycle of the monarch butterfly in California. Transactions of the Royal Entomological Society of London 92 (Part 1): 160-165.
- Drake, V.A. 1985. Radar observations of moths migrating in nocturnal low-level jet. Ecological Entomology 10: 259-265.
- Duellman, W.E. 1965. A biogeographic account of the herpetofauna of Michoacan, Mexico. University of Kansas Publications Museum of Natural History 15: 627-709.
- D'Urban, W.S.M. 1857. Article 31. Description of four species of Canadian butterflies, continued. Canadian Naturalist and Geologist 2(5): 345-355.
- Eanes, W.F. 1979. The monarch butterfly as a paradigm of genetic structure in a highly dispersive species. In: Movement of Highly Mobile Insects: Concepts and Methodology in Research. *En* Rabb, R.E. & G.G. Kennedy (eds.). North Carolina State University Press, pp. 88-102.
- Eanes, W.F. & R.K. Koehn. 1978. An analysis of genetic structure in the monarch butterfly, Danaus plexippus L. Evolution 32: 784-797.
- Edwards, W.H. 1868-1897. The Butterflies of North America. 1868 - 1872. Series 1. The American Entomological Company, Philadelphia, Pennsylvania. 1884. Second Series. Boston, Massachusetts, Houghton and Mifflin, Co. 1897. Series 3. Boston, Massachusetts, Houghton and Mifflin, Co., Boston, Massachusetts, (las páginas no están numeradas).
- Edwards, W.H. 1876a. Notes on preparatory stages of Danais archippus. The Canadian Entomologist 8: 119-120.
- Edwards, W.H. 1876b. No. of broods of Danais archippus. The Canadian Entomologist 8: 148.
- Edwards, W.H. 1877. A flight of butterflies. American Naturalist 11: 244.
- Edwards, W.H. 1878. Life history of Danais Archippus. Psyche 2: 169-178.
- Edwards, W. H. 1881. On the length of life of butterflies. The Canadian Entomologist 13: 205-214.
- Edwards, W.H. 1888. Notes on Danais archippus. The Canadian Entomologist 20: 84-86.
- Ellis, H. 1984. Magnificent monarchs. Wildlife in North Carolina 48(4): 16-21.
- Ellzey, M. G. 1888. A swarming of the milkweed butterfly in 1886. Insect Life 1: 221.

- Essig, E.O. 1926. Insects of Western North America. The Macmillan Company, New York. Pp. xiv + 1035.
- Essig, E.O. 1931. A History of Entomology. The Macmillan Company, New York. x + 1029 pp.
- Evans, H.E. 1985. The Pleasures of Entomology. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 238 pp.
- Fales, J.H. 1977. Occurrence of the monarch butterfly in southern Maryland in 1976. Maryland Entomologist 1: 9-10.
- Fales, J.H. 1984. Spring occurrence of the monarch butterfly in Maryland. Maryland Entomologist 2: 76-79.
- Felt, E.P. 1928. Dispersal of insect by air currents. New York State Museum Bulletin 274: 59-129.
- Ferguson, D.C. 1955. The Lepidoptera of Nova Scotia Part 1 (Macrolepidoptera). Bulletin of the Nova Scotia Museum of Science 2: vi + 161-375 pp.
- Ferguson, D. C., D. J. Hilburn & B. Wright. 1991. The Lepidoptera of Bermuda: their food plants, biogeography, and means of dispersal. Memoirs of the Entomological Society of Canada 158: Pp. 1 - 105.
- Fernald, H.T. 1937. Monarch butterfly (Danaus menippe). The Insect Pest Survey Bulletin 17(1): 8.
- Fernald, H. T. 1939. The monarch butterfly (Danaus menippe Hub.) in Florida. Proceedings of the Florida Academy of Sciences 4: 252-254.
- Ferris, C.D. & F.M. Brown, eds. 1980. Butterflies of the Rocky Mountain States. University of Oklahoma Press, Norman. xx + 442 pp.
- Fink, L.S. & L.P. Brower. 1981. Birds can overcome the cardenolide defence of monarch butterflies in Mexico. Nature 291: 67-70.
- Ford, E.B. 1945. Butterflies. Collins, London. xii + 368 pp.
- Fulton, M. 1953. Migration of the monarch butterfly through Chicago. Journal of the Lepidopterists' Society 7: 28.
- Funk, R. S. 1968. Overwintering of monarch butterflies as a breeding colony in southwestern Arizona. Journal of the Lepidopterists' Society 22: 63-64.
- Garfias, V.R. & T.C. Chapin. 1949. Geología de México. Editorial Jus, México, D.F. 202 pp + 3 mapas.
- Garver Jr., J.B. 1981. Color topographical map of world; Scale = 1:42,440,000 at equator; Mercator Projection. World Ocean Floor. Edition of December 1981. National Geographic Society, Washington, D.C.
- Gibo, D.L. 1981. Altitudes attained by migrating monarch butterflies, Danaus p. plexippus (Lepidoptera: Danaidae), as reported by glider pilots. Canadian Journal of Zoology 59: 571-572.
- Gibo, D.L. 1986. Flight strategies of migrating monarch butterflies (Danaus plexippus L.) in southern Ontario. *En W. Danthanarayana* (ed.), Insect Flight: Dispersal and Migration, pp. 172-184. Springer-Verlag, Berlin.
- Gibo, D.L. & M.J. Pallett. 1979. Soaring flight of monarch butterflies, Danaus plexippus (Lepidoptera: Danaidae), during the late summer migration in southern Ontario. Canadian Journal of Zoology 57: 1393-1401.
- Giuliani, D. 1977-84. Monarch Butterflies. Waucoba (California) News 1 (1977, nos. 1,2); 2 (1978, nos. 1,2); 4 (1980, no 1), 8 (1984, no 1).

- Gleason, H.A. & A. Cronquist. 1964. The Natural Geography of Plants. Columbia University Press, New York. viii + 420 pp.
- Glendinning, J.I. & L.P. Brower. 1990. Feeding and breeding responses of five mice species to overwintering aggregations of the monarch butterfly. *Journal of Animal Ecology* 59: 1091-1112.
- Godman, F.D. & O. Salvin. 1879-1901. *Biologia Centrali-Americana. Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera*. London. xlv + 487 pp.
- Goldman, E.R. & R.T. Moore. 1946. The biotic provinces of Mexico. *J. Mammal.* 26: 347-360.
- Gottfried-Joy, C. F. 1993. Monarch conservation in Mexico: the challenge of membership and fund-raising for Monarca, A.C. *En* Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), *Biology and Conservation of the Monarch Butterfly*, pp. 379-381. Publications of the Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles.
- Graham, A. 1973. History of the arborescent temperate element in the northern Latin American biota. *En* Graham, A. (ed.), *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America*, pp. 301-312. Elsevier Scientific Publishing Company, New York.
- Graham, A. 1993. History of the vegetation: Cretaceous (Maastrichtian) - Tertiary. *En* Flora of North America Editorial Committee (eds.), *Flora of North America North of Mexico*, pp. 57-70. Oxford University Press, New York.
- Grehan, J.R. 1991. A panbiogeographic perspective for pre-cretaceous angiosperm-lepidoptera coevolution. *Australian Systematic Botany* 4: 91-110.
- Haley, G. 1887. Correspondence. Danais archippus. *The Canadian Entomologist* 19: 80.
- Hall, A.E. 1887. Migration of insects. *Entomologist's Monthly Magazine* 24: 159.
- Hamilton, J. 1885. Entomology at Brigantine Beach, N.J. in September. *The Canadian Entomologist* 17: 200-206.
- Harker, G.A. 1893. Anosia plexippus off the coast of Portugal. *Entomologist's Monthly Magazine* 29: 86.
- Harris, T.W. 1863. *A Treatise on Some of the Insects Injurious to Vegetation*. Crosby and Nichols, Boston. xii + 640 pp.
- Heitzman, R. 1962. Butterfly migrations in March in northern Mexico. *Journal of the Lepidopterists' Society* 16: 249-250.
- Heitzman, R. 1965. More observations on the attraction of diurnal Lepidoptera to light. *Journal of the Lepidopterists' Society* 19: 179-180.
- Herberman, E. 1990. *The Great Butterfly Hunt: The Mystery of the Migrating Monarch*. Simon and Schuster, Inc., New York. Pp. 1-48.
- Herman, W.S. 1993. Endocrinology of the monarch butterfly. *En* Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), *Biology and Conservation of the Monarch Butterfly*, pp. 143-146. Los Angeles County Museum, Los Angeles.
- Herman, W.S., L.P. Brower & W.H. Calvert. 1989. Reproductive tract development in monarch butterflies overwintering in California and Mexico. *Journal of the Lepidopterists' Society* 43: 50-58.
- Hilburn, D.J. 1989. A non-migratory, non-diapausing population of the monarch butterfly, Danaus plexippus (Lepidoptera: Danaidae), in Bermuda. *Florida Entomologist* 72: 494-499.
- Holland, W. J. 1898. *The Butterfly Book*. Doubleday, New York, NY. xx + 381 pp.

- Holland, W. J. 1940. *The Butterfly Book*. Doubleday, Doran and Co., Inc., New York, NY. 2nd revised edition. xx + 382 pp.
- Hough, P. 1977. Butterfly mystery sets science aflutter. *Daily Hampshire Gazette*, 11 June 1977, pp. 1, 20.
- Howell, B. & D. Marriott. 1994. *Monarcas magnificos*. *The Monarch Newsletter* 4(6): 4-5.
- Hoying, L. 1972. (On a large fall migration in Ohio). *News of the Lepidopterists' Society* 1972: 8.
- Hurdis, J.L. & H.J. Hurdis. 1897 (posthumous). *Rough Notes and Memoranda Relating to the Natural History of the Bermudas*. R. H. Porter, London. viii + 408 pp.
- Hutchings, C.B. 1923. A note on the monarch or milkweed butterfly with special reference to its migratory habits. *The Canadian Field Naturalist* 37: 150.
- Inkersley, A. 1911. Winter home of the monarch butterfly. *Overland Monthly* 58: 281-283.
- Ishii, M., L.P. Brower & T. Van Hook. 1992. Autumnal movements of monarch butterflies along the Gulf Coast in Florida. XIX International Congress of Entomology, Beijing, China. P. 178.
- Ivie, M.A., T.K. Philips & K.A. Johnson. 1990. High altitude aggregations of *Anetia briarea* Godart on *Hispaniola* (Nymphalidae: Danainae). *Journal of the Lepidopterists' Society* 44: 209-214.
- Jackson, B.F. 1974. Monarch butterfly migration through Newfoundland. *Nature Canada* 3: 41.
- James, D.G. 1993. Migration biology of monarchs in Australia. *En Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), Biology and Conservation of the Monarch Butterfly*, pp. 189-200. Publications of the Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles.
- Johnson, C. G. 1963. Physiological factors in insect migration by flight. *Nature* 198: 423-427.
- Johnson, C.G. 1969. *Migration and Dispersal of Insects by Flight*. Methuen and Co., Ltd., London. Pp. xxii + 763.
- Johnson, W.O. 1963. The meteorological aspects of the big freeze of December 1962. *Proceedings of the Florida State Horticultural Society* 76: 62-69.
- Jones, J. M. 1859. *The Naturalist in Bermuda*. Reeves and Turner, London. xii + 200 pp, 1 mapa.
- Kammer, A.E. 1970. Thoracic temperature, shivering, and flight in the monarch butterfly, *Danaus plexippus* (L.). *Zeitschrift fur vergleichende Physiologie* 68: 334-344.
- Kellog, V.L. 1904. Gregarious hibernation of certain Californian insects. *Proceedings of the Entomological Society of London* 1904: xxii-xxiii.
- Kendall, R.O., H.K. Clench & T.D. Sargent, eds. 1977. *The Lepidopterists' Society Commemorative Volume: 1945 -1973*. The Lepidopterists' Society, xviii + 374 pp.
- Kendall, R.O. & P.A. Glick. 1972. Rhopalocera collected at light in Texas. *Journal of Research on the Lepidoptera* 10: 273-283.
- Kimball, C. P. 1965. *Arthropods of Florida and Neighboring Land Areas. Volume 1. The Lepidoptera of Florida, an Annotated Checklist*. Division of Plant Industry, Florida Department of Agriculture, Gainesville, Florida. Pp. 363, 26 ilustraciones.

- Kingdon, D. 1932. Pyrameis cardui, L. observed flying at midnight, between Madeira and Bathurst. Proceedings of the Royal Entomological Society of London 7: 56-57.
- Kitching, I. J., P. R. Ackery & R. I. Vane-Wright. 1993. Systematic perspectives on the evolution of the monarch butterfly. *En* Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), Biology and Conservation of the Monarch Butterfly, pp. 11-16. Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles.
- Klots, A.B. 1951. A Field Guide to the Butterflies of North America, East of the Great Plains. Houghton Mifflin Company, Boston. xvi + 349 pp.
- Lambremont, E.N. 1954. The butterflies and skippers of Louisiana. Tulane Studies in Zoology 1: 125-164.
- Lane, J. 1984. The status of overwintering sites of the monarch butterfly in Alta California. *Atala* 9: 17-20.
- Lane, J. 1985. California's monarch butterfly trees. *Pacific Discovery* 38: 13-15.
- Lane, J. 1993. Overwintering monarch butterflies in California: past and present. *En* Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), Biology and Conservation of the Monarch Butterfly, pp. 335-344. Los Angeles County Museum, Los Angeles.
- Larsen, K. L. & R.E. Lee Jr. 1994. Cold tolerance including rapid cold-hardening and inoculative freezing of fall migrant monarch butterflies in Ohio. *Journal of Insect Physiology* 40: 859-864.
- Larsen, T. B. 1992. Spider predation of butterflies. *Tropical Lepidoptera* 3: 74.
- Larsen, T. 1993. Butterfly mass transit. *Natural History* 102 (6): 30-39.
- Leopold, A.S. 1950. Vegetation zones of Mexico. *Ecology* 31: 507-518.
- Leopold, A.S. 1959. Wildlife of Mexico. University of California Press, Berkeley and Los Angeles. xvi + 568 pp.
- Leong, K. 1990. Microenvironmental factors associated with the winter habitat of the monarch butterfly (Lepidoptera: Danaidae) in central California. *Annals of the Entomological Society of America* 83: 906-910.
- Leston, D., D.S. Smith & B. Lenczewski. 1982. Habitat, diversity and immigration in a tropical island fauna: the butterflies of Lignum Vitae Key, Florida. *Journal of the Lepidopterists' Society* 36: 241-255.
- Lever, B.G. 1990. Crop Protection Chemicals. Ellis Horwood, New York. 192 pp.
- Llewelyn, J.T.D. 1876. A foreign visitor (Danais archippus). *Entomologist's Monthly Magazine*, London 13: 107-108.
- Loock, E.E.M. 1950. The Pines of Mexico and British Honduras. L. S. Gray, Government Publication, Department of Forestry, Pretoria, Union of South Africa. x + 244 pp.
- Lugger, O. 1890. On the migration of the milkweed butterfly. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 1: 256-258.
- Lynch, S.P. & R.A. Martin. 1993. Milkweed host plant utilization and cardenolide sequestration by monarch butterflies in Louisiana and Texas. *En* Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), Biology and Conservation of the Monarch Butterfly, pp. 107-123. Los Angeles County Museum, Los Angeles.
- McLaughlin, R.E. & J. Myers. 1970. Ophryocystis elektroscirrha sp. n., a neogregarine pathogen of the monarch butterfly Danaus plexippus (L.) and the Florida queen butterfly Danaus gilippus berenice Cramer. *Journal of Protozoology* 17: 300-305.

- Maddox, G. D. & P.F. Cannell. 1982. The butterflies of Kent Island, Grand Manan, New Brunswick. *Journal of the Lepidopterists' Society* 36: 264-268.
- Malcolm, S.B. & L.P. Brower. 1986. Selective oviposition by monarch butterflies (*Danaus plexippus* L.) in a mixed stand of *Asclepias curassavica* L. and *A. incarnata* L. in south Florida. *Journal of the Lepidopterists' Society* 40: 255-263.
- Malcolm, S.B. & L.P. Brower. 1987. White monarchs. *Antenna* 11: 2-3.
- Malcolm, S.B., B.J. Cockrell & L.P. Brower. 1987. Monarch butterfly voltinism: effects of temperature constraints at different latitudes. *Oikos* 49: 77-82.
- Malcolm, S.B., B.J. Cockrell & L.P. Brower. 1989. Cardenolide fingerprint of monarch butterflies reared on common milkweed, *Asclepias syriaca* L. *Journal of Chemical Ecology* 15: 819-853.
- Malcolm, S.B., B. J. Cockrell & L.P. Brower. 1993. Spring recolonization of eastern North America by the monarch butterfly: successive brood or single sweep migration? *En Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), Biology and Conservation of the Monarch Butterfly*, pp. 253-267. Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles.
- Malcolm, S.B. & M.P. Zalucki (eds.). 1993a. *Biology and Conservation of the Monarch Butterfly*. Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, California. xii + 419 pp.
- Malcolm, S.B. & M.P. Zalucki. 1993b. Concluding remarks: *En Malcolm, S.B. & M.P. Zalucki (eds.), Biology and Conservation of the Monarch Butterfly*, pp. 397-402. Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, California.
- Mallis, A. 1971. *American Entomologists*. Rutgers University Press, New Brunswick. 549 pp.
- Manzanilla, H. 1974. Investigaciones epidométricas y silvícolas en bosques mexicanos de *Abies religiosa*. Dirección General de Información y Relaciones Públicas, Secretaría de Agricultura y Ganadería, México, D.F., México. x + 165 pp.
- Marks, P.L. 1983. On the origin of field plants of the northeastern United States. *American Naturalist* 122: 210-228.
- Marriott, D.F. 1995. Mariposa Monarca: alas en libertad. *The Monarch Newsletter* 5(6): 1.
- Marsh, W.D. 1888. Some observations made in 1887 on *Danais archippus*, Fabr. *The Canadian Entomologist* 20: 45-47.
- Masters, A.R., S.B. Malcolm & L.P. Brower. 1988. Monarch butterfly (*Danaus plexippus*) thermoregulatory behavior and adaptations for overwintering in Mexico. *Ecology* 69: 458-467.
- Mather, B. 1955. Forewing length and flight period of *Danaus plexippus* in the Gulf States. *The Lepidopterists' News* 9: 119-124.
- Mather, B. 1990. Monarch butterflies offshore in the Gulf of Mexico. *News of the Lepidopterists' Society* 1990(4): 59.
- Mather, B. & K. Mather. 1958. The butterflies of Mississippi. *Tulane Studies in Zoology* 6: 64-109.
- McAndrews, J.H. 1988. Human disturbance of North American forests and grasslands: the fossil pollen record. *En Huntley, B. & T. Webb III (eds.), Vegetation History*, pp. 673-697. Kluwer Academic Publishers, London.
- McNeil, J.N., M. Cusson, J. Delisle, I. Orchard & S.S. Tobe. 1995. Physiological integration of migration in Lepidoptera. *En Drake, V. A. & A. G. Gatehouse (eds.),*

Migration: Physical Factors and Physiological Mechanisms, pp. 279-302. Cambridge University Press, Cambridge, England.

Melgareio, A. & S.L. Wonson. 1910. The greatest volcanoes of Mexico. *National Geographic* 21: 741-760.

Michelmore, P. 1977. Scientists aflutter over butterfly miracle. *The Australian*, Sydney Australia. Saturday, June 4, 1977, p. 1.

Miskin, W.H. 1871. Occurrence of Danaus Archippus in Queensland. *Entomologist's Monthly Magazine*, London 8: 17.

Moffat, J.A. 1880. Swarming of Archippus. *The Canadian Entomologist* 12: 37.

Moffat, J.A. 1881. Notes on the swarming of Danaus archippus and other butterflies. 11th Annual Report of the Entomological Society of Ontario for 1880: 36.

Moffat, J.A. 1883. Correspondence. Last year's collecting. *The Canadian Entomologist* 15: 99-100.

Moffat, J.A. 1888. Correspondence. Danaus archippus. *The Canadian Entomologist* 20: 136-138.

Moffat, J.A. 1889. Correspondence. Danaus archippus. *The Canadian Entomologist* 21: 19-20.

Moffat, J.A. 1893. On the power of insects to resist the action of frost. Twenty-third Annual Report of the Entomological Society of Ontario for 1892: 35-39.

Moffat, J.A. 1899. Butterfly wing structure. *The Canadian Entomologist* 31: 336-339.

Moffat, J.A. 1900a. The wing structure of a butterfly. Thirtieth Annual Report of the Entomological Society of Ontario for 1899: 78-81 + 1 ilustración.

Moffat, J.A. 1900b. Notes on the season of 1899. Thirtieth Annual Report of the Entomological Society of Ontario for 1899: 98-100.

Moffat, J.A. 1901a. Notes on the season of 1900. Thirty-first Annual Report of the Entomological Society of Ontario for 1900: 42-44.

Moffat, J.A. 1901b. Anosia archippus yet again. Thirty-first Annual Report of the Entomological Society of Ontario for 1900: 44-51.

Moffat, J.A. 1902a. Notes on the season of 1901. Thirty-second Annual Report of the Entomological Society of Ontario for 1901: 50-53.

Moffat, J.A. 1902b. Anosia archippus does not hibernate. Thirty-second Annual Report of the Entomological Society of Ontario for 1901: 78-82.

Moffet, B.S. 1985. Monarch butterfly is more than a pretty pair of wings. *National Geographic Society News Feature* 16 (170-PS): 1-3.

Moldvay, A. 1982. In focus. *Westways* 74(May): 21-23, 70.

Monasterio, F. O. 1993. Education to promote protection of the monarch butterfly in Mexico: a discussion of the conservation education program initiated by Monarca, A.C. *En* Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), *Biology and Conservation of the Monarch Butterfly*, pp. 383-384. Publications of the Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles.

Moore, R.T. 1945. The transverse volcanic biotic province of Central Mexico and its relationship to adjacent provinces. *San Diego Society of Natural History* 10: 217-235.

Morton, E.M. 1888. Notes on Danaus archippus, Fabr. *The Canadian Entomologist* 20: 226-228.

- Motten, C.G. 1950. Mexican Silver and the Enlightenment. University of Pennsylvania Press, Philadelphia. ix + 90 pp.
- Nagano, C. & J. Lane. 1985. A survey of the location of monarch butterfly (Danaus plexippus (L.) overwintering roosts in the state of California, U.S.A.: First year 1984/1985. The Monarch Project, Portland, Oregon, ii + 30 pp, 58 cuadros, 19 mapas.
- Nagano, C. D. & W. H. Sakai. 1988. Making the world safe for monarchs. *Outdoor California* 49: 5-9.
- Nagano, C.D., W.H. Sakai, S.B. Malcolm, B.J. Cockrell & L.P. Brower. 1993. Spring migration of monarch butterflies in California. *En* Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), *Biology and Conservation of the Monarch Butterfly*, pp. 219-232. Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles.
- Neck, R.W. 1976b. Nocturnal activity of a monarch butterfly (Danaiidae). *Journal of the Lepidopterists' Society* 30: 235-236.
- Núñez, J.C.S. & L. V. García. 1993. Vegetation types of monarch butterfly overwintering habitat in Mexico. *En* Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), *Biology and Conservation of the Monarch Butterfly*, pp. 287-293. Publications of the Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles.
- Nusser, N. 1992. Mexico's monarch butterflies threatened by deforestation. *The Gainesville Sun*, 5 May 1992, Sec. D., p. 2.
- O'Connor, H. 1937. *The Guggenheims: The Making of an American Dynasty*. Covici Friede Publishers, New York. Pp. 1-496.
- Ogarrio, R. 1993. Conservation actions taken by Monarca, A.C., to protect the overwintering sites of the monarch butterfly in Mexico. *En* Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), *Biology and Conservation of the Monarch Butterfly*, pp. 377-378. Publications of the Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles.
- Opler, P.A. and A. B. Swengel, eds. 1992. *Fourth of July Butterfly Counts - 1991*. Xerces Society Report, Portland, Oregon. xi + 63 pp.
- Ordish, G. 1975. *The Year of the Butterfly*. Charles Scribner's Sons, New York. xii + 147 pp.
- Orr, R.T. 1970. *Animals in Migration*. The MacMillan Company, New York. xvi + 303 pp.
- Owen, D.F. & D.A.S. Smith. 1989. Utilization of alien Asclepiadaceae as larval foodplants by Danaus plexippus (L.) (Lepidoptera: Danaiidae) on the Atlantic Islands. *The Entomologist* 108: 158-164.
- Packard, A.S. 1896. Obituary. Charles Valentine Riley. *Twenty-sixth Annual Report of the Entomological Society of Ontario for 1895*: 95-100.
- Panzer, S. 1975. An ID card for butterflies. *The New York Times Sunday*, July 6, (Sec. 4), p. 44.
- Park, O. 1948. Observations on the migration of monarch butterflies through Evanston, Illinois in September, 1948. *The Chicago Academy of Sciences* 30: 1-8.
- Parker, H.W. 1872. Butterfly notes, 1871. *American Naturalist* 6: 115-116.
- Peabody, S. H. 1880. Correspondence. *The Canadian Entomologist* 12: 119-120.
- Peach, D. 1988. Everything you ever wanted to know about monarchs! *Country Magazine* 1988(June/July): 30-31.
- Petulla, J.M. 1988. *American Environmental History*. Merrill Publishing Company, Columbus, Ohio. xvi + 444 pp.

- Pyle, R. M. 1981. The Audubon Society Field Guide to North American Butterflies. Alfred A. Knopf, New York. Pp. 1-916.
- Pyle, R. M. 1983a. Monarch butterfly: threatened phenomenon. Mexican winter roosts. *En* Wells, S. M., R. M. Pyle & N. M. Collins (eds.), The IUCN Invertebrate Red Data Book, pp. 463-466. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Switzerland.
- Pyle, R. M. 1983b. Monarch butterfly: threatened phenomenon. Californian winter roosts. *En* Wells, S. M., R. M. Pyle & N. M. Collins (eds.), The IUCN Invertebrate Red Data Book, pp. 467-470. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Switzerland.
- Pyle, R.M. 1983c. Migratory monarchs: an endangered phenomenon. *The Nature Conservancy News* 33: 20-24.
- Raisz, E. 1964. Landform map of Mexico. Landforms of Mexico. 2nd edition. Geography Branch, Office of Naval Research, Cambridge, Massachusetts.
- Rankin, M.A. 1978. Hormonal control of insect migratory behavior. *En* Dingle, H. (ed.), Evolution of Insect Migration and Diapause, pp. 5-32. Springer-Verlag, N.Y.
- Rankin, M.A., M.L. McAnell & J.E. Bodenhamer. 1986. The oogenesis-flight syndrome revisited. *En* Danthanarayana, W. (ed.), Insect Flight: Dispersal and Migration, pp. 27-47. Springer-Verlag, Berlin.
- Rankin, M.A. & M.C. Singer. 1984. Insect movement: mechanisms and effects. *En* Huffaker, C. B. and R. L. Rabb (eds.), Ecological Entomology, pp. 185-215. John Wiley and Sons, Inc., N.Y.
- Rawlins, J.E. & R.C. Lederhouse. 1981. Developmental influences of thermal behavior on monarch caterpillars (*Danaus plexippus*): an adaptation for migration (Lepidoptera: Nymphalidae: Danainae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 54: 387-408.
- Reed, E.B. 1869. A visit to Amherstburg, Ontario. *The Canadian Entomologist* 1: 19.
- Remington, C.L. 1947. Brief biographies 2. Samuel Hubbard Scudder (1837-1911). *The Lepidopterists' News* 1: 17-18.
- Remington, J.E. 1947a. Brief biographies 5. Charles Valentine Riley (1843-1895). *The Lepidopterists' News* 1: 56.
- Remington, J. E. 1947b. Brief biographies 8. William Jacob Holland (1848-1932). *The Lepidopterists' News* 1: 98.
- Rensberger, B. 1976. Butterfly hunt reveals secret. *The New York Times*, 1 August 1976, Section 1, p. 45.
- Reynolds, D. 1988. Twenty years of radar entomology. *Antenna* 12: 44-49.
- Ricker, M. 1906. The seasonal migration of *Anosia plexippus*. University of Montana, pp. 1-10.
- Riley, C.V. 1868. Swarms of butterflies. *Prairie Farmer (New Series)* 22(38): 98.
- Riley, C.V. 1870. In memoriam (of Benjamin D. Walsh). *The American Entomologist* 2: 65-68.
- Riley, C.V. 1871. Two of our common butterflies. Their natural history; with some general remarks on transformation and protective imitation as illustrated by them. *En* Riley, C. V. (ed.), Third Annual Report on the Noxious, Beneficial, and Other Insects, of the State of Missouri, pp. 142-175. Missouri State Board of Agriculture, Jefferson City, Missouri.

- Riley, C.V. 1874. Insects injurious to the grape-vine. The grape Phylloxera - Phylloxera vastatrix Planchon. Subord. Homoptera: Fam. Aphididae.). *En* Riley, C. V. (ed.), Sixth Annual Report on the Noxious, Beneficial, and Other Insects, of the State of Missouri, pp. 30-87. Regan and Carter, State Printers, Jefferson City, Missouri.
- Riley, C.V. 1878a. On migratory butterflies. Journal of Proceedings of the Academy of Science of St. Louis, Missouri 3: cclxxiii-cclxxiv.
- Riley, C.V. 1878b. Migratory butterflies. Scientific American 38: 215.
- Riley, C.V. 1880a. Butterflies at sea. The American Entomologist 3 (New Series Vol. 1): 74.
- Riley, C.V. 1880b. The migrations of butterflies. The American Entomologist 3 (New Series Vol. 1): 100-102.
- Riley, C.V. 1892. Swarming of the archippus butterfly. Insect Life 5: 205-206.
- Riley, C.V. & A.E. Bush. 1881. Trees attractive to butterflies. American Naturalist 15: 572.
- Riley, C.V. & A.E. Bush. 1882. The butterfly trees of Monterey again. American Naturalist 16: 64.
- Riley, C.V., A.J. Cook, W. Saunders & J.T. Ison. 1875. Minutes of the Cambridge Entomological Club meeting at the Meetings of the Entomological Club of the AAAS, Detroit, Michigan. The Canadian Entomologist 7: 177-180.
- Riley, C.V., L.O. Howard, C.H. Merriam & H.P. Attwater. 1893. The archippus butterfly eaten by mice. Insect Life 5: 269.
- Riley, C.V., R. Thaxter, L.O. Howard & O. Lugger. 1890. Remarks at the 12 November 1889 Society Meeting. Proceedings of the Entomological Society of Washington (D.C.) 1: 256-259.
- Riley, T.J. 1993. Spring migration and oviposition of the monarch butterfly, Danaus plexippus L., in Louisiana. *En* Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), Biology and Conservation of the Monarch Butterfly, pp. 269-273. Los Angeles County Museum, Los Angeles.
- Risser, P.G., E.C. Birney, H.D. Blocker, S.W. May, W.J. Parton & J.A. Wiens. 1981. The True Prairie Ecosystem. Hutchison Ross Publishing Company, Stroudsburg, Pennsylvania. xvi + 557 pp.
- Robbins, M.B. & D.A. Easterla. 1992. Birds of Missouri. University of Missouri Press, Columbia, Missouri. xiv + 399 pp.
- Roer, H. 1967. Wanderfluge der Insekten. In H. Hediger (ed.), Die Strassen der Tiere, pp. 186-206. F. Vieweg und Sohn, Braunschweig, Vieweg, Germany.
- Roeske, C.N., J.S. Seiber, L.P. Brower & C.M. Moffitt. 1976. Milkweed cardenolides and their comparative processing by monarch butterflies (Danaus plexippus). Recent Advances in Phytochemistry 10: 93-167.
- Rogers, J. 1911. The migration of the monarch butterfly. Country Life in America 20: 48.
- Rogers, R.V. 1872. Danaus archippus. The Canadian Entomologist 4: 199-200.
- Ross, G. N. 1993. Butterfly round trips. Natural History 102: 3.
- Ross, G.N. & D.A. Behler. 1993. The trans-gulf express. Wildlife Conservation 96(3):8.

- Rzedowski, J. 1957. Nota sobre un vuelo migratorio de la mariposa Danaus plexippus L. observado en la región de Ciudad del Maíz, San Luis Potosí. *Acta Zoológica Mexicana* 2: 1-4.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México, D.F. 432 pp.
- Saenger, P. 1977. Profs square off in Mexican hills. *The Springfield Union*, Springfield, Massachusetts. Wednesday, June 1, 1977, p. 5.
- Sakai, W. 1994. The Saline Valley Sites. *The Monarch Newsletter* 4(5): 6-7.
- Sakai, W.H. and W.H. Calvert. 1991. Statewide monarch butterfly management plan for the State of California. California Department of Parks and Recreation, pp. 1-209.
- Sakai, W.H., J. Lane, A.V. Evans, J. Schrupf & M. Monroe. 1989. The wintering colonies of the monarch butterfly (Danaus plexippus (L.): Nymphalidae: Lepidoptera) in the state of California, U.S.A. California Department of Fish and Game Contract Report FG7551, pp. 1-38.
- Saunders, W. 1871. On the swarming of Danaus archippus. *The Canadian Entomologist* 3: 156-157.
- Saunders, W. 1873. On some of our common insects. *The Canadian Entomologist* 5: 4-8.
- Saverner, P.A. 1908. Migrating butterflies. *Entomological News* 19: 218-220.
- Scheermeyer, E. 1993. Overwintering of three Australian Danaines: Tirumala hamata, Euploea tulliolus tulliolus, and E. core corinna. *En* Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), *Biology and Conservation of the Monarch Butterfly*, pp. 345-353. Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles.
- Schmidt-Koenig, K. 1985. Migration strategies of monarch butterflies (Danaus plexippus (L.); Danaidae; Lepidoptera). *En* Rankin, M. A. (ed.), *Migration: Mechanisms and Adaptive Significance*, pp. 786-798. University of Texas Contrib. Marine Science, Austin, Texas 27 (Suplemento).
- Schmidt-Koenig, K. 1993. Orientation of autumn migration in the monarch butterfly. *En* Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), *Biology and Conservation of the Monarch Butterfly*, pp. 275-283. Publications of the Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles.
- Scoble, M. J. 1992. *The Lepidoptera: Form, Function and Diversity*. Oxford University Press, New York. 404 pp.
- Scott, J.A. 1986. *The Butterflies of North America*. Stanford University Press, Stanford. Pp. xvi + 583.
- Scudder, S.H. 1876. A cosmopolitan butterfly. I. Its history. *American Naturalist* 10: 602-611.
- Scudder, S.H. 1877. A flight of butterflies. *American Naturalist* 11: 244-245.
- Scudder, S.H. 1881. *Butterflies, Their Structure, Changes, and Life-Histories with Special Reference to American Forms*. Henry Holt & Company, New York. x + 321 pp.
- Scudder, S.H. 1889. *The Butterflies of the Eastern United States and Canada with Special Reference to New England*. The author, Cambridge, Massachusetts. Pp. 720-748.
- Scudder, S.H. 1895. *Frail Children of the Air*. Houghton, Mifflin and Company, Boston. viii + 279 pp.
- Scudder, S.H. 1898. *Proceedings of the Club*. *Psyche* 8: 19.

- Scudder, S.H. & J.A. Allen. 1869. A preliminary list of the butterflies of Iowa. Transactions of the Chicago Academy of Science 1: 326-337.
- Scudder, S.H. & L.H. Gulick. 1875. The introduction of Danaida plexippus into the Pacific Islands. Psyche 1: 81-84.
- Scudder, S.H. & T.W. Harris. 1869. Entomological correspondence of Thaddeus William Harris, M.D., edited by Samuel H. Scudder. Occasional Papers of the Boston Society of Natural History 1: 275-276.
- Seiber, J.N., L.P. Brower, S.M. Lee, M.M. McChesney, H.T.A. Cheung, C.J. Nelson & T.R. Watson. 1986. Cardenolide connection between overwintering monarch butterflies from Mexico and their larval foodplant, Asclepias syriaca. Journal of Chemical Ecology 12: 1157-1170.
- Seitz, A., ed. 1909. The Macrolepidoptera of the World: Palearctic Region. Alfred Kernen, Stuttgart. 379 pp.
- Seitz, A., ed. 1924. The Macrolepidoptera of the World: The American Rhopalocera. Alfred Kernen, Stuttgart. viii + 1139 pp.
- Shannon, H.J. 1915. Do insects migrate like birds? Harpers Magazine 131: 609-618.
- Shannon, H.J. 1916. Insect migration as related to those of birds. The Scientific Monthly 1916: 227-240.
- Shannon, H.J. 1954. A noble breed - the migrant butterflies. Nature Magazine 47: 237-240; 274.
- Shapiro, A.M. 1981. A recondite breeding site for the monarch (Danaus plexippus, Danaidae) in the montane Sierra Nevada. Journal of Research on the Lepidoptera 20: 50-51.
- Shepardson, L. 1914. The Butterfly Trees. The James H. Barry Company, San Francisco. 32 pp.
- Shepardson, L. 1939. The Butterfly Trees. Revised edition. Herald Printers and Publishers, Monterey, California. 28 pp.
- Shields, O. 1974. Toward a theory of butterfly migration. Journal of Research on the Lepidoptera 13: 217-238.
- Shull, E.M. 1987. The Butterflies of Indiana. Indiana Academy of Sciences, Bloomington, Indiana. viii + 272 pp.
- Sims, P.L. 1988. Grasslands. *En* Barbour, M. G. & W. D. Billings (eds.), North American Terrestrial Vegetation, pp. 265-286. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Smith, E.H. 1992. The grape Phylloxera: a celebration of its own. American Entomologist 1992: 212-219.
- Snook, L. C. 1993a. Stand dynamics of mahogany (Swietenia macrophylla King) and associated species after fire and hurricanes in the tropical forest of the Yucatan peninsula, Mexico. Ph.D. Dissertation, Yale School of Forestry and Environmental Studies, University Microfilms Int. No. 9317535, 254 pp.
- Snook, L. C. 1993b. Conservation of the monarch butterfly reserves in Mexico: focus on the forest. *En* Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), Biology and Conservation of the Monarch Butterfly, pp. 363-375. Los Angeles County Museum, Los Angeles.
- Sprague, P.S. 1871. Abundance of D. archippus in Massachusetts. The Canadian Entomologist 1: 157-158.

Steinbeck, J. 1954. Sweet Thursday. The Viking Press, New York. x + 273 pp.

Stevens, W.K. 1990. Monarch's migration becomes a fragile trek; the monarch's journey faces new threats. New York Times, 4 December 1990, Science Times, pp. B-5, B-8.

Stoner, D. 1919. Swarming of the monarch butterfly in Iowa (Lep.). Entomological News 30: 38.

Stroop, L.J. & C.V. Riley. 1870. Flock of butterflies. The American Entomologist and Botanist 2: 210.

Stutz, B. 1993. Butterfly flyby. Audubon 95: 16.

Sullivan, W. 1973. Hordes of monarch butterflies migrating south. New York Times, 2 October, 1973, p. 21.

Swengel, A.B. 1990. Monitoring butterfly populations using the fourth of July butterfly count. American Midland Naturalist 124: 395-406.

Teale, E.W. 1954. The journeying butterflies. Audubon Magazine 56: 206-211, 230-231.

Teale, E.W. 1956. Autumn Across America. Dodd, Mead & Company, New York. Pp. xx + 386.

Thaxter, R. 1880. Swarming of archippus. The Canadian Entomologist 12: 38-39.

Thaxter, R. 1881. Notes on the swarming of Danais archippus and other butterflies. Eleventh Annual Report of the Entomological Society of Ontario for 1880: 35-36.

Thayer, W.N. 1916. The physiography of Mexico. Journal of Geology 24: 61-94.

Thoms, C.S. 1911. Where millions tarried. Country Life in America 20: 48, 62, 64.

Tutt, J.W. 1898. Migration and dispersal of insects: general considerations. The Entomologist's Record and Journal of Variation 10: 209-213.

Tutt, J.W. 1899. Migration and dispersal of insects: Lepidoptera. The Entomologist's Record and Journal of Variation 11: 319-324.

Tutt, J.W. 1900. Migration and dispersal of insects: Lepidoptera. The Entomologist's Record and Journal of Variation 12: 69-72, 182-186, 206-209, 236-238, 253-257.

Tutt, J.W. 1902. Migration and dispersal of insects: final considerations. The Entomologist's Record and Journal of Variation 14: 262-265, 292-295, 315-319.

Upham, W. 1884. Catalogue of the Flora of Minnesota. The Geological and Natural History Survey of Minnesota. Part VI of the Annual Report of Progress for the Year 1883. Pp. 1- 194.

Urquhart, F.A. 1941. A proposed method for marking migrant butterflies. Canadian Entomologist 73: 21-22.

Urquhart, F.A. 1949. Introducing the Insect. Clarke, Irwin and Company, Toronto. Pp. x + 287.

Urquhart, F. A. 1952. Marked monarchs. Natural History 1952: 226-229.

Urquhart, F.A. 1957. A discussion of Batesian mimicry as applied to the monarch and viceroy butterflies. Contributions of the Division of Zoology and Paleontology of the Royal Ontario Museum, Toronto 1957: vi + 1-27 pp.

Urquhart, F.A. 1958. Migrations of the monarch butterfly. Entomology Division Newsletter, Science Services, Department of Agriculture, Ottawa 36(9):1-2.

Urquhart, F.A. 1960. The Monarch Butterfly. University of Toronto Press, Toronto. xxiv + 361 pp.

Urquhart, F. A. 1965a. Monarch butterfly (Danaus plexippus) migration studies: autumnal movement. Proceedings of the Entomological Society of Ontario for 95: 23-33.

Urquhart, F.A. 1965b. Introducing the Insect. Revised edition. Frederick Warne and Company, Ltd., London. x + 258 pp.

Urquhart, F. A. 1966a. A study of the migrations of the Gulf Coast population of the monarch butterfly (Danaus plexippus) L.) in North America. Annales Zoologici Fennici (Helsinki) 3: 82-87.

Urquhart, F. A. 1966b. Virus-caused epizootic as a factor in population fluctuations of the monarch butterfly. Journal of Invertebrate Pathology 8: 492-495.

Urquhart, F. A. 1970. Fluctuations in the numbers of the monarch butterfly (Danaus plexippus) in North America. Atalanta 3: 1-11.

Urquhart, F.A. 1973a. The migrating monarch. The News (Vistas), Mexico City, 25 February 1973, p. 2.

Urquhart, F. A. 1973b. The migrating monarch butterfly. Mexican World 7 (February), pp. 14, 30.

Urquhart, F.A. 1974. Fluctuations in monarch butterfly populations. News of the Lepidopterists' Society 1974(3): 1-2.

Urquhart, F.A. 1976a. Migrant monarchs in the Atlantic between Cape Cod and Bermuda. News of the Lepidopterists' Society 1(20 February): 6.

Urquhart, F.A. 1976b. Found at last: the monarch's winter home. National Geographic 150: 160-173.

Urquhart, F.A. 1978. Monarch migration studies. An autobiographical account. News of the Lepidopterists' Society May/June 1978: 3-4.

Urquhart, F.A. 1979. Monarch butterfly migrations. Toronto Field Naturalist Newsletter 325: 3-4.

Urquhart, F.A. 1987. The Monarch Butterfly: International Traveler. Nelson-Hall, Chicago. xxiv + 232 pp.

Urquhart, F.A. 1995. With respect to transfer experiments. The Monarch Newsletter 5(5): 6.

Urquhart, F.A. & N.R. Urquhart. 1975. Insect migration studies. Annual Newsletter to Research Associates. University of Toronto 12: 1-41.

Urquhart, F.A. & N.R. Urquhart. 1976a. Migration of butterflies along the Gulf Coast of northern Florida. Journal of the Lepidopterists' Society 30: 59-61.

Urquhart, F. A. & N.R. Urquhart. 1976b. A study of the peninsular Florida populations of the monarch butterfly (Danaus p. plexippus; Danaidae). Journal of the Lepidopterists' Society 30: 73-87.

Urquhart, F. A. & N.R. Urquhart. 1976c. The overwintering site of the eastern population of the monarch butterfly (Danaus p. plexippus; Danaidae) in southern Mexico. Journal of the Lepidopterists' Society 30: 153-158.

Urquhart, F.A. & N.R. Urquhart. 1976d. Monarch butterfly (Danaus plexippus L.) overwintering population in Mexico (Lep. Danaidae). Atalanta 7: 56-60.

Urquhart, F. A. & N.R. Urquhart. 1976e. Ecological studies of the monarch butterfly (Danaus p. plexippus). National Geographic Society Research Reports (abstracts and reviews of research and exploration authorized under grants from the National Geographic Society during the year 1968), pp. 437-443.

- Urquhart, F.A. & N.R. Urquhart. 1977a. Overwintering areas and migratory routes of the monarch butterfly (Danaus p. plexippus, Lepidoptera: Danaidae) in North America, with special reference to the western population. *The Canadian Entomologist* 109: 1583-1589.
- Urquhart, F.A. & N.R. Urquhart. 1977b. Insect migration studies 14. Annual Newsletter to Research Associates. University of Toronto. 14. 1-26 pp.
- Urquhart, F. & N.R. Urquhart. 1977c. A special report to the research associates who have been involved in the studies of the monarch butterfly migrations. Mimeographed Letter to Associates, pp. 1-8.
- Urquhart, F.A. & N.R. Urquhart. 1978a. Migration of the monarch butterfly. *National Geographic Society Research Reports* 19: 611-616.
- Urquhart, F. A. & N.R. Urquhart. 1978b. 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. *Canadian Journal of Zoology* 56: 1759-1764.
- Urquhart, F.A. & N.R. Urquhart. 1978c. Migrations of the eastern population of the monarch butterfly in North America to the overwintering site in the Neovolcanic Plateau of Mexico. *Atalanta* 9: 133-139.
- Urquhart, F.A. & N.R. Urquhart. 1979a. Vernal migration of the monarch butterfly (Danaus p. plexippus, Lepidoptera: Danaidae) in North America from the overwintering site in the Neo-Volcanic plateau of Mexico. *Canadian Entomologist* 111: 15-18.
- Urquhart, F.A. & N.R. Urquhart. 1979b. Aberrant autumnal migration of the eastern population of the monarch butterfly Danaus p. plexippus (Lepidoptera: Danaidae) as it relates to the occurrence of strong westerly winds. *The Canadian Entomologist* 111: 1281-1286.
- Urquhart, F.A. & N.R. Urquhart. 1979c. Breeding areas and overnight roosting locations in the northern range of the monarch butterfly (Danaus plexippus plexippus) with a summary of associated migratory routes. *The Canadian Field Naturalist* 93: 41-47.
- Urquhart, F.A. & N.R. Urquhart. 1980. Migration studies of the monarch butterfly in North America. *National Geographic Society Research Reports* 12: 721-730.
- Urquhart, F.A. & N.R. Urquhart. 1994. Insect migration studies. Annual Report to Research Associates. Insect Migration Association, University of Toronto. Vol. 31, pp. 1-13.
- Urquhart, F. A., N.R. Urquhart & F. Munger. 1970. A study of a continuously breeding population of Danaus plexippus in southern California compared to a migratory population and its significance in the study of insect movement. *Journal of Research on the Lepidoptera* 7: 169-181.
- Vaccaro, R. 1992. Rejoicing in PG; monarch habitat preserved. *Friends of the Monarchs* 4(4): 1.
- Vaccaro, R. 1994. Autumn preparations for the monarchs' arrival. *Friends of the Monarch* 6(9): 1.
- Van Hook, T. 1993. Non-random mating in monarch butterflies overwintering in Mexico. *En Malcolm*, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), *Biology and Conservation of the Monarch Butterfly*, pp. 49-60. Publications of the Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles.

- Vane-Wright, R.I. 1986. White monarchs. *Antenna* 10: 117-118.
- Vane-Wright, R.I. 1987. Dick Vane-Wright replies. *Antenna* 11: 3.
- Vane-Wright, R.I. 1993. The Columbus hypothesis: an explanation for the dramatic 19th century range expansion of the monarch butterfly. *En* Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), *Biology and Conservation of the Monarch Butterfly*, pp. 189-187. Publications of the Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles.
- Vankat, J.L. 1979. *The Natural Vegetation of North America*. John Wiley & Sons, New York. x + 263 pp.
- Verrill, A.E. 1902. The Bermuda Islands. An Account of their Scenery, Climate, Productions, Physiography, Natural History, and Geology, with Sketches of their Discovery and Early History and the Changes in their Flora and Fauna due to Man (Parts 1-3). *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences* 11: 413-896, ilustraciones 65-104.
- Walsh, B. & C.V. Riley. 1868. A swarm of butterflies. *The American Entomologist* 1: 28-29.
- Walton, R. 1993. Tracking North American monarchs. Part 1. The East. *American Butterflies* 1: 11-16.
- Walton, R.K. 1994. MMANA from Cape May. *MMANA: Monarch Migration Association of North America* 3(1):1-4.
- Walton, R.K. & L.P. Brower. Submitted. Monitoring the fall migration of the monarch butterfly *Danaus plexippus* L. (Nymphalidae: Danaidae) in eastern North America: 1991-1994. *Journal of the Lepidopterists' Society*.
- Wang, H.Y. & T.C. Emmel. 1990. Migration and overwintering aggregations of nine danaine butterfly species in Taiwan (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopterists' Society* 44: 216-228.
- Weaver, J.E. 1954. *North American Prairie*. Johnsen Publishing Company, Lincoln, Nebraska. xii + 348 pp.
- Webster, F.M. 1892. A flight of *Danais archippus* Fabr. *Entomological News* 3: 234-235.
- Webster, F.M. 1902. Winds and storms as agents in the diffusion of insects. *American Naturalist* 36: 795-801.
- Webster, F.M. 1912. The migration of *Anosia plexippus*. *Canadian Entomologist* 44: 366-367.
- Webster, F.M. 1914. Another migration of *Anosia plexippus*, Fab. *Canadian Entomologist* 46: 100.
- Webster, F.M. 1915. Migrating notes on the milkweed butterfly, *Anosia plexippus*. *Canadian Entomologist* 47: 406.
- Webster, B. 1977. 2d group uncovers butterflies' secret. *The New York Times*, Sunday 29 May. Sec. 1, p. 21.
- Weir, J. 1876. *Danais archippus*. *Entomologist* 9: 267-268.
- Weiss, S.B., P.M. Rich, D.D. Murphy, W.H. Calvert & P.R. Ehrlich. 1991. Forest canopy structure at overwintering monarch butterfly sites: measurements with hemispherical photography. *Conservation Biology* 5: 165-175.
- Wells, S.M., R.M. Pyle & N.M. Collins. 1983. *The IUCN Invertebrate Red Data Book*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Switzerland. L + 632 pp.

- Wenner, A.M. & A.M. Harris. 1993. Do California monarchs undergo long distance directed migration? *En* Malcolm, S. B. & M. P. Zalucki (eds.), *Biology and Conservation of the Monarch Butterfly*, pp. 209-218. Publications of the Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles.
- Westcott, O.S. 1880. Flights of Danaus archippus Fabr. *The American Entomologist* 3: 226.
- Whiting, A.G. 1943. A summary of the literature on milkweeds (Asclepias spp.) and their utilization. United States Department of Agriculture Bibliographical Bulletin 2: 1-41.
- Whittaker, R.H. 1953. Notes on a migration of Nymphalis californica. *Journal of the Lepidopterists' Society* 7: 9-10.
- Wilbur, H. M. 1976. Life history evolution in seven milkweeds of the genus Asclepias. *Journal of Ecology* 64: 223-240.
- Williams, C.B. 1930. *The Migration of Butterflies*. Oliver and Boyd, London. xii + 473 pp.
- Williams, C.B. 1938. Recent progress in the study of some North American migrant butterflies. *Annals of the Entomological Society of America* 31: 211-239.
- Williams, C.B. 1949. The migration of butterflies in North America. *The Lepidopterists' News* 3: 17-18.
- Williams, C.B. 1958. *Insect Migration*. Collins, London. xiv + 235 pp.
- Williams, C.B., G.F. Cockbill, M.E. Gibbs & J.A. Downes. 1942. Studies in the migration of Lepidoptera. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 92 (Part 1): 101-283.
- Williams, M. 1989. *Americans and Their Forests. A Historical Geography*. Cambridge University Press, Cambridge, England. xxii + 599 pp.
- Wolf, W.W., A.N. Sparks, S.D. Pair, J.K. Westbrook & F.M. Truesdale. 1986. Radar observations and collections of insects in the Gulf of Mexico. *En* Danthanarayana, W. (ed.), *Insect Flight: Dispersal and Migration*, pp. 221-234. Springer Verlag, N.Y.
- Wood, P. 1977. Where the monarch butterflies go. *En* Alexander, J. D. (ed.), 1978 *Nature/Science Annual*, p. 56. Time-Life Books Inc., Alexandria, VA.
- Woodson, R.E., Jr. 1954. The North American species of Asclepias L. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 41: 1-211.
- Young, A.M. 1980. Some observations on the natural history and behaviour of the Camberwell Beauty (Mourning Cloak) butterfly, Nymphalis antiopa (Linnaeus) (Lepidoptera: Nymphalidae) in the United States. *Entomologist's Gazette* 31: 7-19.
- Yeager, D. 1974. Monarch behavior in south Texas. *News of the Lepidopterists' Society* 3(15 May):3.
- Zahl, P.A. 1963. Mystery of the monarch butterfly. *National Geographic* 1963: 588-598.
- Zalucki, M.P. 1982. Temperature and rate of development in Danaus plexippus L. and D. chrysippus L. (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of the Australian Entomological Society* 21: 241-246.
- Zalucki, M.P. & L.P. Brower. 1992. First instar larval survival of Danaus plexippus in relation to cardiac glycoside and latex content of Asclepias humistrata. *Chemoecology* 3: 81-93.