

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

DEMOGRAFÍA, PATRÓN DE SUPERVIVENCIA Y EFECTOS DEL TAMAÑO DE GRUPO EN LARVAS GREGARIAS DE *Euselasia chrysippe* (LEPIDOPTERA: RIODINIDAE), UN POTENCIAL AGENTE DE CONTROL BIOLÓGICO DE *Miconia calvescens* (MELASTOMATACEAE) EN HAWAI

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología para optar por el grado de *Magister Scientiae* en Biología

PABLO E. ALLEN MONGE

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

2007

Dedicatoria

Les dedico este trabajo a mi madre y a mi padre, Elia Ana y Jaime

“Yo creo que los términos sociedad y social se deben definir de una forma amplia para evitar la arbitraria exclusión de muchos fenómenos interesantes”

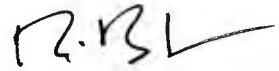
E.O. Wilson 1971

Agradecimientos

Primero quisiera agradecerle a mi tutor, Paul E. Hanson por darme la oportunidad de trabajar en el proyecto y apoyarme durante todos estos años. A los miembros de mi comité, William G. Eberhard y Gilbert Barrantes, por las oportunidades que me han brindado en estos años, y especialmente por las críticas y revisiones de los manuscritos. A mi familia y a Laura por su apoyo y paciencia. A los profesores de la Escuela de Biología por sus enseñanzas, en especial a Federico Bolaños, Jorge Lobo, Oscar Rocha y Daniel Briceño. A los directores del programa de posgrado en Biología, Virginia Solís y Jorge Azofeifa, por darme una oportunidad. A las siguientes personas que de una u otra forma me ayudaron en este proceso: Eduardo Chacón, Kenji Nishida, Tracy Johnson, Edgar Rojas, Emilio Castro, Luis Madrigal, Gerardo Rojas, Eddy Camacho, Manuel Alfaro, Andrea Quesada, Erin S. Lindquist y Barbara Lewis. Y a las siguientes instituciones por su ayuda económica o logística: la Universidad de Costa Rica, el USFS, el Instituto Meteorológico Nacional, la Organización para Estudios Tropicales y el Instituto Costarricense de Electricidad.

“Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de *Magister Scientiae* en Biología”.

Dr. Ramiro Barrantes
Representante del Decano
Sistema de Estudios de Posgrado



Dr. Paul E. Hanson
Director de tesis



Dr. William G. Eberhard
Asesor



Dr. Gilbert Barrantes
Asesor



M.Sc. Federico Bolaños
Representante del Director
Programa de Posgrado en Biología



Pablo E. Allen Monge
Candidato



Índice	Página
Dedicatoria.....	ii
Agradecimientos.....	ii
Aprobación.....	iii
Prefacio.....	vi
Lista de cuadros.....	xii
Lista de figuras.....	xiii
Demografía, patrón de supervivencia y efectos del tamaño de grupo en larvas gregarias de <i>Euselasia chrysippe</i> (Lepidoptera: Riodinidae), un potencial agente de control biológico de <i>Miconia calvescens</i> (Melastomataceae) en Hawai.....	1
Resumen/Palabras clave.....	1
Introducción.....	1
Materiales y métodos.....	5
Resultados.....	11
Demografía en el campo y en la Reserva.....	11
Comportamiento larval en la Reserva y el laboratorio.....	12
Tamaño de grupos en el campo y en la Reserva.....	12
Duración de estadíos larvales en la Reserva y el laboratorio.....	13
Supervivencia en la Reserva.....	13
Comparación de datos climáticos entre Costa Rica y Hawai.....	15
Efecto del tamaño de grupo sobre la supervivencia larval en la Reserva.....	16
Efecto del tamaño de grupo larval sobre el peso de los adultos.....	16

<i>Discusión</i>	16
Agradecimientos.....	22
Referencias.....	23
Cuadros.....	33
Figuras.....	39

Prefacio

[Demografía, patrón de supervivencia y efectos del tamaño de grupo en larvas gregarias de *Euselasia chrysippe* (Lepidoptera: Riodinidae), un potencial agente de control biológico de *Miconia calvescens* (Melastomataceae) en Hawai]

Miconia calvescens (DC) es una especie invasora dominante en algunas islas oceánicas tropicales del Pacífico Sur y Hawai. Esta especie es nativa en América desde el sur de México hasta el norte de Argentina y Chile (Medeiros & Loope 1997). Se han probado varios métodos para su erradicación en Hawai, pero los gigantescos bancos de semillas existentes (Loope 1997, Medeiros & Loope 1997) provocan que esos métodos costosos sean poco eficientes. Por esta razón la utilización del control biológico debe ser considerada como una buena opción para el control de esta especie. El conocimiento detallado de la biología de *Euselasia chrysippe* Bates (Riodinidae) sobre *M. calvescens* es necesario para evaluar la probabilidad del éxito de su utilización.

El género *Euselasia* incluye 11% de las especie de riodínidos neotropicales (DeVries 1997). Por lo menos hay 27 especies reportadas para Costa Rica-Panamá, de las cuales muchas son raras o se conoce muy poco sobre su biología. *Euselasia chrysippe* ocurre en Costa Rica comúnmente desde el nivel del mar hasta 1500 m en ambas vertientes de Costa Rica en bosque lluvioso primario y secundario (DeVries 1997). Se reporta a *Miconia elata* (DeVries *et al.* 1992) y a *M. calvescens* (DeVries 1997) como plantas hospederas de *E. chrysippe*, también a *M. trinervia* y *Conostegia rufescens* (Janzen & Hallwachs 2005), y a *M. impetiolearis* (Nishida 2007). Cómo en otros congéneres, las larvas de *E. chrysippe* son procesionarias y sincronizan su alimentación, movimientos, descanso y muda. Este comportamiento social ocurre en siete de las especies conocidas en Costa Rica (DeVries 1997, Nishida 2007). La información sobre los estadios larvales sigue siendo muy escasa y fragmentada. La sociabilidad en Lepidoptera se caracteriza por poner los huevos en grupos (Stamp 1980, Courtney 1984 y Hunter 2000), agregación de las larvas (Sillen-Tullberg & Leimar 1988, Fitzgerald 1995, Tullberg & Hunter 1996, Costa & Pierce 1997, Reader & Hochuli 2003 y Costa & Ross 2003) y perchas comunales en los adultos (Benson & Emmel 1973). El comportamiento gregario en las larvas de Lepidoptera ocurre en más de 20 familias de las 130 familias de lepidópteros. Se estima que el gregarismo ha evolucionado independientemente más de

23 veces en la superfamilia Papilionoidea (sin incluir las familias Lycaenidae y Riodinidae).

Una de las áreas que requieren de mayor investigación para lograr comprender la evolución del comportamiento social en Lepidoptera, es el comportamiento y ecología de las larvas (Costa & Pierce 1997). Los beneficios de los agrupamientos larvales son varios. En algunos casos se ha probado que un mayor tamaño de grupo es eficiente para obtener acceso al recurso alimenticio y así lograr un mayor crecimiento larval, pero no una mayor supervivencia en grupos de mayor tamaño. El crecimiento rápido puede ser un importante beneficio indirecto de vivir en grupos grandes, ya que las larvas en su primer estadio parecen ser muy susceptibles a la depredación (Fordyce & Agrawal 2001). Muchas veces no es fácil determinar la ventaja de grupos de mayor tamaño, y no queda claro si es una ventaja defensiva o fisiológica, o ambas.

Se han generado más tablas de vida para insectos herbívoros que para cualquier otro grupo, principalmente por su importancia como plagas o agentes de control de malezas. El objetivo general de este estudio fue estudiar la demografía de los estadios pre-adulto de *Euselasia chrysippe* en *Miconia calvescens*, además recopilar información sobre sus requerimientos ambientales; información necesaria para poder implementar un programa de introducción de *E. chrysippe* en Hawai como un agente de control biológico para *Miconia calvescens*.

Entre diciembre del 2003 y agosto del 2005 se recolectaron masas de huevos y larvas de individuos silvestres de *Euselasia chrysippe*. Los sitios de recolecta fueron la Laguna Hule, el borde norte del Lago Arenal, las cercanías de El Ángel-Cariblanco, la Estación Biológica La Selva, Vereh, Jabillos, Jicotea, la Reserva Biológica Hitoy Cerere, la Estación Biológica Las Cruces, y el Cerro Nara. Cuando los adultos emergieron fueron liberados en la Reserva Biológica Leonel Oviedo cerca de *M. calvescens* plantadas. Las larvas traídas del campo al laboratorio fueron monitoreadas diariamente. Con esto se obtuvieron los datos de supervivencia y duración de los estadios larvales en condiciones de laboratorio para *E. chrysippe*. Luego de que los adultos fueron liberados en la Reserva se inició el monitoreo de las plantas de *M. calvescens* para determinar cuando estos adultos ponían masas de huevos y donde, y después se monitoreo el desarrollo de las larvas. A partir de estos datos se calculó la supervivencia larval de cada una de las cohortes (cada masa individual) a lo largo de todos los estadios, así como la duración de cada estadio.

Durante el estudio se establecieron cuatro períodos de tiempo en base a la producción de masas de huevos y a la disponibilidad de adultos de *E. chrysippe* para liberar en la Reserva; abarcando dos épocas lluviosas y dos secas. De esta manera fue posible determinar el efecto ambiental sobre la supervivencia de las larvas. La tasa de supervivencia larval se comparó entre períodos y se relacionó con las siguientes variables ambientales: porcentaje de humedad relativa, temperatura máxima y mínima. Las condiciones meteorológicas de la Reserva fueron comparadas de forma gráfica y tabular contra las condiciones de varias localidades en Costa Rica, donde ambas *Euselasia chrysippe* y *Miconia calvescens* se hayan naturalmente, y cinco localidades en cuatro islas de Hawai, donde *M. calvescens* ya está establecida. Finalmente se determinó el efecto del tamaño de grupo sobre la supervivencia larval en la Reserva, y sobre el peso de los adultos en el laboratorio.

Entre septiembre del 2003 y enero del 2005 se liberaron aproximadamente 690 hembras adultas y 570 machos adultos de *Euselasia chrysippe* en la Reserva Biológica Leonel Oviedo. Como resultado de las liberaciones se produjeron 149 masas de huevos en las hojas de los árboles de *Miconia calvescens* de la Reserva. No existió una diferencia en la cantidad de huevos por masa entre el campo y la Reserva. Las larvas se alimentaron de forma gregaria alineándose una a la par de la otra y a partir del tercer estadio consumieron todo el grosor de la hoja. Se movieron de hoja a hoja, y las de atrás siguieron caminos de seda dejados por los individuos más adelante. Se comprobó que bajo condiciones de laboratorio las larvas también pupan juntas y al mismo tiempo, y los adultos emergen por sexos el mismo día, aunque los machos emergieron aproximadamente 24 horas después que las hembras en todos los casos.

En ningún caso se observó evidencia de parasitoides de huevos en la Reserva. La mortalidad debida solo a huevos no eclosionados no presentó diferencias entre el campo y la Reserva. En todos los períodos hubo mortalidad de huevos debido a depredación (por hormigas), además hubo casos donde los huevos simplemente no eclosionaron, y casos donde la hoja que cargaba los huevos cayó provocando su muerte. Este tipo de mortalidad solo ocurrió durante los dos períodos secos.

La diferencia en la supervivencia entre períodos es evidente desde el principio, la supervivencia de los huevos en el período lluvioso 2004 es mucho mayor que en el seco 2005. Era más probable que las larvas durante los períodos secos murieran en estadios más tempranos que en los períodos lluviosos. El promedio de la temperatura máxima fue

menor durante el período seco 2005, al igual que el promedio de la temperatura mínima, aunque el período lluvioso 2004 también comparte las bajas temperaturas mínimas.

En general las diferencias entre las localidades en Costa Rica y Hawai en cuanto a la temperatura máxima y mínima diaria siguen el mismo patrón. Tres sitios en Hawai donde hay *Miconia calvescens* tienen temperatura mínimas más altas que sitios en Costa Rica, en los cuales viven *M. calvescens* y *Euselasia chrysippe*. El patrón de fluctuación mensual de temperatura es el mismo para todas las Islas Hawaianas, pero en los casos del Parque Nacional Hawaii Volcanoes y Kanalohuluhulu la temperatura mínima diaria promediada mensualmente es más baja que cualquier sitio en Costa Rica en donde viven las mariposas, ya que no excede los 13°C. En cuanto a la precipitación, aunque en promedio llueve menos en los 5 sitios en Hawai que en los de Costa Rica, la fluctuación de mes a mes es baja sin épocas secas definidas, como si lo es en la Reserva.

No hay diferencias significativas en la supervivencia larval entre los diferentes tamaños de cohorte desde la eclosión hasta el final del quinto estadio, pero la supervivencia hasta el final del sexto estadio es menor en las cohortes pequeñas. Hay un efecto significativo positivo del tamaño de grupo durante el periodo larval sobre el peso de los adultos de ambos sexos. Sin importar el tamaño de grupo, las hembras eran siempre más pesadas.

El comportamiento gregario en *Euselasia chrysippe* se mantiene durante todos los estadios en todos los sitios. El retener el fuerte comportamiento gregario aun en los estadios tardíos indica beneficios independientes del tamaño (Hochuli 2001). Uno de los aspectos más llamativos del comportamiento gregario de *E. chrysippe* es que las larvas forman y mantienen sus procesiones siguiendo caminos de seda. La base del comportamiento procesionario solo ha sido investigada en otros tres insectos (Fitzgerald & Pescador-Rubio 2002, Fitzgerald 2003, Costa *et al.* 2004, Fitzgerald *et al.* 2004). En los tres casos, al igual que en *E. chrysippe* las larvas se alinean de cabeza a cola en procesión, físicamente estimulan la punta del abdomen de los individuos que les preceden con sus cabezas y promueven el movimiento del grupo hacia adelante.

Las hembras de *E. chrysippe* emergen por lo menos 24 horas antes que los machos. Este fenómeno conocido como protoginia es raro en Lepidoptera y se da en especies de mariposas poliándricas en las cuales los procesos de producción de huevos empiezan hasta después de que las hembras emergen (Ramaswamy *et al.* 1997). La

razón por la cual los machos de *E. chrysippe* emergen de forma tardía es desconocida y merece mayor atención.

El tamaño de las masas de huevos encontradas en la Reserva concuerda con las del campo. Si eventualmente se decide introducir esta especie a Hawai el proceso de cría va a ser fundamental, por lo que se tiene que tener establecido un protocolo de crianza efectivo como el de este estudio. La temperatura ambiental afecta el crecimiento de las larvas en la Reserva, excepto al sexto estadio cuyo crecimiento es similar en la Reserva y laboratorio. El efecto es mayor sobre las larvas más pequeñas. El hecho de que no haya relación entre el estadio y la tasa de desarrollo en laboratorio, significa que las limitaciones impuestas sobre la tasa de desarrollo asociadas con el tamaño en la Reserva se ven reducidas a temperaturas promedio más altas. Puede ser que este aumento en la tasa de crecimiento en la Reserva se deba al cambio de color de las larvas al igual que a un cambio en el comportamiento mientras van creciendo, específicamente en los últimos dos estadios. Aunque el cambio de color en estas larvas gregarias también se podría deber a su papel de advertencia contra depredadores. Cuando las larvas en quinto o sexto estadio de *E. chrysippe* son molestadas uno de sus comportamientos defensivos es regurgitar una sustancia verde, posiblemente material vegetal o inclusive toxinas de la planta hospedera. También puede ser que esta especie no absorba ningún tipo de compuestos secundarios, y que el arrojar el contenido estomacal, el cual contiene los compuestos secundarios de la planta sea una defensa efectiva y parte de la razón por la cual esta especie es aposemática.

La alta mortalidad, y extinción local, observada en el período seco 2005 se debe a factores climáticos. En los otros tres períodos, aunque tienen curvas de supervivencia diferentes, se terminó con la misma supervivencia al final del período larval. Este patrón concuerda con lo reportado para especies gregarias de Lepidoptera y Symphyta (Hunter 2000). Intra-específicamente, la variación de esta alta mortalidad puede tener una gran oscilación en el espacio, o en el tiempo en un sitio (Cornell & Hawkins 1995, Zaluki *et al.* 2002, Ruf & Fiedler 2005), como en el presente estudio. Un factor que pudo afectar la supervivencia del sexto estadio en la Reserva es el parasitismo, aunque no se pudo determinar su incidencia ni su impacto en este estudio. Esto es muy importante porque en Hawai se han introducido muchas especies de taquínidos para controlar plagas (Funasaki *et al.* 1988). Las condiciones climáticas en el archipiélago de Hawai parecen ser favorables para la introducción de *Euselasia chrysippe*.

El tamaño de los grupos encontrados en cuarto y quinto estadio eran de similar tamaño en la Reserva y el campo, sugiriendo que se dan los mismos niveles de mortalidad. Incluso la mortalidad debido a huevos no eclosionados es similar. Esto sugiere que por lo menos las presiones sobre la supervivencia de *E. chrysippe* fueron similares en la Reserva, excepto por el parasitismo de huevos.

El tamaño de grupo (cohorte) de larvas afecta la supervivencia de las larvas hasta el final del sexto estadio. En otros estudios con otras especies que ponen huevos en grupos también se ha determinado que las larvas tienen una mayor supervivencia en grupos grandes que en grupos pequeños. Vivir en grupo tiene ambos, costos y beneficios para insectos fitófagos, pero la defensa contra depredadores es el beneficio más frecuentemente documentado (Tullberg *et al.* 2000, Hunter 2000). Aquí se aprecia un efecto climático sobre su supervivencia y además un efecto de tamaño de grupo. Es probable que ambos factores estén muy asociados en esta especie, ya que también se ha demostrado para otras especies que el comportamiento gregario tiene fuertes consecuencias sobre la termorregulación y viceversa (Bryant *et al.* 2000). El tamaño de grupo de las larvas también tiene un efecto positivo sobre el peso de los adultos. Estos resultados sobre *Euselasia chrysippe*, en el laboratorio, apoyan la hipótesis de que la agregación facilita la alimentación y el crecimiento larval (Denno & Benrey 1997).

Lista de cuadros**Página**

Cuadro 1. Comparación de variables ambientales entre el laboratorio y la Reserva.....	33
Cuadro 2. Duración de estadio de huevo para <i>Euselasia chrysippe</i> durante cuatro períodos en la Reserva, y las variables ambientales asociadas a cada período.....	34
Cuadro 3. Estado de masas de huevos de <i>Euselasia chrysippe</i> en <i>Miconia calvescens</i> observadas o recolectadas en el campo.....	35
Cuadro 4. Tablas de vida resumidas para los estadios inmaduros de <i>Euselasia chrysippe</i> sobre <i>Miconia calvescens</i> en la Reserva.....	36
Cuadro 5. Pendiente de la regresión entre la supervivencia y estadio larval de <i>Euselasia chrysippe</i> sobre <i>Miconia calvescens</i> durante cuatro períodos en la Reserva, y las variables.....	37
Cuadro 6. Promedio de precipitación mensual (en mm) en la Reserva y en cinco localidades en Costa Rica donde <i>Miconia calvescens</i> y <i>Euselasia chrysippe</i> ocurren naturalmente y cinco sitios en Hawai donde <i>M. calvescens</i> ha invadido.....	38

Lista de figuras	Página
Fig. 1. Sitios de colecta de adultos, masas de huevos y larvas de <i>Euselasia chrysippe</i> en <i>Miconia calvescens</i> , entre diciembre de 2003 y agosto del 2005, Costa Rica.	39
Fig. 2. Liberación de adultos y producción de masas de huevos de <i>Euselasia chrysippe</i> en la Reserva Biológica Leonel Oviedo, Costa Rica.	40
Fig. 3. Distribución del número de huevos por masas de huevos de <i>Euselasia chrysippe</i> encontradas en plantas de <i>Miconia calvescens</i>	41
Fig. 4. Comportamiento de <i>Euselasia chrysippe</i> en el laboratorio, alimentándose de <i>Miconia calvescens</i>	42
Fig. 5. Promedio (\pm EE) de la cantidad de larvas de <i>Euselasia chrysippe</i> por grupo, encontradas en <i>Miconia calvescens</i>	43
Fig. 6. Promedio (\pm DE) del tiempo de desarrollo (días) de cada estadio larval de <i>Euselasia chrysippe</i> en <i>Miconia calvescens</i>	44
Fig. 7. Relación entre tiempo de desarrollo (días) y estadio larval de <i>Euselasia chrysippe</i> en <i>Miconia calvescens</i>	45
Fig. 8. Supervivencia de individuos (promedio \pm EE) de <i>Euselasia chrysippe</i> sobre <i>Miconia calvescens</i>	46
Fig. 9. Curvas de supervivencia de <i>Euselasia chrysippe</i> sobre <i>Miconia calvescens</i>	47
Fig. 10. Eventos de depredación sobre larvas de <i>Euselasia chrysippe</i>	48
Fig. 11. Promedio (\pm DE) mensual de temperaturas ($^{\circ}$ C) mínima (A.) y máxima (B.) diarias en ocho localidades donde crece <i>Miconia calvescens</i>	49
Fig. 12. Supervivencia de individuos (promedio \pm EE) por estadio, separados por tamaño inicial de cohorte (masa de huevos) de <i>Euselasia chrysippe</i> sobre <i>Miconia calvescens</i> en la Reserva Biológica Leonel Oviedo durante el período lluvioso 2003.....	50
Fig. 13. Regresión del peso seco (miligramos) de individuos adultos de <i>Euselasia chrysippe</i> contra el tamaños de grupo en el cual las larvas fueron criadas en <i>Miconia calvescens</i> durante el sexto estadio, en el laboratorio (noviembre a diciembre 2006).....	51

En formato de artículo científico para ser sometido a la Revista de Biología Tropical – International Journal of Tropical Biology and Conservation.

Demografía, patrón de supervivencia y efectos del tamaño de grupo en larvas gregarias de *Euselasia chrysippe* (Lepidoptera: Riodinidae), un potencial agente de control biológico de *Miconia calvescens* (Melastomataceae) en Hawai

Pablo E. Allen Monge

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica; pabloallen@yahoo.com

Resumen: *Euselasia chrysippe* se alimenta gregariamente durante todos sus estadios larvales de *Miconia calvescens*, esta última es una especie invasora en Hawai y otras islas del Pacífico Sur. Estas larvas realizan todas sus actividades juntas, desde su movimiento procesionario hasta la muda. Aquí se estudio la demografía de esta especie tanto en el campo como en una siembra experimental, y el efecto climático sobre este patrón. Se encontró una correlación positiva entre el tamaño de grupo y la supervivencia de las larvas, la tasa de crecimiento larval y el peso de los adultos; aunque el mecanismo fisiológico que ocasiona esto es todavía desconocido. Las temperaturas por debajo de los 16°C ocasionaron una alta mortalidad larval. Durante períodos más favorables para las larvas la supervivencia fue variable y similar a la de otros lepidópteros gregarios. De acuerdo a la información climática disponible, la introducción de *E. chrysippe* a Hawai debe ser posible, por lo menos en cuanto a que las condiciones climáticas en Hawai son favorables para el desarrollo de las larvas. El éxito de introducción de esta especie dependerá mucho de factores como depredación y parasitismo. Las hembras adultas son 30% más pesadas que los machos y emergen un día antes.

Palabras clave: agregación, *Euselasia chrysippe*, *Miconia calvescens*, supervivencia larval, tamaño de grupo.

Miconia calvescens (DC) es una especie invasora dominante en algunas islas oceánicas tropicales del Pacífico Sur y Hawai. Esta especie es nativa en América desde el sur de México hasta el norte de Argentina y Chile (Medeiros & Loope 1997). Después de haber sido introducida como ornamental a principios de los años sesenta esta planta ha invadido una gran variedad de hábitats, incluyendo cultivos y bosques húmedos; fue

declarada una especie nociva en 1992 (Kaiser 2006). Se han probado varios métodos para su erradicación en Hawai, como rocío aéreo de herbicidas, extracción manual de plántulas y corta de árboles, pero los gigantescos bancos de semillas existentes (Loope 1997, Medeiros & Loope 1997) provocan que esos métodos costosos sean poco eficientes. Por esta razón la utilización del control biológico debe ser considerada como una buena opción para el control de esta especie. La selección del mejor agente para el control biológico es un paso crítico para tener éxito en un programa de este tipo. El conocimiento detallado de la biología de *Euselasia chrysippe* Bates (Riodinidae) sobre *M. calvescens* es necesario para evaluar la probabilidad del éxito de su utilización.

Riodinidae es una familia primordialmente Neotropical de mariposas ya que de las más de 1200 especies en esta familia solo 8% ocurren fuera del Neotrópico (DeVries 1991). En los últimos años se ha realizado una gran cantidad de investigaciones sobre riodínidos, principalmente en Sudamérica. Se han reportado ocho géneros nuevos para el neotrópico (Hall & Willmott 1995b, 1996c, Hall & Harvey 1998, 2001, Hall 2000, 2002, Hall & Callaghan 2003). Se han descrito 66 especies y seis subespecies nuevas en 24 géneros, incluyendo *Euselasia*, para el neotrópico. Principalmente en Ecuador, Perú y Colombia (Willmott & Hall 1994, Hall & Willmott 1995a, b, c, 1996a, b, c, 1998a, b, c, DeVries & Hall 1996, Hall & Austin 1997, Hall 1998a, b, 2000, Hall & Harvey 1998, 2001; Hall & Furtado 1999, Hall & Lamas 2001). El género *Euselasia* incluye 11% de las especies de riodínidos neotropicales (DeVries 1997) y entre las nuevas especies descritas 11 pertenecen a este género (Hall & Willmott 1995b, 1998b; Hall & Lamas 2001). Por lo menos hay 27 especies reportadas para Costa Rica-Panamá, de las cuales muchas son raras o se conoce muy poco sobre su biología. Los estadios larvales y las plantas hospederas son desconocidas para 15 de las especies reportadas para Costa Rica (DeVries 1997, Nishida 2007).

Euselasia chrysippe se encuentra desde Guatemala hasta Colombia. Ocurre comúnmente desde el nivel del mar hasta 1500 msnm. En Costa Rica está en ambas vertientes en bosque lluvioso primario y secundario (DeVries 1997). Se reporta a *Miconia elata* (DeVries et al. 1992) y a *M. calvescens* (DeVries 1997) como plantas hospederas de *E. chrysippe*, también a *M. trinervia* y *Conostegia rufescens* (Janzen & Hallwachs 2005), y a *M. impetiolaris* (Nishida 2007). Como en otros congéneres, las larvas de *E. chrysippe* son procesionarias y sincronizan su alimentación, movimientos, descanso y muda. Este comportamiento social ocurre en siete de las especies conocidas en Costa Rica (DeVries

1997, Nishida 2007). La información sobre los estadios larvales en este género sigue siendo muy escasa y fragmentada (Zanuncio *et al.* 1990, Zanuncio *et al.* 1995, Brévignon 1997).

La sociabilidad en Lepidoptera se caracteriza por poner los huevos en grupos (Stamp 1980, Courtney 1984, Hunter 2000), agregación de las larvas (Sillén-Tullberg & Leimar 1988, Fitzgerald 1995, Tullberg & Hunter 1996, Costa & Pierce 1997, Reader & Hochuli 2003, Costa & Ross 2003) y perchas comunales en los adultos (Benson & Emmel 1973). Algunas sociedades de lepidópteros incluyen el uso de feromonas para forrajear y la utilización de caminos de reclutamiento (Fitzgerald & Pescador-Rubio 2002 y Fitzgerald 2003). La mayoría de los estudios realizados sobre el gregarismo en Lepidoptera, se han llevado a cabo con especies en las cuales los primeros tres o cuatro estadios inmaduros son gregarios, mientras que los últimos son solitarios (Tsubaki & Shiotsu 1982, Damman 1987, Bernays 1997, Denno & Benrey 1997, Clark & Faeth 1997, 1998, Klok & Chown 1999, Fordyce & Agrawal 2001, Fitzgerald & Pescador-Rubio 2002, Reader & Hochuli 2003, Costa & Ross 2003, Despland & Hamzeh 2004, Inouye & Johnson 2005). Esta transición de comportamiento gregario a solitario es común en las larvas de Lepidoptera (Fitzgerald 1995, Despland & Hamzeh 2004).

El comportamiento gregario en las larvas de Lepidoptera ocurre en más de 20 familias de las 130 familias de lepidópteros. Debido a que este comportamiento se presenta en familias con diferente relación filogenética es muy probable que el comportamiento haya evolucionado independientemente varias veces, posiblemente como respuesta a presiones selectivas similares (Costa & Pierce 1997). Se estima que el gregarismo ha evolucionado independientemente más de 23 veces en la superfamilia Papilionoidea (sin incluir las familias Lycaenidae y Riodinidae), y se considera que el poner huevos solitarios es un carácter plesiomórfico (Sillén-Tullberg 1988). Las agregaciones de larvas están directamente relacionadas con la puesta de huevos en grupo, prácticamente todas las agregaciones de larvas son el resultado de una misma puesta de huevos (Sillén-Tullberg 1988). Stamp (1980) estima que aproximadamente el 5% (no más de 10% en una área geográfica determinada) de las especies de mariposas del mundo ponen los huevos en grupo. Aunque no todas las especies de Lepidoptera que ponen huevos en grupo presentan larvas gregarias (DeVries 1987, Clark y Faeth 1998, Bryant *et al.* 2000, Hunter 2000). Una revisión de la historia natural de Lepidoptera en Costa Rica (DeVries 1987, 1997) sugiere que el comportamiento de agregación (poner

huevos en grupo y alimentación gregaria) es más común en el Neotrópico que en cualquier otra región del mundo (Inouye & Johnson 2005).

Una de las áreas que requieren de mayor investigación para lograr comprender la evolución del comportamiento social en Lepidoptera, es el comportamiento y ecología de las larvas (Costa & Pierce 1997). Los beneficios de los agrupamientos larvales son varios. Por ejemplo, para las especies gregarias, la mayor probabilidad de ser detectadas por depredadores puede ser contrarrestada por defensas anti-depredador como: mal sabor, glándulas de esencias repelentes, pelos largos o espinas, tiendas de seda, refugios de hojas, movimientos violentos de cabeza coordinados (Costa 1997), y regurgitar toxinas de la planta hospedera (ej.: *Malacosoma americanum*, Peterson *et al.* 1987). Similarmente, la localización del recurso alimenticio y su asimilación se pueden mejorar por medio de una combinación de termorregulación por comportamiento (Bryant *et al.* 2000) y forrajeo cooperativo (Fordyce 2003) o sincronizado. En algunas especies de orugas las débiles mandíbulas de algunos estadios tempranos no pueden atravesar la fuerte cutícula de su planta hospedera, pero una vez penetrada por una larva más grande todas las larvas se concentran en esa área, y así se promueve la supervivencia individual a través del comportamiento grupal (Costa 1997). Por ejemplo, en *Chlosyne lacinia* el rápido desarrollo y mayor supervivencia son atribuidas a la habilidad de superar la dureza de la planta hospedera (Clark & Faeth 1997). En otro caso se ha probado que un mayor tamaño de grupo es eficiente para sobre ponerse a la barrera que imponen los tricomas (Fordyce & Agrawal 2001, Fordyce 2006), *Battus philenor* (Papilionidae) logra un mayor crecimiento larval, pero no una mayor supervivencia en grupos de mayor tamaño. El crecimiento rápido puede ser un importante beneficio indirecto de vivir en grupos grandes, ya que las larvas en su primer estadio parecen ser muy susceptibles a la depredación (Fordyce & Agrawal 2001). Las tasas de crecimiento mayores llevan a reducir el tiempo de desarrollo, con lo que se reduce el tiempo que las orugas están expuestas a depredadores y parasitoides, la probabilidad de condiciones abióticas adversas, y la disminución de la calidad del alimento (Stamp & Bower 1990a). En *Malacosoma americanum* (Lasiocampidae) la supervivencia tampoco parece verse afectada por el tamaño del grupo, pero el crecimiento larval sí; tal vez causado por una mejor termorregulación (Costa & Ross 2003). Una mejora en la termorregulación se ha encontrado en los estadios tempranos de *Imbrasia belina* (Saturniidae) ya que las agrupaciones les permiten a los individuos de estos estadios alcanzar temperaturas

mayores y estables, y a reducir la tasa de pérdida de agua (Klok & Chown 1999), logrando una mayor supervivencia. De su estudio, Clark y Faeth (1997) concluyeron que el incremento en supervivencia de las larvas en grupos más grandes indica que estos grupos tienen defensas más efectivas contra depredadores aéreos, o que su supervivencia se ve mejorada por alimentación facilitada o ambas. Esto indica que muchas veces no es fácil determinar la ventaja de grupos de mayor tamaño, y no queda claro si es una ventaja defensiva o fisiológica, o ambas.

La mortalidad, supervivencia larval y dinámica de poblaciones ha sido bien estudiada para varias especies de mariposas. En la mayoría de estos casos las especies son plagas agrícolas como en el caso de *Mussidia nigrivenella* (Pyralidae) de maíz en Benin (Se'tamou *et al.* 2000), *Phyllocnistis citrella* (Gracillaridae) de cítricos en los Estados Unidos y México (Legaspi *et al.* 2001), *Carposina sasakii* (Carposinidae) de manzanas y melocotones en Corea (Kim & Lee 2002), *Diatrea grandiosella* (Crambidae) de maíz en los Estados Unidos (Baskauf 2003) y *Sitotroga cerealella* (Gelichidae) de maíz almacenado en el Oeste de África (Hansen *et al.* 2004). Se han generado más tablas de vida para insectos herbívoros que para cualquier otro grupo, principalmente por esta importancia como plagas o agentes de control de malezas. Con pocas excepciones, estas tablas solo se calculan con los estadios pre-adulto, ya que el destino de los adultos es difícil de seguir. El objetivo general de este estudio fue generar tablas de vida para los estadios pre-adulto de *Euselasia chrysippe* en *Miconia calvescens*; además recopilar información sobre sus requerimientos ambientales y determinar las principales fuentes de mortalidad de las larvas en sus diferentes estadios. Esta información es necesaria para poder implementar un programa de introducción de *E. chrysippe* en Hawai como un agente de control biológico para *Miconia calvescens*. Como objetivos específicos se tenía probar las hipótesis de que el comportamiento gregario en esta especie favorece la supervivencia larval, y que este comportamiento facilita el crecimiento larval.

MATERIALES Y MÉTODOS

Recolección de material y datos de campo: Entre diciembre del 2003 y agosto del 2005 se recolectaron masas de huevos y larvas de individuos silvestres de *Euselasia chrysippe*. En Alajuela los sitios de colecta fueron los alrededores de la Laguna Hule (10°18'15" N,

84°12'23" O; 750 msnm) y el borde norte del Lago Arenal (10°28'17" N, 84°46'11" O; 525 msnm); en Heredia las cercanías de El Ángel-Cariblanco (10°15'44.2" N, 84°10'19" O; 750 msnm) y en la Estación Biológica La Selva (10°25'52" N, 84°00'12" O; 50msnm); en Cartago en Vereh (9°47' N, 83°31' O; 1200msnm), Jabillos (9°54' N, 83°37' O; 750 msnm) y Jicotea (9°48'29" N, 83°31'23" O; 900 msnm); en Limón en la Reserva Biológica Hitoy Cerere (9°40'19" N, 83°01'28" O; 100 msnm); en Puntarenas en la Estación Biológica Las Cruces (8°47'28" N, 82°57'26" O; 1095 msnm), y en San José en el Cerro Nara (9°30' N; 84°01'2 O; 1000 msnm). Estas localidades se encuentran distribuidas a lo largo del eje central de Costa Rica (Fig. 1). Algunos sitios fueron visitados varias veces durante el estudio, de una a siete veces. En cada sitio se identificaron, marcaron y midieron todos los árboles de *M. calvescens* mayores a 3 m de altura, y todas las plantas menores a 3m que fueron revisadas.

Para la recolecta de *E. chrysippe* en el campo se revisaron todas las hojas de *M. calvescens* en plantas con altura menor a los 3 m. En árboles (5-8) mayores a 3 m se cortaron ramas (1 o 2) y se revisaron todas las hojas (30-80 por árbol/visita). Para cada sitio se anotó la cantidad de plantas revisadas y el número de larvas o masas encontradas y colectadas. En el campo se tomaron fotos digitales (Nikon Coolpix 4500) de las masas de huevos y las larvas. En ocasiones el material no fue recolectado, solo fotografiado en el campo. Con esto se obtuvieron datos sobre la cantidad de huevos por masa, y el estadio y cantidad de las larvas en el campo.

Cuando fue posible se determinó si la mortalidad de los huevos fue causada por parasitoides o depredadores. Los parasitoides himenópteros dejan un agujero de salida cuando emergen del huevo, y los huevos que todavía contienen larvas de parasitoides son detectados por su coloración oscura. En el caso de depredadores, la ausencia de algunos huevos de una masa en la que todavía no han eclosionado las larvas es evidencia suficiente para concluir que fueron depredados.

Las hojas con huevos o larvas fueron trasladadas en bolsas plásticas al laboratorio 170, en la Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica (UCR), San Pedro de Montes de Oca, San José. Las masas de huevos, adheridas a una sección de sus respectivas hojas, fueron colocadas en cajas de petri hasta su eclosión. Las larvas se criaron en plantas de *M. calvescens* (0.30 m-0.80 m de altura con 4 a 8 hojas) creciendo en macetas plásticas (diámetro de 20cm). Se colocaron las macetas en recipientes con agua (5cm) para evitar el escape de las larvas. A veces fue necesario cambiar las plantas cuando

estas fueron defoliadas completamente por las larvas. Después de que las larvas puparon en las macetas u hojas restantes, las macetas fueron trasladadas a una cámara de ambiente controlado (Modelo 518, Electro-Tech Systems). Cuando los adultos emergieron fueron liberados en la Reserva Biológica Leonel Oviedo cerca de *M. calvescens* plantadas.

Sitio de estudio: Como campo experimental se utilizó La Reserva Biológica Leonel Oviedo (la Reserva). El sitio es un bosque secundario de 0.75 hectáreas ubicado en el centro del campus universitario de la UCR, (9°56'15"N; 84°03'00"O; 1200 msnm). En el presente las especies de árboles dominantes son *Cecropia obtusifolia*, *Cordia glabra*, *Croton xalapensis*, *Inga vera*, *Ficus* sp., *Cupania guatemalensis* y *Acnistus arborescens*. Entre julio del 2002 y marzo del 2003 se sembraron 20 plantas de *Miconia calvescens* cerca del borde noroeste. En septiembre del 2003 estas 20 plantas medían en promedio (\pm DE) 1.8 ± 0.7 m de altura; en septiembre del 2006 los 12 árboles restantes median en promedio 4.2 ± 1.0 m. Esta área de la Reserva se caracteriza por tener varios árboles grandes de *Erythrina poeppigiana* y un sotobosque bajo y denso. El área en general se caracteriza por una época seca con poca o ninguna lluvia entre diciembre y abril. Durante la época seca se regaron las plantas de *M. calvescens* semanalmente.

Cría en el laboratorio y en la Reserva: Las larvas traídas del campo al laboratorio fueron monitoreadas diariamente, cada día se les tomó una foto digital (Nikkon Coolpix 4500) con la que luego se pudo determinar con exactitud la de cantidad de larvas. Se procedió de igual manera con larvas que eclosionaron en el laboratorio de masas traídas del campo. Con esto se obtuvieron los datos de supervivencia y duración de los estadios larvales en condiciones de laboratorio para *E. chrysippe*. El número de días que tarda cada estadio se ha utilizado para estimar la tasa de crecimiento larval en estudios de este tipo (Feeny *et al.* 1985).

Luego de que los adultos fueron liberados en la Reserva se inició el monitoreo de las plantas de *M. calvescens* para determinar cuando estos adultos ponían masas de huevos y donde. Los datos obtenidos para estas mariposas desde septiembre de 2003 hasta marzo 2005 sirvieron para elaborar las tablas de vida. Al igual que en el laboratorio se les tomaron fotos digitales, primero para cuantificar la cantidad de huevos por masa y después para obtener los datos de cantidad de larvas y cambios de estadio larval. Se

realizaron censos en la Reserva cada 2 días. Las larvas en sexto estadio abandonan la planta para pupar en otro sitio, por lo que fue imposible determinar la supervivencia pupal en la Reserva. A partir de estos datos se calculó la supervivencia larval de cada una de las cohortes (cada masa individual) a lo largo de todos los estadios, así como la duración de cada estadio.

Para determinar si la cría en el laboratorio estaba teniendo un efecto negativo sobre la progenie (los huevos que fueron depositados en la Reserva), varias masas y larvas en diferentes estadios fueron extraídos de la Reserva y criados en el laboratorio, donde se siguió el mismo protocolo de crianza descrito anteriormente. Esto se realizó entre abril y diciembre de 2004.

Se comparó la duración en días de cada estadio entre el laboratorio y la Reserva. Solo se usaron datos de cohortes que lograron sobrevivir hasta el final de sexto estadio. Para comparar el efecto de las dos condiciones de crianza sobre la duración de cada estadio se realizaron pruebas t-student. Para comparar la tasa de desarrollo entre estadios en la Reserva y en el laboratorio se realizaron regresiones lineares simples, entre estadio y duración del estadio, las pendientes de las regresiones fueron comparadas usando una prueba t (Zar 1999, 360p.). Las siguientes variables ambientales fueron comparadas entre La Reserva y el laboratorio usando pruebas t-student: 1. temperatura máxima diaria, 2. temperatura mínima diaria, 3. diferencia entre temperaturas máxima y mínima (como indicador de la magnitud del cambio diario en temperatura) y 4. porcentaje de humedad relativa. Los datos meteorológicos de la Reserva fueron obtenidos de la estación meteorológica CIGEFI del Instituto Meteorológico Nacional ubicada en la Ciudad de la Investigación de la UCR en Sabanilla de Montes de Oca (09°56'11" N, 84°02'43" O; 1210 msnm). Los datos en el laboratorio se tomaron usando un datalogger HOBO®. Se compararon los datos de septiembre del 2004 hasta enero del 2005.

Supervivencia en la Reserva: Durante el estudio se establecieron cuatro períodos de tiempo en base a la producción de masas de huevos y a la disponibilidad de adultos de *E. chrysippe* para liberar en la Reserva. El estudio se extendió durante 20 meses, abarcando dos épocas lluviosas y dos secas. Estos períodos son los siguientes: 1) 8 de septiembre al 30 de diciembre del 2003 (lluvioso 2003), 2) 19 de diciembre del 2003 al 29 de marzo del 2004 (seco 2004), 3) 28 de julio a 15 de noviembre del 2004 (lluvioso 2004),

y 4) 29 de diciembre del 2004 al 2 de abril del 2005 (seco 2005). Los períodos abarcan desde el día que la primera masa de huevos es depositada hasta el día en el que la última larva desaparece. De esta manera fue posible determinar el efecto ambiental sobre la supervivencia de las larvas. Primero se comparó la duración del estadio de huevo entre períodos usando una ANDEVA de un factor. En estas pruebas y los demás análisis de varianza realizados, se usó la prueba a posteriori de Tukey para evaluar las diferencias entre promedios. Lo mismo se hizo con las variables ambientales: porcentaje de humedad relativa, temperatura máxima y mínima durante ese estadio (estación meteorológica CIGEFI del IMN).

La supervivencia larval se obtuvo a partir de las tablas de vida que se construyeron para cada cohorte (masa de huevos). Todos los datos de supervivencia se convirtieron a supervivencia estadio-específica (la proporción de cada cohorte que entró a la población como huevo que sobrevive hasta cada estadio larval). La tasa de supervivencia larval se comparó entre períodos y se relacionó con las mismas variables ambientales: porcentaje de humedad relativa, temperatura máxima y mínima, las cuales fueron obtenidas de forma diaria (estación meteorológica del IMN). La tasa de supervivencia larval se obtuvo haciendo regresiones del logaritmo (base 10) de la proporción que sobrevivió por estadio contra el estadio (curvas de supervivencia). Se obtuvo la pendiente para cada cohorte (Hunter 2000) y se compararon los promedios entre períodos (lluvioso 2003, seco 2004, lluvioso 2004 y seco 2005). Las pendientes se compararon entre períodos usando un ANDEVA de un factor. Las tres variables ambientales, porcentaje de humedad relativa, temperatura máxima y mínima, se compararon entre los cuatro períodos usando ANDEVAs de un factor. Para estas comparaciones se tomaron en cuenta todos los días entre la eclosión de la primera cohorte hasta la desaparición de la última larva.

Comparación de datos climáticos entre Costa Rica y Hawai: Las condiciones meteorológicas de la Reserva fueron comparadas de forma gráfica y tabular contra las condiciones de varias localidades en Costa Rica, donde ambas *Euselasia chrysippe* y *Miconia calvescens* se hayan naturalmente, y cinco localidades en cuatro islas de Hawai, Hilo y Parque Nacional Hawaii Volcanoes (Hawai), Aeropuerto de Hana (Maui), Kaneohe Mauka (Oahu) y Kanaloahuluhulu (Kauai), donde *M. calvescens* ya está establecida (Kaiser 2006). Con los datos de supervivencia en la Reserva y sus condiciones climáticas fue posible identificar áreas donde de acuerdo al clima sea factible la introducción de *E.*

chrysippe en Hawai. Para esto se utilizó precipitación anual, y temperaturas máxima y mínima diarias de forma mensual.

Los datos meteorológicos para la Reserva (agosto 2003 - febrero 2006) fueron obtenidos de la estación meteorológica CIGEFI. El Instituto Costarricense de Electricidad (ICE) aportó los datos de precipitación de tres sitios de recolecta de *E. chrysippe* y *M. calvescens* alrededor del país (Arenal, Cariblanco y Platanillo; 2002-2004). Los datos en el laboratorio se tomaron usando un datalogger HOBO® (septiembre 2004 - enero 2005). Los datos meteorológicos de La Selva (1987-2006) y Las Cruces (1994-1998) fueron aportados por la Organización para Estudios Tropicales (OTS 2006). Los datos de Hawai fueron recopilados (1971-2000) por el Western Regional Climate Center (WRCC 2006).

Efecto del tamaño de grupo sobre la supervivencia larval en la Reserva: Se utilizaron los datos de cohortes establecidas durante el período lluvioso 2003 (septiembre-diciembre 2003). Este contaba con el tamaño de muestra más grande. El efecto de tamaño de grupo sobre la supervivencia se determinó comparando la proporción de individuos vivos al final de cada estadio larval en tres categorías de tamaño de cohorte. Estas categorías se hicieron en base a la cantidad inicial de huevos y se separaron de la siguiente manera: 1) menos de 50 huevos (pequeña); 2) entre 51 y 80 huevos (mediana); y 3) de 81 o más huevos (grande). La supervivencia larval se obtuvo a partir de las tablas de vida que se construyeron para cada cohorte (masa de huevos). Todos los datos de supervivencia se convirtieron a supervivencia estadio-específica (la proporción de cada cohorte que entró a la población como huevo que sobrevive hasta cada estadio larval). Se promedió el valor de la supervivencia de cada estadio por período usando los valores de cada cohorte, y esto fue utilizado para comparar entre categorías. Se compararon usando ANDEVAs de un factor en cada estadio (Eclosión= cantidad inicial de larvas y seis estadios); antes los datos fueron normalizados utilizando la transformación arco seno por tratarse de proporciones.

Efecto del tamaño de grupo larval sobre el peso de los adultos: Este experimento se realizó en la Escuela de Biología, UCR, en noviembre y diciembre del 2006. Para cuantificar el efecto de tamaño de grupo sobre el peso de los adultos de *Euselasia chrysippe* se criaron larvas bajo cuatro tratamientos: 1, 5, 10 y 20 larvas por grupo. Para esto se utilizaron los individuos de dos cohortes de la misma edad recolectadas en el

campo el mismo día (4 de noviembre) en diferentes árboles (Jicotea) una con 48 y otra con 52 individuos. Ambas cohortes fueron separadas en los diferentes tratamientos dos días antes de mudar al sexto estadio. En 20 plantas de *Miconia calvescens* se colocó solo una larva (8 y 12 de cada cohorte), en cuatro plantas se colocaron 5 larvas por planta (2 grupos por cohorte), en dos plantas se colocaron 10 larvas por planta (un grupo por cohorte) y en dos plantas se colocaron 20 larvas por planta (un grupo por cohorte). Se incluyó larvas de ambas cohortes para cada tratamiento. Las larvas se criaron en plantas de *M. calvescens* (0.30 m-0.80 m de altura con 4 a 8 hojas) creciendo en macetas plásticas (diámetro de 20cm). Se colocaron las macetas en recipientes con agua (5cm) para evitar el escape de las larvas. Luego de que las larvas puparan estas fueron colocadas en jaulas dentro del laboratorio. Al emerger los adultos fueron matados en un congelador (15min) y luego colocados dentro de un horno (40°C) durante 24 horas. Finalmente se tomó la masa corporal seca ($\text{mg} \pm 0.5\text{mg}$) de cada individuo. Para examinar el efecto del tamaño de grupo sobre el peso seco de los adultos se utilizaron regresiones lineares simples de datos transformados a logaritmos. Los resultados fueron separados por sexo, y se comparó la pendiente y elevación de las regresiones para determinar diferencias entre sexos usando pruebas t (Zar 1999, 360-364p).

RESULTADOS

Demografía en el campo y en la Reserva: Entre septiembre del 2003 y enero del 2005 se liberaron aproximadamente 690 hembras adultas y 570 machos adultos de *Euselasia chrysippe* en la Reserva Biológica Leonel Oviedo (Fig. 2). La mayor cantidad de hembras liberadas se debe a un sesgo hacia la producción de hembras en el laboratorio ($t_p = 2.84$, $gl = 29$, $p = 0.008$). Por cohorte se produjeron 18.3 hembras (DE= 8.1, N=29) y 15.8 machos (DE= 8.4, N=29). Como resultado de las liberaciones se produjeron 149 masas de huevos en las hojas de los árboles de *Miconia calvescens* de la Reserva (Fig. 2). La mayoría de las masas fueron puestas entre la semana y las tres semanas después de que las hembras fueron liberadas. Se observaron hembras ovipositando en las plantas, y no se observaron machos en la Reserva. De acuerdo a las fechas de liberación y oviposición de huevos, la puesta más tardía ocurrió un mínimo de 25 días después de la liberación

(Fig. 2). En la Fig. 2 se aprecia la marcada estación seca que afecta esta región del Valle Central de Costa Rica entre diciembre y abril.

El tamaño de las masas de huevos, incluyendo todos los sitios (10 localidades) de campo, osciló entre 13 y 134, con un promedio de 62.7 huevos por masa (DE= 22.3, N= 84); su distribución no difiere de la normal (SW-W= 0.98, $p= 0.40$, Fig. 3). En la Reserva el tamaño de las masas osciló entre 15 y 131, con un promedio de 67.2 huevos por masa (DE= 19.4, N= 158); también presenta una distribución normal (SW-W= 0.99, $p= 0.25$, Fig. 3). No existió una diferencia en la cantidad de huevos por masa entre el campo y la Reserva ($t= -1.61$, $gl= 240$, $p= 0.108$), aunque parece que hay una tendencia hacia un mayor número de huevos en la Reserva.

Comportamiento larval en la Reserva y el laboratorio: Las larvas del primer y segundo estadio se alimentaron del envés de la hoja, raspando la superficie (Fig. 4A). Las larvas se alimentaron de forma gregaria alineándose una a la par de la otra y a partir del tercer estadio consumieron todo el grosor de la hoja (Fig. 4B, C). Se movieron de hoja a hoja, y las de atrás siguieron los caminos de seda dejados por los individuos más adelante. En el laboratorio se observó cómo, aunque algunas larvas fueron separadas del resto (intervención artificial), siempre lograron volver con el grupo siguiendo estos caminos. En cuatro cohortes se desarrolló un individuo (2 en un caso) más pequeño que el resto (Fig. E y F). Al sincronizar su alimentación existe la posibilidad de que algún individuo quede rezagado y no se alimente lo suficiente, y como resultado se obtienen adultos más pequeños (Fig. G). En este estudio se comprobó que bajo condiciones de laboratorio las larvas también pupan juntas y al mismo tiempo, y los adultos emergen por sexos el mismo día (Fig. 4D), aunque los machos emergieron aproximadamente 24 horas después que las hembras en todos los casos (N>30 cohortes). Estas larvas pasan por seis estadios larvales antes de entrar en pre-pupa (N= 19 cohortes Reserva, N> 30 cohortes laboratorio).

Tamaño de grupos en el campo y en la Reserva: Para algunos estadios se encontró una mayor cantidad de larvas por grupo en el campo y para otros no (Fig. 5). Habían más larvas en segundo estadio larval en el campo ($t= 2.11$, $gl= 57$, $p= 0.039$), y como se puede apreciar en la Fig. 5, estos grupos eran más grandes inclusive que los encontrados en primer estadio. Para el tercer estadio los grupos del campo también eran más grandes

que los encontrados en la Reserva ($t= 2.6$, $gl= 47$, $p= 0.01$). Pero para los estadios primero ($t= 0.82$, $gl= 78$, $p= 0.42$), cuarto ($t= 0.36$, $gl= 36$, $p= 0.72$) y quinto ($t= 0.071$, $gl= 28$, $p= 0.94$) no se encontraron diferencias.

Duración de estadios larvales en la Reserva y el laboratorio: Las duraciones de todos los estadios larvales, menos el último, eran mayores en la Reserva que en el laboratorio. El primer estadio duró casi 2.5 días más en la Reserva que en el laboratorio ($t= -4.16$, $gl= 38$, $p= 0.0002$, Fig. 6). El segundo estadio se desarrolló más lento en la Reserva ($t= -4.22$, $gl= 40$, $p< 0.0001$) e igual el tercer estadio ($t= -5.23$, $gl= 47$, $p< 0.0001$). El cuarto estadio duró 1.5 días más en la Reserva ($t= -6.69$, $gl= 52$, $p< 0.0001$). El quinto estadio también se desarrolló más lento en la Reserva ($t= -3.34$, $gl= 52$, $p= 0.0015$). No hay diferencia en la duración del sexto estadio entre el campo y el laboratorio ($t= 1.19$, $gl= 54$, $p= 0.24$, Fig. 6). En general la duración de los diferentes estadios en el laboratorio se mantuvo relativamente constante ($\beta= -0.07$, $F_{1,131}= 0.56$, $p= 0.46$, Fig. 7), mientras que en la Reserva decrece significativamente en los estadios mayores, con una tasa constante ($\beta= -0.69$, $F_{1,160}= 142.9$, $p< 0.0001$, Fig. 7); las pendientes son significativamente diferentes ($t= 2.77$, $gl= 8$, $p= 0.024$). La duración del período larval desde la eclosión hasta el final del sexto estadio fue menor en el laboratorio (promedio = 36.5 ± 3.8 días) que en la Reserva (promedio = 46.6 ± 5.0 días) ($t= 4.9$, $gl= 24$, $p< 0.0001$).

Con respecto a las variables ambientales se encontró que en la Reserva se percibieron temperaturas diarias máximas más altas que en el laboratorio ($t= -4.65$, $gl= 260$, $p< 0.0001$, Cuadro 1), con una oscilación entre 18.2 y 26.6 °C, y en el laboratorio entre 19.8 y 25.6 °C. En cambio se percibieron temperaturas mínimas más bajas en la Reserva ($t= 31.2$, $gl= 260$, $p< 0.0001$, Cuadro 1), con una oscilación en la Reserva entre 13.1 y 18.9 °C, y en el laboratorio entre 18.7 y 23.6 °C. A esto se debe que la diferencia entre temperatura máxima y mínima sea mayor en la Reserva que en el laboratorio ($t= -30.7$, $gl= 260$, $p< 0.0001$, Cuadro 1). La humedad relativa fue mayor en la Reserva ($t= -22.9$, $gl= 260$, $p< 0.0001$, Cuadro 1), oscilando entre 69 y 93.5% en comparación a una oscilación entre 57.8 y 77.8% en el laboratorio.

Supervivencia en la Reserva: El tiempo que tomó para que las larvas *E. chrysippe* eclosionaran del huevo fue mayor en el período seco 2005 ($F_{3,56}= 4.72$, $p= 0.005$, Cuadro 2) que en los otros períodos, con un oscilación entre 25 y 43 días. Para los demás

períodos juntos la oscilación fue entre 21 y 37 días. En cuanto a la comparación de variables ambientales entre períodos para este estadio se encontró que la temperatura máxima fue mayor durante ambos períodos lluviosos y menor durante el período seco 2005 ($F_{3,254} = 38.4$, $p < 0.0001$, Cuadro 2); la temperatura mínima también fue menor durante el período seco 2005 ($F_{3,254} = 13.9$, $p < 0.0001$). En cuanto a la humedad relativa los períodos lluvioso 2003 y seco 2004 presentan menores porcentajes en comparación a los períodos lluvioso 2004 y seco 2005 ($F_{3,254} = 36.0$, $p < 0.0001$).

En ningún caso se observó evidencia de parasitoides de huevos en la Reserva. En el campo (10 localidades) en el 24.2% de las cohortes no eclosionó ni un solo huevo; de estas cohortes 73.3% fueron parasitadas (Cuadro 3). Esto fue importante ya que si la mortalidad de huevos por cohorte no era total, era muy baja, ya sea en el campo o en la reserva. La mortalidad debida solo a huevos no eclosionados no presentó diferencias entre el campo y la Reserva ($t = 1.13$, $gl = 149$, $p = 0.26$), en el campo se encontró una mortalidad de 13.8 % (DE= 24.6, N= 47) y en la Reserva 17.1% (DE= 20.3, N= 104). No hubo diferencia entre la cantidad de huevos por cohorte entre períodos ($F_{3,88} = 2.30$, $p = 0.88$, Cuadro 4). En todos los períodos hubo mortalidad de huevos debido a depredación (por hormigas), además en el período lluvioso 2003 hubo un caso donde los huevos simplemente no eclosionaron y en el período seco 2004 dos casos donde la hoja que cargaba los huevos cayó provocando su muerte. Este tipo de mortalidad solo ocurrió durante los dos períodos secos. En el período seco 2005 la mitad de las cohortes se pierden en este estadio (Cuadro 4): cinco caen con la hoja, tres son depredadas, tres no eclosionan, dos eclosionan pero las larvas aparecen muertas a la par de la masa sin haber comido (sin evidencia de depredadores) y tres eclosionan pero no hay rastro de las larvas ni de que se alimentaron.

La diferencia en la supervivencia entre períodos es evidente desde el principio, la supervivencia de los huevos en el período lluvioso 2004 es mucho mayor que en el seco 2005 (Fig. 8). La supervivencia en el período seco 2005 al quinto estadio fue de 0.0% (Cuadro 4, Fig. 8). Para los otros períodos la supervivencia larval hasta el final del sexto estadio fue alrededor de 10%. Ni la cantidad de cohortes ($\chi^2 = 3.51$, $gl = 2$, $p = 0.17$) ni la cantidad de larvas por cohorte ($F_{2,16} = 0.540$, $p = 0.59$) que logran terminar el sexto estadio difirió entre estos tres períodos, lluvioso 2003, seco 2004 y lluvioso 2004 (Cuadro 4). La tasa de supervivencia en el laboratorio decrece lenta y constantemente hasta el final del

sexto estadio (Fig. 8), alcanzando una supervivencia de 63.1% (DE= 7.1, N= 7) de huevo hasta adulto. Ninguna cohorte reporta una mortalidad de 100% en el laboratorio.

Era más probable que las larvas durante los períodos secos murieran en estadios más tempranos que en los períodos lluviosos ($F_{3,88} = 7.91$, $p < 0.0001$, Cuadro 5, Fig. 9). El porcentaje de humedad relativa fue mayor en el período lluvioso 2004 y menor en el seco 2004 ($F_{3,302} = 31.8$, $p < 0.0001$). El promedio de la temperatura máxima fue menor durante el período seco 2005 ($F_{3,307} = 4.76$, $p = 0.003$) al igual que el promedio de la temperatura mínima ($F_{3,303} = 7.03$, $p < 0.0001$, Cuadro 5), aunque el período lluvioso 2004 también comparte las bajas temperaturas mínimas.

Se tienen varias observaciones aisladas de depredación sobre las larvas de *E. chrysippe*. Durante este estudio una cohorte de 12 larvas en tercer estadio fue depredada por una araña (Salticidae, Fig. 10A) y un individuo en sexto estadio fue depredado por una avispa (Vespidae: *Polybia* sp., Fig. 10B). En el laboratorio también se observó a un chinche asesino (Reduviidae, Fig. 10C) depredando a una larva recién eclosionada.

Comparación de datos climáticos entre Costa Rica y Hawaii: Hasta donde llega el conocimiento actual en Costa Rica no hay un lugar donde haya *Miconia calvescens* y no haya *Euselasia chrysippe*, y si ocurre lo contrario (Janzen & Hallwachs 2005). Por lo que sería prudente decir que las limitaciones climáticas que afectan la distribución de *M. calvescens* en Costa Rica caben dentro del espectro de tolerancia de *E. chrysippe*. En general las diferencias entre las localidades en Costa Rica y Hawaii en cuanto a la temperatura máxima y mínima diaria siguen el mismo patrón (Fig. 11A, B), excepto por algunas diferencias dentro de Costa Rica. Tres sitios en Hawaii donde hay *Miconia calvescens* tienen temperatura mínimas más altas que sitios en Costa Rica, en los cuales viven *M. calvescens* y *Euselasia chrysippe* (Fig. 11A). En la Reserva donde se realizó parte de este estudio la temperatura bajo de los 17°C a finales del 2004 y principios del 2005 (períodos lluvioso 2004 y seco 2005, Fig. 11A). El patrón de fluctuación mensual de temperatura es el mismo para todas las Islas Hawaianas (Fig. 11A, B), pero en los casos del Parque Nacional Hawaii Volcanoes (Hawaii) y Kanaloahuluhulu (Kauai) la temperatura mínima diaria promediada mensualmente es más baja que cualquier sitio en Costa Rica en donde viven las mariposas, ya que no excede los 13°C (Fig. 11).

En cuanto a la precipitación, en ninguno de los sitios donde *Miconia calvescens* crece naturalmente y hay *E. chrysippe* en Costa Rica la precipitación es menor de 3000

mm por año (Cuadro 6), mientras que en la Reserva la precipitación anual es menor a 2000 mm. Este es el único lugar con una marcada estación seca que va de mediados de diciembre a principios de mayo (Fig. 2). Aunque en promedio llueve menos en los 5 sitios en Hawai que en los de Costa Rica, la fluctuación de mes a mes es baja sin épocas secas definidas. Así se ve que la precipitación anual en sí no predice de forma confiable en donde puede establecerse *M. calvescens* en Hawai.

Efecto del tamaño de grupo sobre la supervivencia larval en la Reserva: No hay diferencias significativas en la supervivencia larval entre los diferentes tamaños de cohorte desde la eclosión hasta el final del quinto estadio, aunque si se ve una tendencia hacia mayor supervivencia en grupos más grandes (Fig. 12). La cantidad de cohortes ($G=19.9$, $gl=2$, $p<0.0001$) y la supervivencia hasta el final del sexto estadio es menor en las cohortes pequeñas (Fig. 12).

Efecto del tamaño de grupo larval sobre el peso de los adultos: Hay un efecto significativo positivo del tamaño de grupo durante el periodo larval sobre el peso de los adultos de ambos sexos (Fig. 13) ($F_{1,9}=42.9$, $p<0.0001$, para machos; $F_{1,11}=68.9$, $p<0.0001$, para hembras. No hay diferencia entre la pendiente ($t=0.36$, $gl=20$, $p=0.73$) de las dos líneas, pero si en la elevación (intercepto) ($t=5.8$, $gl=21$, $p<0.0001$); sin importar el tamaño de grupo, las hembras eran siempre más pesadas (en promedio 30%, Fig. 11). Sin importar el tratamiento todas las larvas duraron entre seis y siete días en el sexto estadio.

DISCUSIÓN

El comportamiento gregario en *Euselasia chrysippe* se mantiene durante todos los estadios en todos los sitios. El retener el fuerte comportamiento gregario aún en los estadios tardíos indica beneficios independientes del tamaño (Hochuli 2001). En Lepidoptera hay pocos casos estudiados de gregarismo durante todo el periodo larval (Costa 2006). Uno de los pocos casos es *Ochrogaster lunifer* (Floater & Zalucki 1999, 2000) de Australia. Aunque el gregarismo durante toda la vida larval también se da en especies de otros órdenes como *Chrysophtharta agricola* (Coleoptera: Chysomelidae,

Nahrung *et al.* 2001), *Phyllypera distigma* (Coleoptera: Curculionidae, Costa *et al.* 2004), *Perga dorsalis* (Hymenoptera: Pergidae, Weinstein & Maelzer 1997) y *Neodiprion lecontei* (Hymenoptera: Diprionidae, Costa & Louque 2001, Flowers & Costa 2003) (ver Costa 2006 para una revisión detallada). Esto indica que este comportamiento ha evolucionado independientemente.

Uno de los aspectos más llamativos del comportamiento gregario de *E. chrysippe* es que las larvas forman y mantienen sus procesiones siguiendo caminos de seda. La base del comportamiento procesionario solo ha sido investigada en otros tres insectos, los lepidópteros *Thaumetopoea pityocampa* (Thaumetopoeidae, Fitzgerald 2003), *Hylesia lineata* (Saturniidae, Fitzgerald & Pescador-Rubio 2002) y en *P. distigma* (Costa *et al.* 2004, Fitzgerald *et al.* 2004). En los tres casos, al igual que en *E. chrysippe* las larvas se alinean de cabeza a cola en procesión, físicamente estimulan la punta del abdomen de los individuos que les preceden con sus cabezas y promueven el movimiento del grupo hacia adelante (Fitzgerald *et al.* 2004, Nishida 2007). Con *P. distigma* se encontró que la remoción del líder tiene poco efecto en las procesiones; la segunda larva en línea asume el liderato y las procesiones continúa moviéndose (Costa *et al.* 2004), este también parece ser el caso para *E. chrysippe* (obs. pers., Nishida 2007).

Las hembras de *E. chrysippe* emergen por lo menos 24 horas antes que los machos. Este fenómeno conocido como protoginia es raro en Lepidoptera; y se da en especies de mariposas poliándricas en las cuales los procesos de producción de huevos empiezan hasta después de que las hembras emergen (Ramaswamy *et al.* 1997). En estas especies la copula estimula la producción de huevos, por lo que cada cópula adicional estimula aun más la producción de huevos (Ramaswamy *et al.* 1997). En el caso de *E. chrysippe* las hembras no emergen con los huevos listos para ser depositados, no hay huevos formados por completo en las primeras 24 horas después de emerger, inclusive después de 48 horas de emerger solo aproximadamente 50 huevos están formados (hembra de >20 mg, N= 1). En la especie *Heliiothis virescens* (Noctuidae) la formación de huevos maduros inicia hasta después de las primeras 12 horas, y después de las 48 horas las hembras copuladas producen más huevos que las vírgenes (Zeng *et al.* 1997). La razón por la cual los machos de *E. chrysippe* emergen de forma tardía es desconocida y merece mayor atención.

El tamaño de las masas de huevos encontradas en la Reserva concuerda con las del campo. Si eventualmente se decide introducir esta especie a Hawai el proceso de cría

va a ser fundamental, por lo que se tiene que tener establecido un protocolo de crianza efectivo como el de este estudio. La temperatura ambiental afecta el crecimiento de las larvas en la Reserva, excepto al sexto estadio cuyo crecimiento es similar en la Reserva y laboratorio. El efecto es mayor sobre las larvas más pequeñas. El tiempo de duración de cada estadio decrece linealmente del primero al sexto, mientras que en el laboratorio el tiempo de duración de todos los estadios se mantiene alrededor de 6 días. El hecho de que no haya relación entre el estadio y la tasa de desarrollo en laboratorio, significa que las limitaciones impuestas sobre la tasa de desarrollo asociadas con el tamaño en la Reserva se ven reducidas a temperaturas promedio más altas.

También puede ser que este aumento en la tasa de crecimiento en la Reserva se deba al cambio de color de las larvas al igual que a un cambio en el comportamiento mientras van creciendo, específicamente en los últimos dos estadios. Estas larvas van cambiando de color conforme cambian de estadio, alcanzando su color más oscuro y con más negro en el sexto (Nishida 2007). En varios estudios se ha demostrado que melanización cuticular es una adaptación de algunos insectos para elevar su temperatura corporal (May 1979, Goulson 1994, Nice & Fordyce 2006), y que la coloración oscura está asociada con comportamientos de asoleo. Podría ser el caso de las larvas de *E. chrysippe* ya que estas se asolean en la parte superior de las hojas (lado ad axial) solo durante el sexto estadio; este comportamiento se ha observado principalmente durante las horas de mayor intensidad lumínica (obs. pers.). Es necesario realizar experimentos en el campo para llegar a conclusiones definitivas.

Una explicación adicional, y no necesariamente excluyente para el cambio de color en estas larvas gregarias es su papel de advertencia contra depredadores. Además de poseer un cuerpo que a corta distancia se ve negro, estas larvas tienen la cabeza de color anaranjado brillante en la mayoría de los casos, o igual pero con manchas negras (Nishida 2007). Esta combinación de colores junto con las largas setas dorsales puede ser considerada como aposematismo (Cott 1940 en Sillén-Tullberg 1988, Stamp & Bowers 1990b, 1991; Tullberg & Hunter 1996), ya que se argumenta que el mimetismo Batesiano es raro en las larvas de Lepidoptera (Sillén-Tullberg 1988). En la especie del mismo género, *E. bettina* (Hewitson) que también es gregaria y también se alimenta de *M. calvescens* (Nishida 2007), el cuerpo en el sexto estadio es un poco más grandes y también posee negro, pero además tiene ámbar y rojo (Nishida 2007) lo que las hace aún más visibles. Puede ser que para estas dos especies las pequeñas larvas pasan

desapercibidas o de alguna otra forma son de poco valor para algunos depredadores que si las aceptan cuando son más grandes, y por esto recurren a medidas defensivas y de advertencia. Cornell & Hawkins (1995) en su revisión de literatura encontraron que la influencia de los enemigos naturales sobre insectos holometábolos herbívoros es mayor en los estadios tardíos del desarrollo. Usualmente no es hasta los estadios tardíos que las defensas estructurales y químicas constituyen una defensa efectiva. Las espinas o setas de las especies que se defienden estructuralmente son proporcionalmente pequeñas y pobremente desarrolladas en las larvas recientemente eclosionadas, y muchas de las especies que se defienden químicamente requieren de tiempo para acumular compuestos secundarios (Costa & Pierce 1997). Cuando las larvas en quinto o sexto estadio de *E. chrysippe* son molestadas uno de sus comportamiento defensivos es regurgitar una sustancia verde (obs. pers., Nishida 2007), posiblemente material vegetal (Bryant *et al.* 2000) o inclusive toxinas de la planta hospedera (Peterson *et al.* 1987). También puede ser que esta especie no absorba ningún tipo de compuestos secundarios, y que el arrojar el contenido estomacal, el cual contiene los compuestos secundarios de la planta sea una defensa efectiva y parte de la razón por la cual esta especie es aposemática. Este es el caso para otras dos especies de mariposas gregarias y aposemáticas, *Pieris brassicae* (Pieridae, Muller *et al.* 2003) e *Hyles euphorbiae* (Sphingidae, Hundsdoerfer *et al.* 2005).

La alta mortalidad, y extinción local, observada en el período seco 2005 se debe a factores climáticos, principalmente las bajas temperaturas y falta de agua. Incluso el tiempo de duración del estadio de huevo es mayor en este período, lo que pudo haber tenido un efecto negativo sobre el desarrollo de las larvas. Por lo menos 32% de las cohortes durante este evento mueren debido a razones climáticas. En los otros tres períodos, aunque tienen curvas de supervivencia diferentes, se terminó con la misma supervivencia al final del período larval. Este patrón concuerda con lo reportado para especies gregarias de Lepidoptera y Symphyta (Hunter 2000). En este caso se mostró que la menor supervivencia se da en los dos primeros estadios larvales, esto concuerda con lo encontrado por Zaluki *et al.* (2002) en Lepidoptera. Intra-específicamente, la variación de esta alta mortalidad puede tener una gran oscilación en el espacio, o en el tiempo en un sitio (Cornell & Hawkins 1995, Zaluki *et al.* 2002, Ruf & Fiedler 2005), como en el presente estudio.

Un factor que pudo afectar la supervivencia del sexto estadio en la Reserva es el parasitismo, aunque no se pudo determinar su incidencia ni su impacto en este estudio.

Una especie de *Calolydella* (Tachinidae) fue criada de larvas recién mudadas a sexto estadio recolectadas en Jicotea (Nishida 2007), y los datos de Janzen y Hallwachs (2005) revelan una mortalidad por parasitoides (Tachinidae) de 23% (en 8 cohortes) en el sexto estadio para *E. chrysippe*. La mortalidad estadio-dependiente combinada (lluvioso 2003, seco 2004 y lluvioso 2004) es mayor en el sexto estadio (32%) que en el tercero (26%), cuarto (20%) o quinto (25%) (Fig. 6). Esto se podría deber a una mayor presión por parte de los depredadores, pero también podría ser porque en este estadio emergen los parasitoides. Esto es muy importante porque en Hawai se han introducido muchas especies de taquínidos para controlar plagas (Funasaki *et al.* 1988). Habría que determinar si alguna de estas especies puede usar a *E. chrysippe* como hospedero y el impacto que eso tendría sobre un programa de introducción de esta especie.

Las condiciones climáticas en el archipiélago de Hawai parecen ser favorables para la introducción de *Euselasia chrysippe*. De acuerdo a lo reportado en este estudio *Euselasia chrysippe* no tolera temperaturas mínimas inferiores a los 16°C por lo que su introducción en la isla de Kauai sería poco probable. Las demás islas parecen tener la temperatura adecuada para que los estadios larvales de *E. chrysippe* logren su desarrollo, excepto por la región suroeste de la isla de Hawai, donde de todos modos la expansión de *M. calvescens* es mínima al igual que en toda la isla de Kauai (Medeiros y Loope 1997, Kaiser 2006). En cuanto a la precipitación parece que todas las islas poseen niveles regulares, sin estacionalidad marcada, el cual es otro factor que podría favorecer a las larvas de *E. chrysippe*.

El tamaño de los grupos encontrados en cuarto y quinto estadio eran de similar tamaño en la Reserva y el campo, sugiriendo que se dan los mismos niveles de mortalidad (el insuficiente tamaño de muestra no permitió evaluar el sexto estadio). Incluso la mortalidad debido a huevos no eclosionados es similar, aunque es más del doble de lo reportado para *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae, Pustejovsky & Smith 2006). Esto sugiere que por lo menos las presiones sobre la supervivencia de *E. chrysippe* fueron similares en la Reserva, excepto por el parasitismo de huevos. Hay que recordar que la Reserva Biológica Leonel Oviedo es un pequeño parche de bosque inmerso en un gran mar de urbanismo (San José y sus barrios). Hay un parche de bosque de 39 ha a 4.3 km en dirección ENE, y en la misma dirección bosque fragmentado a 8 km. El bosque primario más cercano se encuentra a 12 km en dirección NNE, el Parque Nacional Braulio Carrillo. Por esta razón es fácil de entender porque no hubo parasitismo

de huevos. En el campo no se detectaron las cohortes en primer estadio, y en total se encontraron menos en primer estadio que en segundo o tercero, probablemente por su pequeño tamaño.

El tamaño de grupo (cohorte) de larvas afecta la supervivencia de las larvas hasta el final del sexto estadio; por lo menos durante condiciones climáticas favorables (período lluvioso 2003) y en el laboratorio, en donde no hubo depredadores. En estudios con otras especies que ponen huevos en grupos, como *Halisidota caryae* (Arctiidae, Lawrence 1990), *Chlosyne lacinia* (Nymphalidae, Clark y Faeth 1997) y *Malacosoma* sp. (Lasiocampidae, Fitzgerald 1995), también se ha determinado que las larvas tienen una mayor supervivencia en grupos grandes que en grupos pequeños. Basado en estos resultados, lo esperado es que las hembras de *E. chrysippe* deberían de poner las masas más grandes. Las masas pequeñas (menos de 60) observadas en el campo y la Reserva (Fig. 2) pudieron haber sido puestas por hembras pequeñas, ser puestas secundarias (Lawrence 1990), o el resultado de oviposiciones interrumpidas (Lawrence 1990, Clark & Faeth 1998). Vivir en grupo tiene ambos, costos y beneficios para insectos fitófagos, pero la defensa contra depredadores es el beneficio más frecuentemente documentado (Tullberg *et al.* 2000, Hunter 2000). Actualmente no se ha podido determinar si el aprendizaje del depredador, dilución del riesgo (Sillén-Tullberg & Leimar 1988, Lawrence 1990) o el rápido desarrollo, es lo contribuye más para incrementar la supervivencia (Hunter 2000). Como se mencionó, la razón por las cuales larvas de *E. chrysippe* mueren son en la mayoría de los casos desconocidas, aunque aquí se aprecia un efecto climático sobre su supervivencia y además un efecto de tamaño de grupo. Es probable que ambos factores estén muy asociados en esta especie, ya que también se ha demostrado para otras especies que el comportamiento gregario tiene fuertes consecuencias sobre la termorregulación y viceversa (Bryant *et al.* 2000).

El tamaño de grupo de las larvas también tiene un efecto positivo sobre el peso de los adultos. Estos resultados sobre *Euselasia chrysippe*, en el laboratorio, apoyan la hipótesis de que la agregación facilita la alimentación y el crecimiento larval (Denno & Benrey 1997). Esto es particularmente probable para las hembras, ya que en varias especies de Lepidoptera se ha probado que la fecundidad incrementa con el tamaño corporal (Wiklund *et al.* 1987). Las hembras de *E. chrysippe* de mayor tamaño probablemente cargan más huevos o más recursos para la producción de estos. Una hembra pequeña, de menos de 16 mg, tenía cero huevos listos después de 96 horas (N=

1) de emerger. Algunas observaciones han llevado a la propuesta de que las larvas hermanas estimulan a sus vecinas a comer, una respuesta que podría explicar porque la tasa de crecimiento a veces se ve beneficiada por la alimentación en grupo (Stamp & Bowers 1990b). También podría ser que las larvas alimentándose en grandes grupos puedan sobrepasar las defensas químicas de las plantas, como en el caso de *Battus philenor* (Fordyce & Agrawal 2001). En el caso de *E. chrysippe* la razón por la cual las larvas en grupos se alimentaron mejor está muy relacionada al tamaño de grupo, ya que en grupos pequeños el tamaño alcanzado por los adultos también es menor. Aunque el mecanismo fisiológico es todavía desconocido, es claro que las agregaciones larvales promueven un mayor crecimiento en *E. chrysippe*.

En *E. chrysippe* cohortes de larvas en diferentes estadios (no hermanas) a veces se unen para formar grupos más grandes, tanto en el campo como en el laboratorio (Nishida 2007, Allen sin publicar) y se forman grupos de larvas de hasta dos especies (Allen sin publicar). Las larvas se comportan de la misma manera que lo hacían antes de unirse e inclusive mudan y pupan juntas (Nishida 2007, Allen sin publicar). Casos similares se han reportado para otros lepidópteros, *Malacosoma americanum* (Costa & Ross 2003) y *Battus philenor* (Papilionidae, Fordyce 2006), en ambos casos no se reportan costos y si beneficios asociados en cada especie a un mayor tamaño de grupo. Lo más novedoso del caso de *E. chrysippe* es que al juntar cinco larvas en quinto estadio, con nueve larvas en quinto estadio de *E. bettina*, se observó que no cambio su comportamiento, se comportaron como un solo grupo hasta que puparon, incluyendo la muda. Esto sugiere que la permanencia o formación de grupos es más importante que el reconocimiento inter-específico, si es que no hay un costo asociado; además este fenómeno es raro en la naturaleza, tres observaciones en el campo.

AGRADECIMIENTOS

Le agradezco profundamente a mi tutor de tesis Paul Hanson, a Gilbert Barrantes y William Eberhard por sus contribuciones a este manuscrito, por sus consejos y comentarios durante el trabajo de campo, y por apoyarme durante un largo proceso. Eduardo Chacón y Kenji Nishida, me aportaron ideas y comentarios, además de datos sin publicar. Tracy Johnson y Edgar Rojas aportaron comentarios y apoyo durante el

proyecto. Emilio Castro, Luis Madrigal, Gerardo Rojas y Manuel Alfaro (Proyecto Miconia) contribuyeron valiosamente en la toma de datos en el campo. El USFS (United States Forest Service) y la Universidad de Costa Rica me facilitaron ayuda económica y logística durante casi todo el proceso. El Instituto Meteorológico Nacional, El Instituto Costarricense de Electricidad y la Organización para Estudios Tropicales colaboraron con datos climáticos.

REFERENCIAS

- Baskauf, S.J. 2003. Factors influencing population dynamics of the southwestern corn borer (Lepidoptera: Crambidae): A Reassessment. *Environ. Entomol.* 32: 915-928.
- Benson, W.W. & T.C. Emmel. 1973. Demography of gregariously roosting populations of the nymphaline butterfly *Marpesia berania* in Costa Rica. *Ecology* 54: 326-335.
- Bernays, E.A. 1997. Feeding by lepidopteran larvae is dangerous. *Ecol. Entomol.* 22: 121-123.
- Brévignon, C. 1997. Notes sur les Nemeobiinae de Guyane Française. II – Le groupe de *Euselasia euryone* (Hewitson, 1856) (Lepidoptera Riodinidae). *Lambillionea* XCII 1: 116-120.
- Bryant, S.R., C.D. Thomas & J.S. Bale. 2000. Thermal ecology of gregarious and solitary nettle-feeding nymphalid butterfly larvae. *Oecologia* 122: 1-10.
- Clark, B.R. & S.H. Faeth. 1997. The consequences of larval aggregation in the butterfly *Chlosyne lacinia*. *Ecol. Entomol.* 22: 408-415.
- Clark, B.R. & S.H. Faeth. 1998. The evolution of egg clustering in butterflies: A test of the egg desiccation hypothesis. *Evol. Ecol.* 12: 543-552.
- Cornell, H.V. & B.A. Hawkins. 1995. Survival patterns and mortality sources of herbivorous insects: some demography trends. *Am. Nat.* 145: 563-593.
- Costa, J.T. 1997. Caterpillars as social insects. *Am. Sci.* 85: 150-159.

- Costa, J.T. 2006. *The other Insect Societies*. Belknap Press, Massachusetts, USA.
- Costa, J.T. & N.E. Pierce. 1997. Social evolution in the Lepidoptera: ecological context and communication in larval societies, p 407-442. *In* *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. J.C. Choe & B.J. Crespi (eds). Cambridge University Press, New York, USA.
- Costa, J.T. & R.W. Louque. 2001. Group foraging and trail following behaviour of the red-headed pine sawfly, *Neodiprion lecontei* (Fitch) (Hymenoptera: Symphyta: Diprionidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 94: 480-489.
- Costa, J.T. & K.G. Ross. 2003. Fitness effects of group merging in a merging in a social insect. *P. Roy. Soc. Lond. B. Bio.* 270: 1697-1702.
- Costa, J.T., T.D. Fitzgerald, A. Pescador-Rubio, J. Mays & D.H. Janzen. 2004. Social behavior of larvae of the Neotropical processionary weevil *Phelypera distigma* (Boheman) (Coleoptera: Curculionidae: Hyperinae). *Ethology* 110: 515-530.
- Courtney, S. 1984. The evolution of egg clustering by butterflies and other insects. *Am. Nat.* 123: 276-281.
- Damman, H. 1987. Leaf quality and enemy avoidance by the larvae of a pyralid moth. *Ecology* 68: 88-97.
- Denno, R.F. & B. Benrey. 1997. Aggregation facilitates larval growth in the Neotropical nymphalid butterfly *Chlosyne janais*. *Ecol. Entomol.* 22: 133-141.
- Despland, E. & S. Hamzeh. 2004. Ontogenetic changes in social behaviour in the forest tent caterpillar *Malacosoma disstria*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 56: 177-184.
- DeVries, P.J. 1987. *The butterflies of Costa Rica and their natural history. Volume I: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae*. Princeton University Press, New Jersey.
- DeVries, P.J. 1991. Ecological and evolutionary patterns in riodinid butterflies, p 143-156. *In* *Ant-Plant Interactions*. C. Huxley & D.F. Cutler (eds). Oxford University Press, Oxford, England.

- DeVries, P.J. 1997. The Butterflies of Costa Rica and their natural history. Volume II: Riodinidae. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- DeVries, P.J. & J.P.W. Hall. 1996. Two new species of riodinids from Costa Rica (Lepidoptera: Riodinidae). *Trop. Lepid.* 7: 87-90.
- DeVries, P.J., I.A. Chacon y D. Murray. 1992. Toward a better understanding of host use and biodiversity in riodinid butterflies (Lepidoptera). *J. Res. Lepid.* 31: 103-126.
- Feeny, P., W.S. Blau & P.M. Kareiva. 1985. Larval growth and survivorship of the black swallowtail butterfly in Central New York. *Ecol. Monogr.* 55: 167-187.
- Fitzgerald, T.D. 1995. The tent caterpillars. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA.
- Fitzgerald, T.D. 2003. Role of trail pheromone in foraging and processionary behaviour of pine processionary caterpillars *Thaumetopoea pityocampa*. *J. Chem. Ecol.* 29: 513-532.
- Fitzgerald, T.D. & A. Pescador-Rubio. 2002. The role of tactile and chemical stimuli in the formation and maintenance of processions of the social caterpillar *Hylesia lineata* (Lepidoptera: Saturniidae). *J. Insect Behav.* 15: 659-674.
- Fitzgerald, T.D., A. Pescador-Rubio, M.T. Turna & J.T. Costa. 2004. Trail marking and processionary behavior of the larvae of the weevil *Phelypera distigma* (Coleoptera: Curculionidae). *J. Insect Behav.* 17: 627-646.
- Floater, G.J. & M.P. Zalucki. 1999. Life tables of the processionary caterpillar *Ochrogaster lunifer* Herrich-Schäffer (Lepidoptera:Thaumetopoeidae) at local and regional scales. *Aust. J. Entomol.* 38: 330-339.
- Floater, G.J. & M.P. Zalucki. 2000. Habitat structure and egg distribution in the processionary caterpillar *Ochrogaster lunifer*. Lessons for conservation and pest management. *J. Appl. Ecol.* 37: 87-99.

- Flowers, R.W. & J.T. Costa. 2003. Larval Communication and group foraging dynamics in the red-headed pine sawfly, *Neodiprion lecontei* (Fitch) (Hymenoptera: Symphyta: Diprionidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 96: 336-343.
- Fordyce, J.A. 2003. Aggregative feeding of pipevine swallowtail larvae enhances hostplant suitability. *Oecologia* 135:250–257.
- Fordyce, J.A. 2006. Between-clutch interactions affect a benefit of group feeding for pipevine swallowtail larvae. *Ecol. Entomol.* 31: 75-83.
- Fordyce, J.A. & A.A. Agrawal. 2001. The role of plant trichomes and caterpillar group size on growth and defence of the Pipevine Swallowtail *Battus philenor*. *J. Anim. Ecol.* 70: 997-1005.
- Funasaki, G.Y., P.-Y. Lai, L.M. Nakamura, J.W. Beardsley & A.K. Ota. 1998. A review of biological control introductions in Hawaii: 1890 to 1965. *P. Hawaii Entomol. Soc.* 26: 105-160.
- Goulson, D. 1994. Determination of larval melanization in the moth, *Mamestra brassicae*, and the role of melanin in thermoregulation. *Heredity* 73: 471-479.
- Hall, J.P.W. 1998a. A review of the genus *Sarota* (Lepidoptera: Riodinidae), p 1-21. *In* J.P.W. Hall (ed.) *A Contribution to riodinid systematics*. *Trop. Lepid.* 9: Supplement 1.
- Hall, J.P.W. 1998b. Six new species in the "*foliorum* group" of *Theope* (Lepidoptera: Riodinidae). *Lambillionea* 98: 562-573.
- Hall, J.P.W. 2000. Two new genera in the Neotropical riodinid tribe Nymphidiini (Riodinidae). *J. Lepid. Soc.* 54: 41-46.
- Hall, J.P.W. 2002. A review of the new riodinid butterfly genus *Panaropsis* (Lepidoptera: Riodinidae: Symmachiini). *P. Entomol. Soc. Wash.* 104: 63-72.
- Hall, J.P.W. & G.T. Austin. 1997. Riodinidae of Rondônia, Brazil: a new species of *Theope* (Lepidoptera: Riodinidae). *Trop. Lepid.* 8: 101-102.

- Hall, J.P.W. & C.J. Callaghan. 2003. A revision of the new rioidinid butterfly genus *Pseudotinea* (Lepidoptera: Rioidinidae). *J. Nat. Hist.* 37: 821-837.
- Hall, J.P.W. & E. Furtado. 1999. Two new species and one subspecies of rioidinid from southwest Brazil (Lepidoptera: Rioidinidae). *Trop. Lepid.* 10: 19-24.
- Hall, J.P.W. & D.J. Harvey. 1998. A new genus of rioidinid, with a new species from Panama (Lepidoptera: Rioidinidae: Nymphidiini), p 36-41. *In* J.P.W. Hall (ed.) *A Contribution to rioidinid systematics*. *Trop. Lepid.* 9: Supplement 1.
- Hall, J.P.W. & D.J. Harvey. 2001. A reassessment of *Calociasma* with the description of a new genus and a new species (Lepidoptera: Rioidinidae: Nymphidiini). *J. New York Entomol. Soc.* 109: 196-205.
- Hall, J.P.W. & G. Lamas. 2001. Five new rioidinid species from northwestern dry forest and northeastern Andean cloud forest habitats in Peru (Lepidoptera: Rioidinidae). *Rev. Per. Entomol.* 42: 9-19.
- Hall, J.P.W. & K.R. Willmott. 1995a. Two new species of *Mesene* from western Ecuador (Lepidoptera: Rioidinidae). *Trop. Lepid.* 6: 110-112.
- Hall, J.P.W. & K.R. Willmott. 1995b. Five new species and a new genus of rioidinid from the cloud forests of eastern Ecuador (Lepidoptera: Rioidinidae). *Trop. Lepid.* 6: 131-135.
- Hall, J.P.W. & K.R. Willmott. 1995c. Notes on the genus *Argyrogrammana*, with descriptions of five new species (Lepidoptera: Rioidinidae). *Trop. Lepid.* 6: 136-143.
- Hall, J.P.W. & K.R. Willmott. 1996a. The genus *Theope*: four new species and a new subspecies (Lepidoptera: Rioidinidae). *Trop. Lepid.* 7: 63-67.
- Hall, J.P.W. & K.R. Willmott. 1996b. Notes on the genus *Argyrogrammana*, Part 2, with one new species. *Trop. Lepid.* 7: 71-80.
- Hall, J.P.W. & K.R. Willmott. 1996c. Systematics of the rioidinid tribe *Symmachiini*, with the description of a new genus and five new species from Ecuador, Venezuela and Brazil (Lepidoptera: Rioidinidae). *Lambillionea* 96: 637-660.

- Hall, J.P.W. & K.R. Willmott. 1998a. Three new species of Riodinini from the cloud forests of Ecuador (Lepidoptera: Riodinidae), p 22-26. In J.P.W. Hall (ed.) A Contribution to riodinid systematics. Trop. Lepid. 9: Supplement 1.
- Hall, J.P.W. & K.R. Willmott. 1998b. Nine new species and one new subspecies of *Euselasia* from Ecuador (Lepidoptera: Riodinidae), p 27-35. In J.P.W. Hall (ed.) A Contribution to riodinid systematics. Trop. Lepid. 9: Supplement 1.
- Hall, J.P.W. & K.R. Willmott. 1998c. Four new riodinid species from eastern Ecuador (Lepidoptera: Riodinidae). Lambillionea 98: 325-334.
- Hansen, L.S., H. Skovgård & K. Hell. 2004. Life table study of *Sitotroga cerealella* (Lepidoptera: Gelichiidae), a strain from West Africa. J. Econ. Entomol. 97: 1484-1490.
- Hochuli, D.F. 2001. Insect herbivory and ontogeny: How do growth and development influence feeding behaviour, morphology and host use? Austral Ecol. 26: 563-570.
- Hundsdoerfer, A.K., J.N. Tshibangu, B. Wetterauer & M. Wink. 2005. Sequestration of phorbol esters by aposematic larvae of *Hyles euphorbiae* (Lepidoptera: Sphingidae)? Chemoecology 15: 261-267.
- Hunter, A.F. 2000. Gregariousness and repellent defences in the survival of phytophagous insects. Oikos 91: 213-224.
- Inouye, B.D. & D.M. Johnson. 2005. Larval aggregation affects feeding rate in *Chlosyne poecile* (Lepidoptera: Nymphalidae). Fla. Entomol. 88: 247-252.
- Janzen, D. H. and Hallwachs, W. 2005. Dynamic database for an inventory of the macrocaterpillar fauna, and its food plants and parasitoids, of Area de Conservacion Guanacaste (ACG), northwestern Costa Rica (04-SRNP-55135-55222; 04-SRNP-55450-55491; 04-SRNP-56023-56031; 01-SRNP-3646-3713; 04-SRNP-2392-2401; 05-SRNP-8088-8117; 89-SRNP-20A-a-B-b; 01-SRNP-5824-5826). <<http://janzen.sas.upenn.edu>>.

- Kaiser, B.A. 2006. Economic impacts of non-indigenous species: *Miconia* and the Hawaiian Economy. *Euphytica* 148: 135–150.
- Kim, D. & J. Lee. 2002. Egg and larval survivorship of *Carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae) in apple and peach and their effects on adult population dynamics in orchards. *Environ. Entomol.* 31: 686-692.
- Klok, C.J. & S.L. Chown. 1999. Assessing the benefits of aggregation: thermal biology and water relations of anomalous emperor moth caterpillars. *Funct. Ecol.* 13: 417-427.
- Lawrence, W.S. 1990. The effects of group size and host species on the development and survivorship of a gregarious caterpillar *Halisidota caryae* (Lepidoptera: Arctiidae). *Ecol. Entomol.* 15: 53-62.
- Legaspi J.C., J.V. French, A.G. Zuñiga & B.C. Legaspi. 2001. Population dynamics of the citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae), and its natural enemies in Texas and Mexico. *Biol. Control* 21: 84-90.
- Loope, L.L. 1997. HNIS Report for *Miconia calvescens*. USGS/BRD, Honolulu.
- May, M.L. 1979. Insect thermoregulation. *Annu. Rev. Entomol.* 24: 313-349.
- Medeiros, A.C., & L.L. Loope. 1997. Status, ecology, and management of the invasive plant, *Miconia calvescens* DC (Melastomataceae) in the Hawaiian Islands. *Records of the Hawaii Biological Survey for 1996*. Bishop Museum Occasional Papers 48: 23-36.
- Müller, C., N. Agerbirk & C.E. Olsen. 2003. Lack of sequestration of host plant glucosinolates in *Pieris rapae* and *P. brassicae*. *Chemoecology* 13: 47–54.
- Nahrung, H.F., P.K. Dunstan & G.R. Allen. 2001. Larval gregariousness and neonate establishment of the eucalypt-feeding beetle *Chrysophtharta agricola* (Coleoptera: Chrysomelidae: Paropsini). *Oikos* 94: 358–364.
- Nice, C.C. & J.A. Fordyce. 2006. How caterpillars avoid overheating: behavioral and phenotypic plasticity of pipevine swallowtail larvae. *Oecologia* 146: 541–548.

- Nishida, K. 2007. Historia natural de dos especies de *Allograpta* (Diptera: Syrphidae) y de dos especies de *Euselasia* (Lepidoptera: Riodinidae). Capítulo 3: Life history and description of the immature stages of *Euselasia chrysippe* and *E. bettina* (Lepidoptera: Riodinidae) on *Miconia calvescens* (Melastomataceae) in Costa Rica. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Organization for Tropical Studies. 2006. Meteorological data of La Selva and Las Cruces Biological Stations. <http://www.ots.ac.cr/en/laselva/metereological.shtml>, <http://www.ots.ac.cr/en/lascruces/metereological.shtml>
- Peterson, S.C., N.D. Johnson & J.L. LeGuyander. 1987. Defensive regurgitation of allelochemicals derived from host cyanogenesis by eastern tent caterpillars. *Ecology* 86: 1268-1272.
- Pustejovsky, D.E. & J.W. Smith. 2006. Partial ecological life table of immature *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) in an irrigated cotton cropping system in the Trans-Pecos region of Texas, USA. *Biocontrol Sci. Techn.* 16: 727–742.
- Ramaswamy, S.B., S. Shu, Y.I. Park & F. Zeng. 1997. Dynamics of Juvenile Hormone-Mediated Gonadotropism in the Lepidoptera. *Arch. Insect Biochem.* 35:539–558.
- Reader, T. & D.F. Hochuli. 2003. Understanding gregariousness in a larval lepidopteran: the roles of host plant, predation, and microclimate. *Ecol. Entomol.* 28: 729-737.
- Ruf, C. & K. Fiedler. 2005. Colony survivorship of social caterpillars in the field: A case study of the small egg moth (Lepidoptera: Lasiocampidae). *J. Res. Lepid.* 38: 15-25.
- Se'tamou, M., F. Schulthess, S. Gounou, H. Poehling & C. Borgemeister. 2000. Host plants and population dynamics of the ear borer *Mussidia nigrivenella* (Lepidoptera: Pyralidae) in Benin. *Environ. Entomol.* 29: 516-524.
- Sillén-Tullberg, B. 1988. Evolution of gregariousness in aposematic butterfly larvae: a phylogenetic analysis. *Evolution* 42: 293-305.

- Sillén-Tullberg, B. & O. Leimar. 1988. The evolution of gregariousness in distasteful insects as a defense against predators. *Am. Nat.* 132: 723-734.
- Stamp, N.E. 1980. Egg deposition patterns in butterflies: Why do some species cluster their eggs rather than lay them simply? *Am. Nat.* 115: 367-380.
- Stamp, N.E. & M.D. Bowers. 1990a. Phenology of nutritional differences between new and mature leaves and its effect on caterpillar growth. *Ecol. Entomol.* 15: 447-454.
- Stamp, N.E. & M.D. Bowers. 1990b. Variation in food quality and temperature constrain foraging of gregarious caterpillars. *Ecology* 71: 1031-1039.
- Stamp, N.E. & M.D. Bowers. 1991. Indirect effect on survivorship of caterpillars due to presence of invertebrate predators. *Oecologia* 88: 325-330.
- Tsubaki, Y. & Y. Shiotsu. 1982. Group feeding as a strategy for exploiting food resources in the burnet moth *Pryeria sinica*. *Oecologia* 55: 12-20.
- Tullberg, B.S. & A.F. Hunter 1996. Evolution of larval gregariousness in relation to repellent defenses and warning coloration in tree-feeding Macrolepidoptera: a phylogenetic analysis based on independent contrasts. *Biol. J. Linn. Soc.* 57: 253-276.
- Tullberg, B.S., G. Gamberale-Stille & C. Solbreck. 2000. Effects of food plant and group size on predator defence: differences between two co-occurring aposematic Lygaeinae bugs. *Ecol. Entomol.* 25: 220-225.
- Weinstein, P. & D.A. Maelzer. 1997. Leadership behaviour in sawfly larvae *Perga dorsalis* (Hymenoptera: Pergidae). *Oikos* 79: 450-455.
- Western Regional Climate Center. 2006. Hawaii Climate Summaries.
<http://www.wrcc.dri.edu/summary/climsmhi.html>
- Wiklund, C., B. Karlsson & J. Forsberg. 1987. Adaptive versus constraint explanations for egg-to-body size relationships in two butterfly families. *Am. Nat.* 130: 828-838.
- Willmott, K.R. & J.P.W. Hall. 1994. Four new species of riodinids from western Ecuador (Lepidoptera: Riodinidae). *Trop. Lepid.* 5: 87-91.

- Wilson, E.O. 1971. *Insect Societies*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Zalucki, M.P., R.A. Clarke & S.B. Malcolm. 2002. Ecology and behaviour of first instar larval Lepidoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 47: 361–93.
- Zanuncio, J.C., J.F. Garcia, G.P. Santos, T.V. Zanuncio & E.C. Nascimento. 1990. Biologia e consumo foliar de *Euselasia apisaon* (Dalman, 1823) (Lepidoptera: Riodinidae) em *Eucalyptus* spp.). *Revista Árvore* 14: 45-54.
- Zanuncio, T.V., J.C. Zanuncio, J.B. Torres & A.B. Laranjeiro. 1995. Biologia de *Euselasia hygenius* (Lepidoptera, Riodinidae) e seu consumo foliar em *Eucalyptus urophylla*. *Rev. Bras. Entomol.* 39: 487-492.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey, USA.
- Zeng, F., S. Shu, Y.I. Park & S.B. Ramaswamy. 1997. Vitellogenin and Egg Production in the Moth, *Heliothis virescens* Arch. *Insect Biochem.* 34: 287–300.

CUADRO 1

Comparación de variables ambientales entre el laboratorio y la Reserva

Variable ambiental	Laboratorio	La Reserva
Temperatura diaria máxima (°C) ¹	22.9 ± 0.9	23.7 ± 1.7
Temperatura diaria mínima (°C) ¹	21.5 ± 1.1	16.7 ± 1.3
Diferencia en temperatura ² (°C) ¹	1.5 ± 0.7	7.0 ± 1.9
% Humedad relativa ¹	69.0 ± 5.2	82.4 ± 4.2

¹ Promedio ± DE, hay diferencias significativas, $p < 0.0001$ (Prueba t-student)

² Esta diferencia equivale a temperatura diaria máxima - mínima

Los datos fueron obtenidos del 7 de setiembre 2004 a 15 de enero 2005. Ambos, la Reserva Biológica Leonel Oviedo y el laboratorio se encuentran en La Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, San Pedro de Montes de Oca.

CUADRO 2

Duración de estadio de huevo para Euselasia chrysippe durante cuatro períodos en la Reserva, y las variables ambientales asociadas a cada período

Período	Lluvioso 2003	Seco 2004	Lluvioso 2004	Seco 2005
Duración de huevo ¹	30.1 ± 3.5 ^a	29.8 ± 4.3 ^a	29.0 ± 2.3 ^a	34.1 ± 5.0 ^b
N	23	13	7	17
Variables ambientales ¹				
Temperatura diaria máxima				
(°C)	25.8 ± 1.1 ^a	23.5 ± 2.2 ^b	25.2 ± 1.3 ^a	22.5 ± 2.8 ^c
Temperatura diaria mínima (°C)				
	17.0 ± 0.9 ^a	17.0 ± 1.5 ^a	17.1 ± 0.8 ^a	16.0 ± 1.3 ^b
% Humedad relativa				
	73.9 ± 2.8 ^a	74.0 ± 5.5 ^a	80.5 ± 3.2 ^b	79.4 ± 6.2 ^b
N	52	44	88	74

¹ Todas las variables son presentadas como promedio ± DE.

Las diferentes letras entre columnas indican diferencias significativas ($p < 0.005$, ANDEVAs) entre períodos. La Reserva Biológica Leonel Oviedo se encuentra en La Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, San Pedro de Montes de Oca.

CUADRO 3

Estado de masas de huevos de Euselasia chrysippe en Miconia calvescens observadas o recolectadas en el campo

Sitio	Eclosionadas ¹	Saludables ²	Parasitoides ³	Mal Estado ⁴	Depredadas ⁵	Total
Laguna Hule	19	10	7	1	2	39
Arenal	11	3	1	.	.	15
El Angel	5	.	1	.	.	6
Las Cruces	4	.	1	.	.	5
Hitoy-Cerere	4	4
Jabillos	.	2	1	1	.	4
Cerro Nara	2	2
Jicotea	1	1
Vereh	1	1
La Selva	1	1
Total	48	15	11 ⁶	2 ⁶	2 ⁶	78

¹ Masas con huevos vacíos, eclosión exitosa; ² Huevos aparentemente viables, algunos recolectados; ³ Evidencia de que todos o mayoría de huevos fueron parasitados; ⁴ 1 caso de masa con hongos y otro de masa deshidratada; ⁵ Evidencia de que huevos fueron removidos y los restantes desacomodados; ⁶ 100% de mortalidad de cohortes.

Datos colectados de las 10 localidades entre diciembre 2003 y agosto 2005.

CUADRO 4

Tablas de vida resumidas para los estadios inmaduros de Euselasia chrysippe sobre Miconia calvescens en la Reserva

Período	Lluvioso 2003	Seco 2004	Lluvioso 2004	Seco 2005
Cohortes (masas)	26	19	16	31
Huevos/cohorte ¹	67.3 ± 23.4	62.4 ± 11.3	64.8 ± 14.0	65.3 ± 23.3
1er estadio (cohortes)	23	15	15	15
2ndo estadio	16	4	15	4
3er estadio	13	4	15	2
4to estadio	13	4	10	2
5to estadio	13	4	8	.
6to estadio ²	12	3	4	.
Larvas/cohorte 6to ¹	19.0 ± 15.2	28.3 ± 17.9	23.3 ± 8.1	.

¹ Promedios ± DE, no hay diferencias significativas entre períodos ($p > 0.05$, ANDEVA)

² No hay diferencias significativas entre períodos ($p > 0.05$, χ^2).

La Reserva Biológica Leonel Oviedo se encuentra en La Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, San Pedro de Montes de Oca.

CUADRO 5

Pendiente de la regresión entre la supervivencia y estadio larval de Euselasia chrysippe sobre Miconia calvescens durante cuatro períodos en la Reserva, y las variables ambientales asociadas a cada período

Período	Lluvioso 2003	Seco 2004	Lluvioso 2004	Seco 2005
Pendiente ¹	-0.53 ± 0.60 ^{ab}	-0.80 ± 0.67 ^{bc}	-0.27 ± 0.23 ^a	-1.07 ± 0.64 ^c
N	26	19	16	31
Variables ambientales ¹				
Temperatura diaria máxima (°C)	24.2 ± 1.8 ^{ab}	25.0 ± 2.8 ^a	25.0 ± 1.6 ^a	23.9 ± 2.9 ^b
Temperatura diaria mínima (°C)	17.2 ± 1.0 ^a	17.3 ± 2.1 ^a	16.7 ± 0.8 ^b	16.4 ± 1.5 ^b
% Humedad relativa	75.9 ± 3.6 ^b	73.8 ± 4.9 ^c	80.8 ± 3.9 ^a	77.4 ± 5.9 ^b
N	83	73	82	69

¹ Todas las variables son presentadas como promedio ± DE.

Las diferentes letras en las columnas indican diferencias significativas ($p < 0.05$, ANDEVAs) entre períodos. La Reserva Biológica Leonel Oviedo se encuentra en La Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, San Pedro de Montes de Oca.

CUADRO 6

Promedio de precipitación mensual (en mm) en la Reserva y en cinco localidades en Costa Rica donde Miconia calvescens y Euselasia chrysippe ocurren naturalmente y cinco sitios en Hawai donde M. calvescens ha invadido

Mes	Arenal	Cariblanco	LS	RBLO	Platanillo	LC	PNVs	Hilo	Hana	KM	KU
ENE	308	675	302	23	291	113	303	209	210	221	263
FEB	178	264	221	2	72	12	283	224	169	160	205
MAR	242	264	159	3	108	90	341	357	222	173	169
ABR	111	312	175	21	162	209	287	324	196	166	116
MAY	558	890	459	196	556	517	177	225	155	134	75
JUN	482	562	445	359	396	201	137	185	110	116	50
JUL	508	680	538	225	265	414	173	260	143	128	56
AGO	513	721	462	181	343	403	174	255	152	119	58
SET	426	475	339	318	357	349	149	227	148	124	57
OCT	395	627	390	321	347	249	177	256	177	178	117
NOV	425	918	435	200	556	776	308	371	207	231	187
DIC	351	875	503	81	349	138	305	275	166	197	240
Total	4496	7262	4429	1929	3803	3334	2815	3168	2054	1946	1595

Arenal, Cariblanco, La Selva (LS), Reserva Biológica Leonel Oviedo, Platanillo y Las Cruces (LC) en Costa Rica. Hilo, Parque Nacional Hawaii Volcanoes (Hawaii*), Aeropuerto de Hana (Maui*), Kaneohe Mauka (KM-Oahu*) y Kanalohuluhulu (KU-Kauai*) en Hawaii. *= Isla en la que esta la localidad.

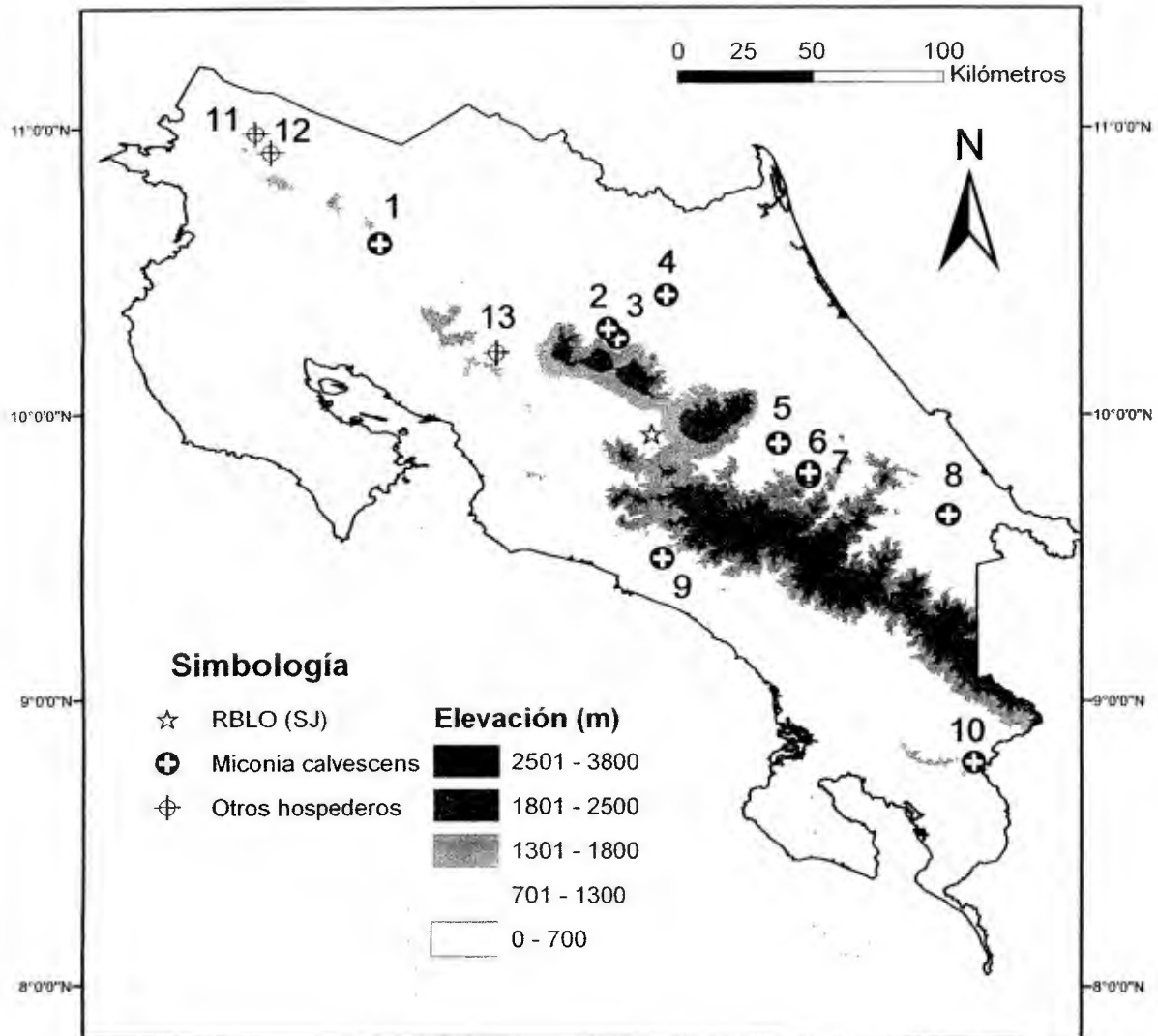


Fig. 1. Sitios de recolecta de adultos, masas de huevos y larvas de *Euselasia chrysippe* en *Miconia calvescens*, entre diciembre de 2003 y agosto del 2005, Costa Rica. RBLO = siembra experimental; círculos negros con cruz blanca = sitios de colecta de larvas y masas y círculos blancos con cruz negra = colecta de larvas de *E. chrysippe* en otras plantas hospederas. (1) Borde norte del Lago Arenal, (2) Laguna Hule, (3) El Ángel-Cariblanco, (4) Estación Biológica La Selva, (5) Jabillos, (6) Jicotea, (7) Vereh, (8) Reserva Biológica Hitoy Cerere, (9) Cerro Nara, (10) Estación Biológica Las Cruces, (11) Parque Nacional de Guanacaste-Sector Pitilla (*Miconia trinervia* y *Conostegia rufescens*), (12) Rincón Rainforest (*M. trinervia*) y (13) Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes Mora (*M. theaezans*).

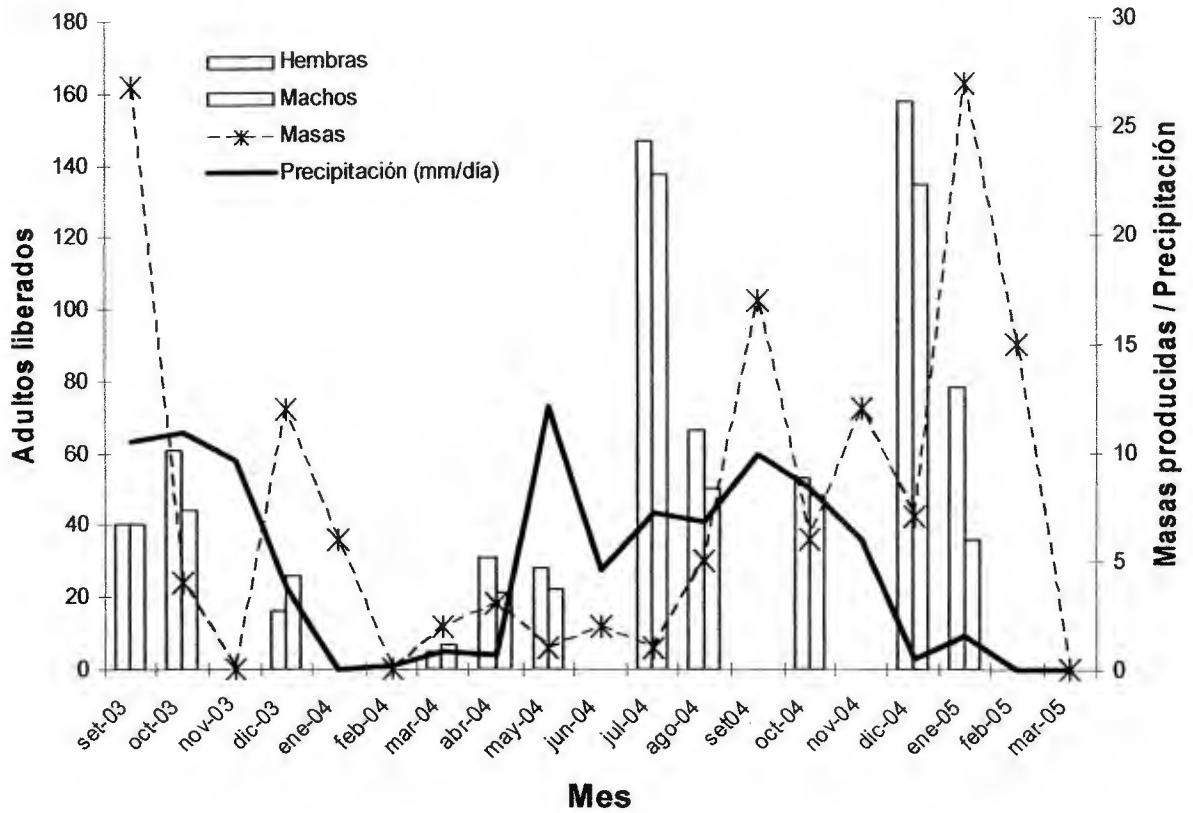


Fig. 2. Liberación de adultos y producción de masas de huevos de *Euselasia chrysippe* en la Reserva Biológica Leonel Oviedo, Costa Rica. La línea negra continua representa el promedio de precipitación diaria por mes.

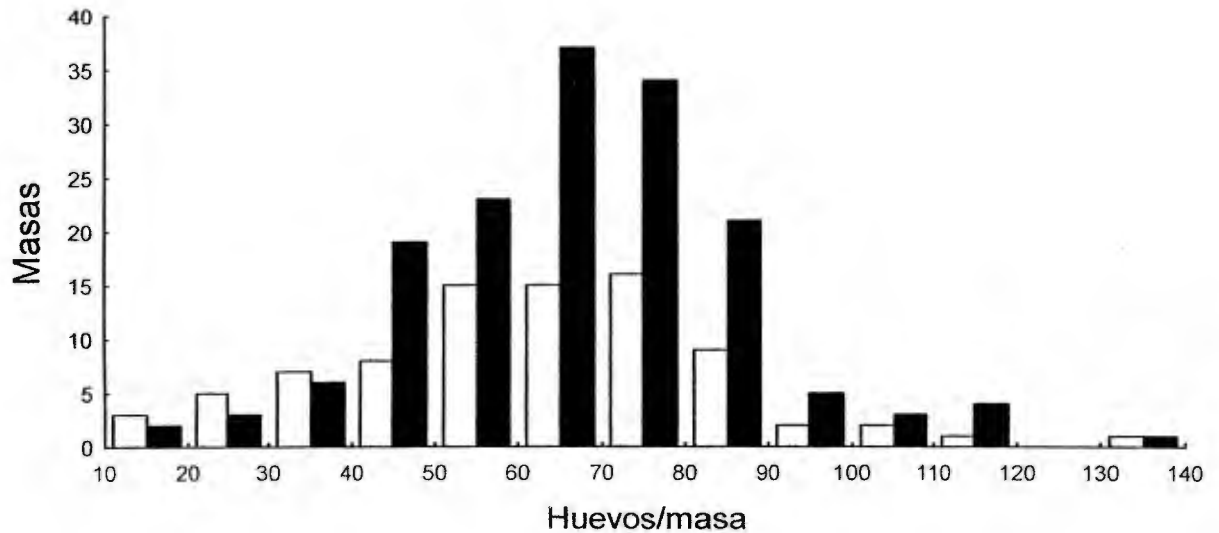


Fig. 3. Distribución del número de huevos por masas de huevos de *Euselasia chrysippe* encontradas en plantas de *Miconia calvescens*, tanto en la Reserva (barras negras), entre octubre 2003-diciembre 2005, como en el campo (barras grises) entre diciembre 2003-diciembre 2005. Las masas encontradas en la Reserva son producto de hembras criadas en el laboratorio y luego liberadas cerca de las plantas. El campo incluye 10 localidades en Costa Rica.

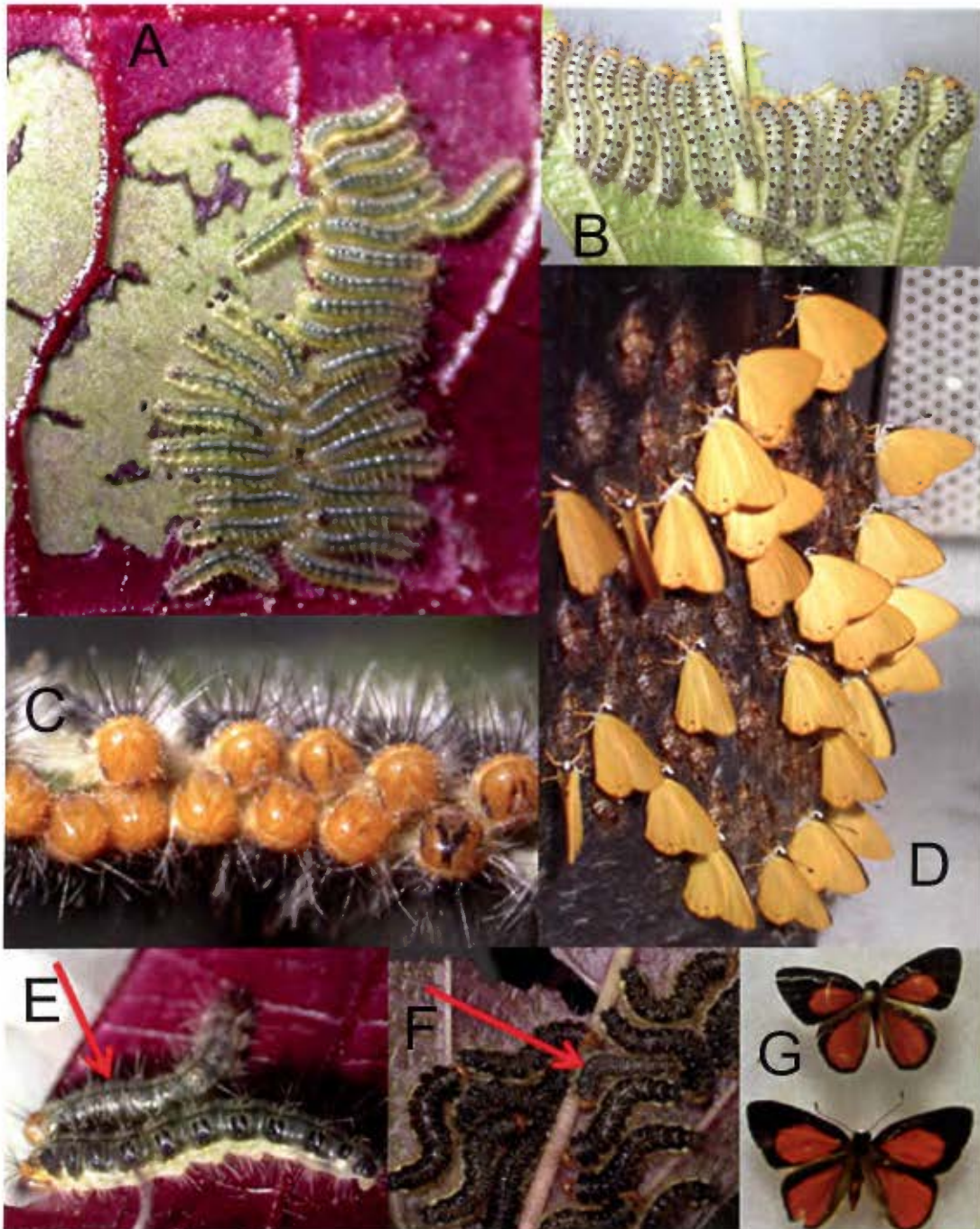


Fig. 4. Comportamiento de *Euselasia chrysippe* en el laboratorio, alimentándose de *Miconia calvescens* durante (A.) el primer (vista dorsal), (B.) quinto (vista dorsal) y (C.) sexto estadios larvales (vista frontal). (D.) Hembras emergiendo de pupación (10 a.m.). (E. y F.) Individuos pequeños dan como resultado (G.) adultos pequeños.

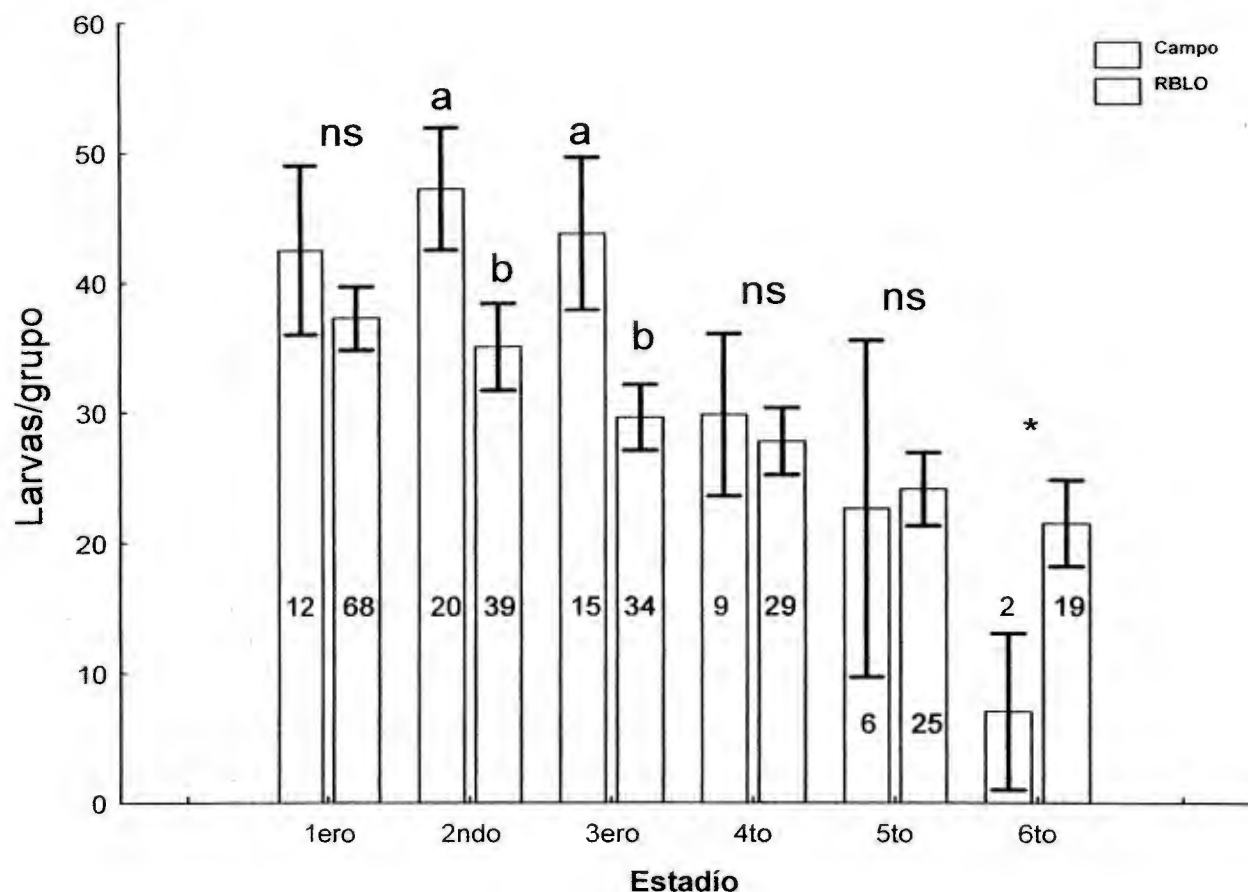


Fig. 5. Promedio (\pm EE) de la cantidad de larvas de *Euselasia chrysippe* por grupo, encontradas en *Miconia calvescens*, en el campo (barras blancas), diciembre 2003-agosto 2005 y en la Reserva (barras grises), octubre 2003-febrero 2005. Las diferentes letras arriba de las columnas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) de promedios (prueba t) entre sitios; ns= diferencias no significativas; *= no se hizo prueba por falta de muestra. Los números dentro de las columnas representan el tamaño de muestra.

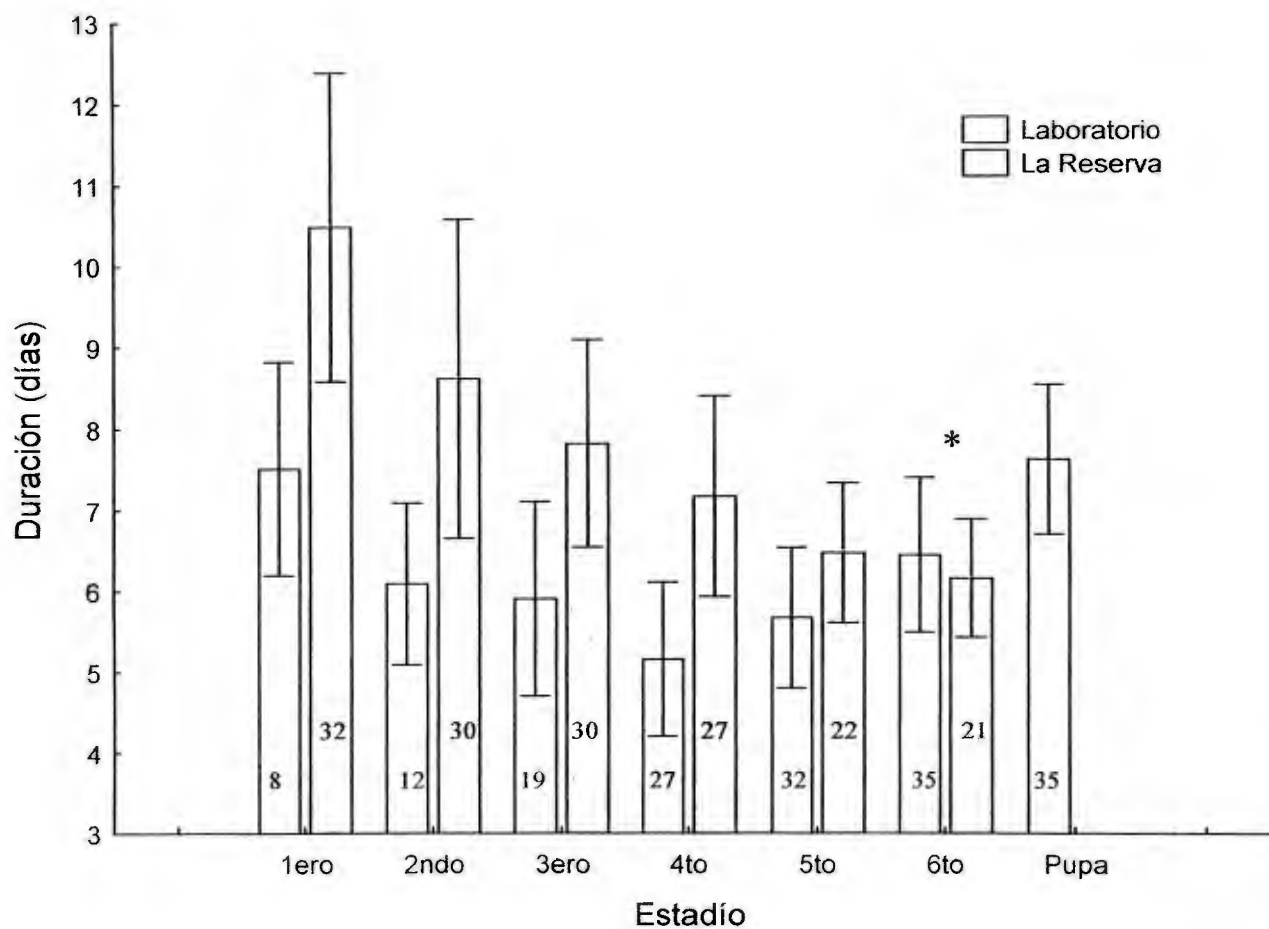


Fig. 6. Promedio (\pm DE) del tiempo de desarrollo (días) de cada estadio larval de *Euselasia chrysippe* en *Miconia calvescens*, en el laboratorio (barras blancas; dic 2003 - ago 2005) y en la Reserva (barras grises; oct 2003 - feb 2005). En todos los estadios la duración es mayor en la Reserva ($p < 0.02$, prueba t), menos en el sexto estadio (*) cuando duran lo mismo ($p = 0.24$). Los números dentro de las columnas representan el tamaño de muestra.

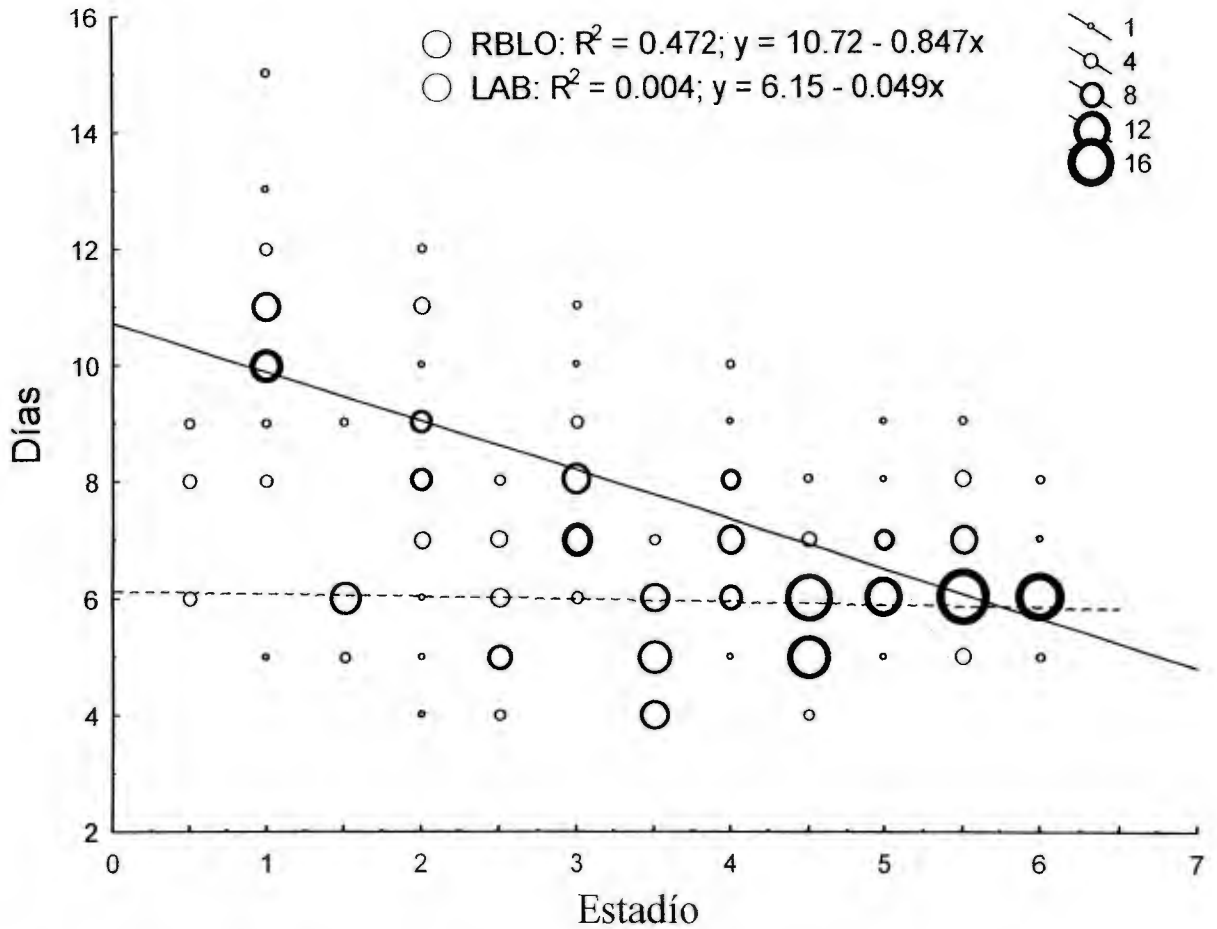


Fig. 7. Relación entre tiempo de desarrollo (días) y estadio larval de *Euselasia chrysippe* en *Miconia calvescens*, en la Reserva (dic 2003 - ago 2005) y en el laboratorio (oct 2003 - ago 2005). Las líneas representan regresiones lineares, Reserva: $p < 0.0001$, laboratorio: no significativa. El tamaño de los círculos representa el número de puntos que comparten ese valor.

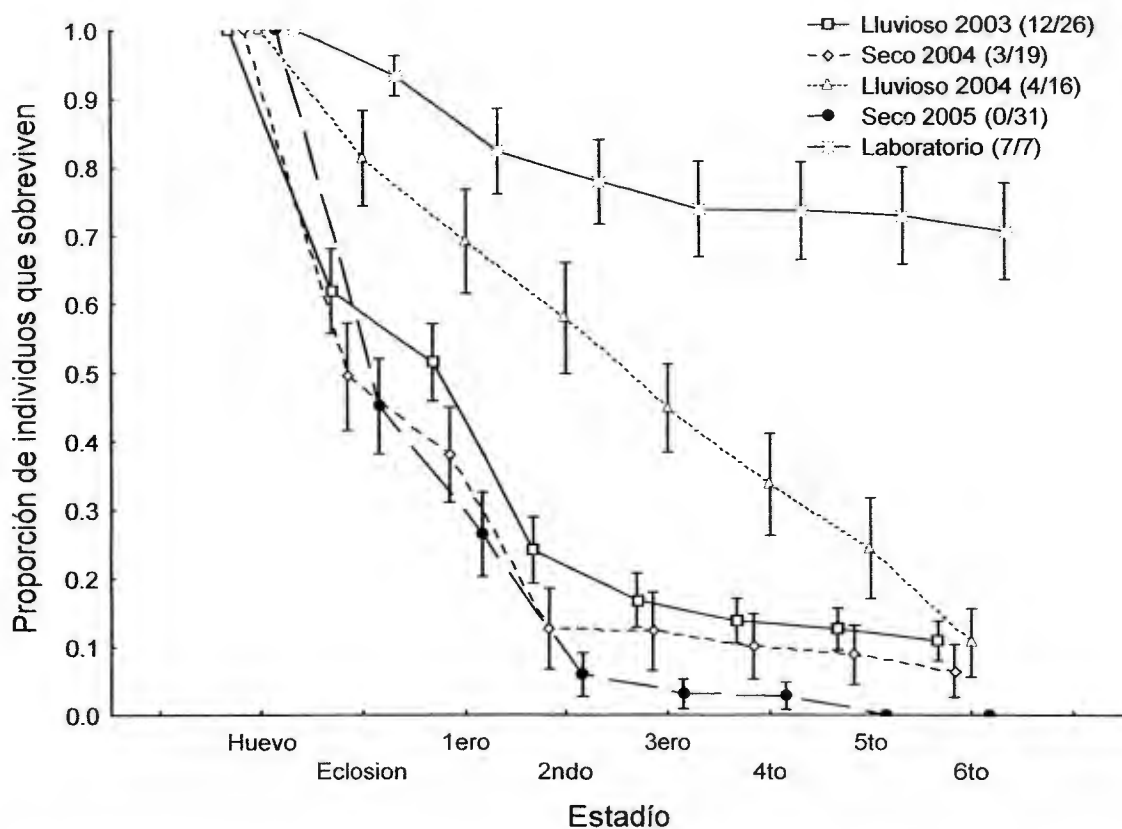


Fig. 8. Supervivencia de individuos (promedio \pm EE) de *Euselasia chrysippe* sobre *Miconia calvescens* en la Reserva Biológica Leonel Oviedo durante cuatro períodos, y en el laboratorio, Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, San Pedro de Montes de Oca. Entre paréntesis = (cantidad de cohortes que sobreviven hasta final de 6to estadio/ cantidad de cohortes al inicio de cada período).

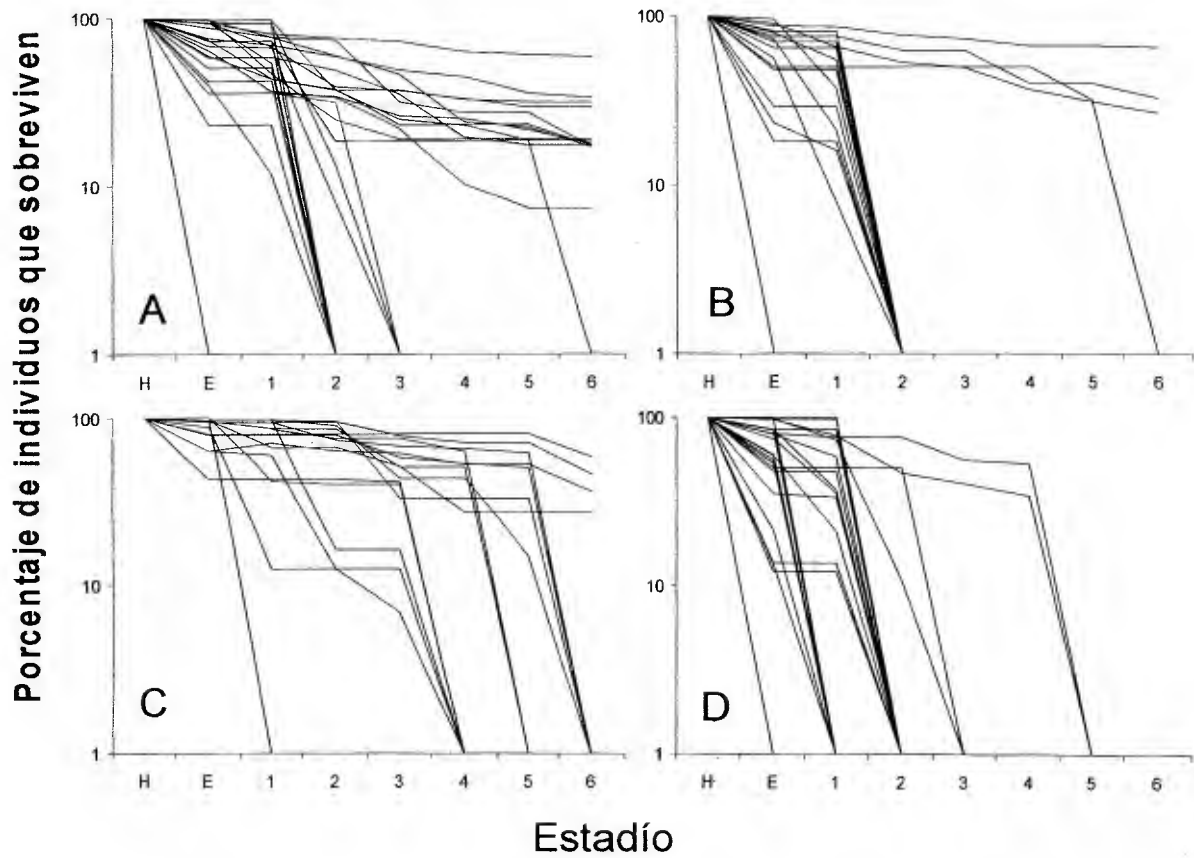


Fig. 9. Curvas de supervivencia de *Euselasia chrysippe* sobre *Miconia calvescens* en la Reserva en cuatro períodos: (A.) lluvioso 2003, (B.) seco 2004, (C.) lluvioso 2004 y (D.) seco 2005. Se graficó el número de individuos que finalizó cada estadio (H= huevo, E= larvas que eclosionaron, 1-6= estadios del primero al sexto).



Fig. 10. Eventos de depredación sobre larvas de *Euselasia chrysippe*, (A.) por un Salticidae y (B.) por una *Polybia* sp. (Vespidae) en la Reserva Biológica Leonel Oviedo y en el laboratorio (C., foto tomada por Tracy Johnson) por un Reduviidae.

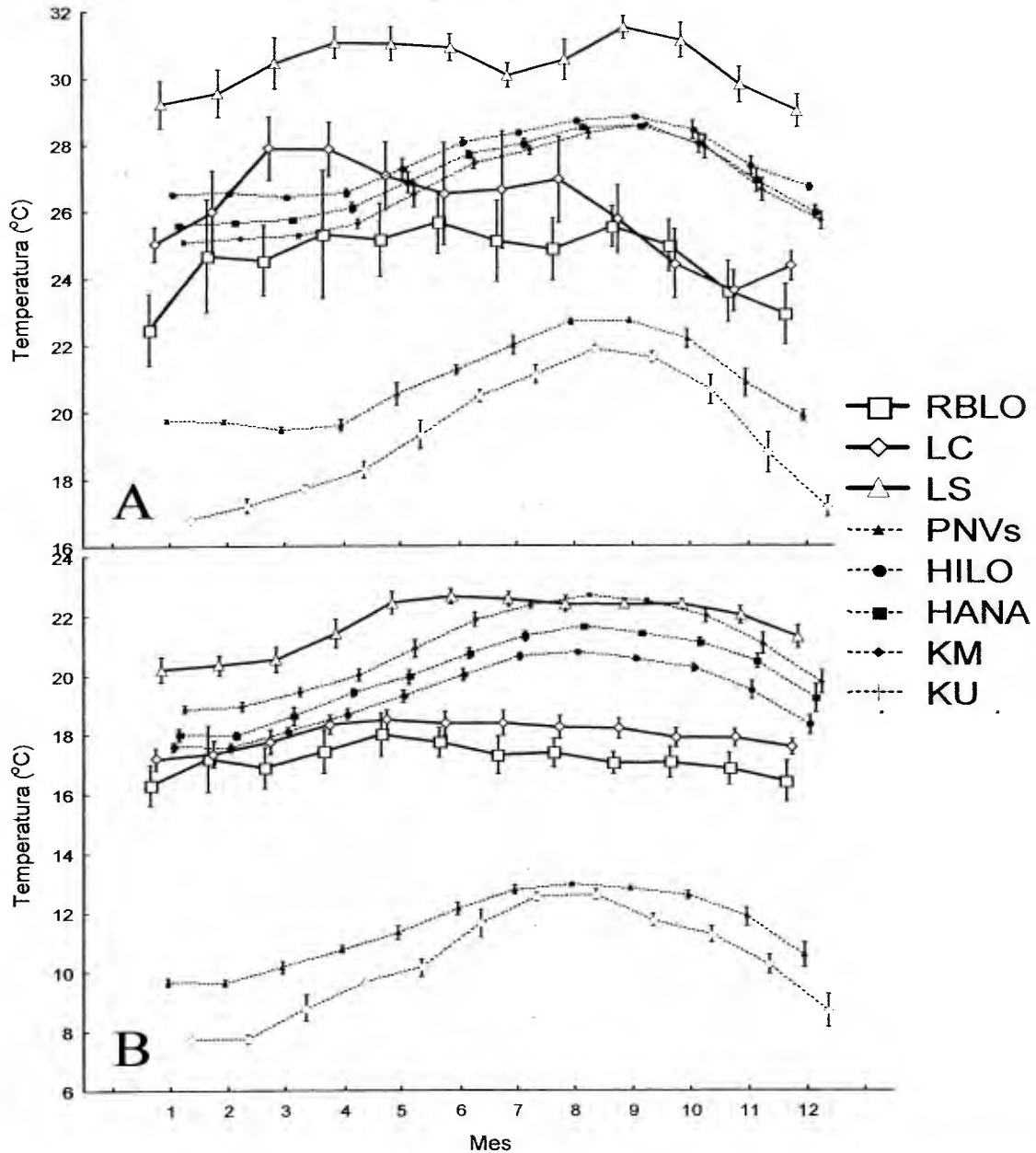


Fig. 11. Promedio (\pm DE) mensual de temperaturas ($^{\circ}$ C) mínima (A.) y máxima (B.) diarias en ocho localidades donde crece *Miconia calvenscens*. En Costa Rica dos sitios donde crece naturalmente y en la Reserva Biológica Leonel Oviedo, y cinco localidades en Hawaii donde *M. calvenscens* ha invadido. Sitios en Costa Rica líneas gruesas continuas: RBLO= la Reserva, LS= Las Selva, y LC= Las Cruces. Sitios en Hawaii líneas de puntos: Hilo (Hawaii*), PNVs= Parque Nacional Hawaii Volcanoes (Hawaii*), Hana= Aeropuerto de Hana (Maui*), KM= Kaneohe Mauka (Oahu*) y KU= Kanaloahuluhulu (Kauai*). *= Isla en la que está el sitio.

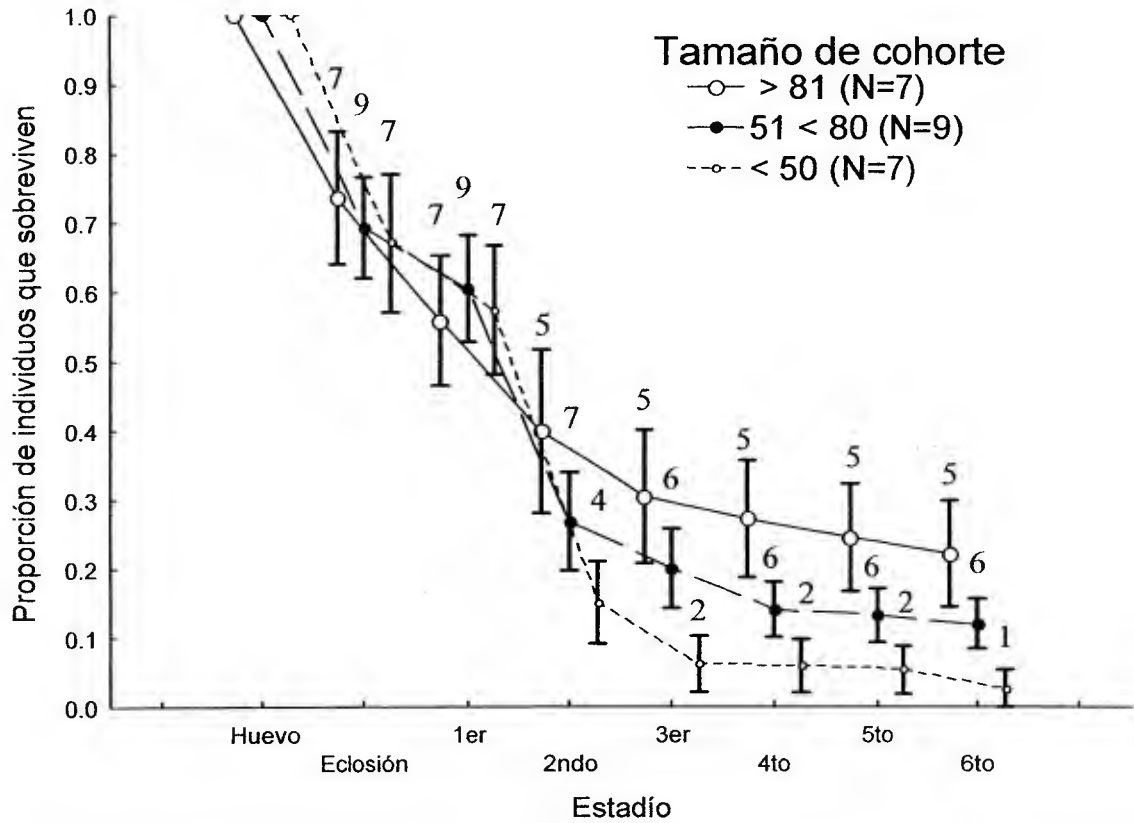


Fig. 12. Supervivencia de individuos (promedio \pm EE) por estadio, separados por tamaño inicial de cohorte (masa de huevos) de *Euselasia chrysippe* sobre *Miconia calvescens* en la Reserva Biológica Leonel Oviedo durante el período lluvioso 2003. Los diferentes números arriba de los puntos indican cuantas cohortes sobrevivieron hasta el final del estadio correspondiente. No hay diferencias significativas por estadio (entre tamaños desde la eclosión hasta el quinto estadio; eclosión: $F_{2,20} = 0.10$, $p = 0.90$, 1er estadio: $F_{2,20} = 0.11$, $p = 0.89$, 2ndo estadio: $F_{2,20} = 1.26$, $p = 0.31$, 3er estadio: $F_{2,20} = 2.57$, $p = 0.10$, 4to estadio: $F_{2,20} = 2.60$, $p = 0.10$ y 5to estadio: $F_{2,20} = 2.51$, $p = 0.11$). La proporción de individuos que sobrevive hasta el final de sexto estadio es menor ($F_{2,20} = 3.68$, $p = 0.04$) en las cohortes pequeñas.

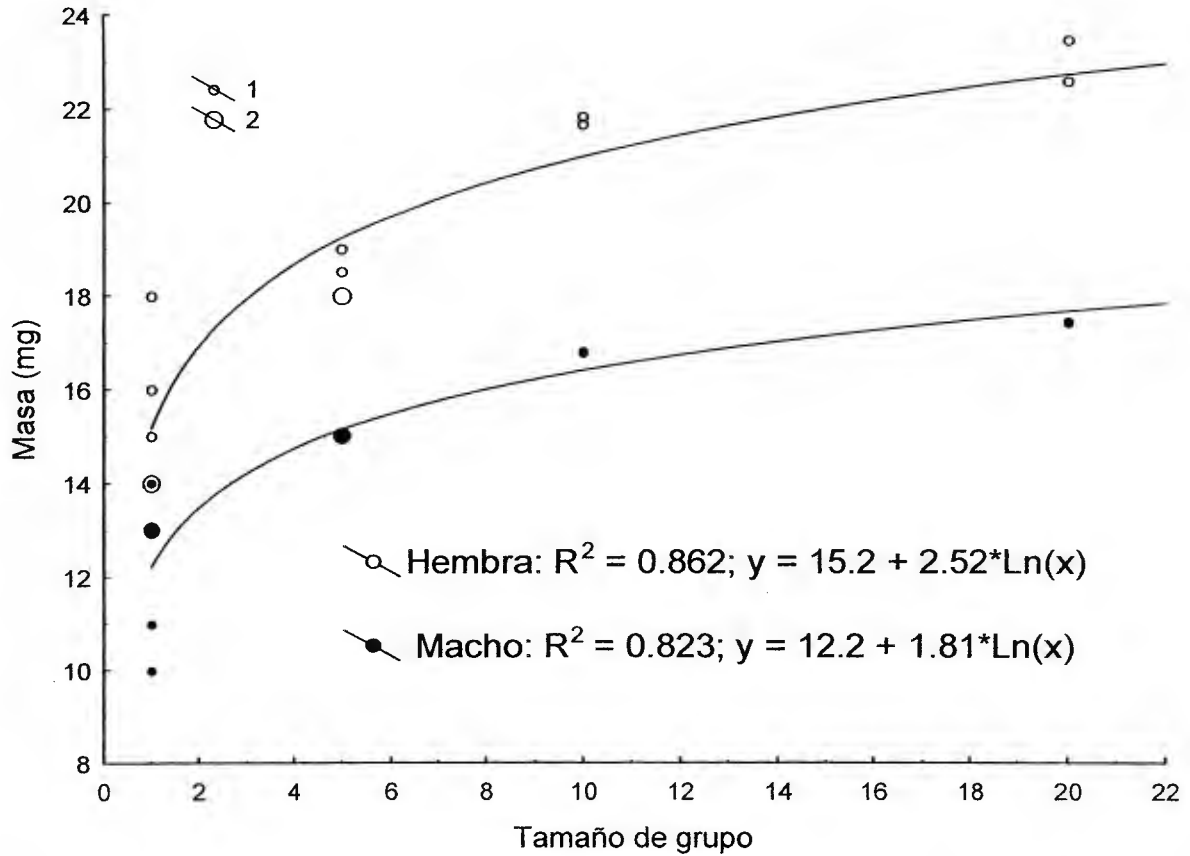


Fig. 13. Regresión del peso seco (miligramos) de individuos adultos de *Euselasia chrysippe* contra el tamaños de grupo en el cual las larvas fueron criadas en *Miconia calvescens* durante el sexto estadio, en el laboratorio (noviembre a diciembre 2006). Los cuatro tratamientos de agregación se encuentran separados por sexo (puntos negros= hembras; círculos blancos= machos) y ambos se ajustan a relaciones logarítmicas.