

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGIA

ECOLOGIA DE Dirphiopsis flora (Schaus)
(LEPIDOPTERA: SATURNIIDAE) E IMPACTO SOBRE Quercus aff.
seemanni (Lieb.) EN ENCINARES NATURALES, EN COSTA RICA

TESIS PRESENTADA PARA OPTAR AL GRADO DE
LICENCIATURA EN BIOLOGIA

ROBERTO CESPEDES PORRAS

CIUDAD UNIVERSITARIA RODRIGO FACIO
SAN PEDRO, MONTES DE OCA

1986

DEDICATORIAS

Al Dr. Juan Hilja Quiroga por su apoyo de este trabajo por su valioso ayuda y sus acertados **DEDICATORIA**

Al Dr. Luis A. Fournier S., profesor insigne de amplia experiencia, cuyas sugerencias y apoyo fueron básicos en la realización de este estudio.

Al HSc. Edgar Gutiérrez S. por su aporte estadístico y censatorio, al Ing. Luis Quiroga por el apoyo proporcionado, al HSc. Carlos Villalobos por los cálculos brindados.

A los compañeros de trabajo presente a mi esposa Patricia Ramírez por su apoyo y colaboración y a mi esposa Patricia, A mi hija Debbie, A mi madre y hermanos.

Al Dpto. de Inversión Forestal (Dirección General Forestal), especialmente al Ing. Félix García R. por el aporte suministrado en esta investigación.

Al Centro Regional de Occidente, Oficina de Cómputo, especialmente a la sra. Ana Vega por la valiosa colaboración en el procesamiento de los datos.

Al personal Docente y Administrativo de la Escuela de Biología.

A Julio Jimenez F. y Alberto Blanco S. por su desinteresada colaboración.

A Elvia Valenciano V. por la labor fotográfica de campo y al Lic. Abdónago Cordero por las revisiones del manuscrito.

A los vecinos de Loma Larga, especialmente a la sra. Guiselle Aparca y al sr. Ronald Quiros.

A todos aquellos que de alguna u otra manera contribuyeron en la realización de este trabajo.

A todos sinceramente. Muchas Gracias.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Luko Hilje Quirós, director de este trabajo, por su valiosa ayuda y sus acertados consejos.

Al Dr. Luis A. Fournier O., profesor insigne de sabia experiencia, cuyas sugerencias y apoyo fueron básicas en la realización de este estudio.

Al MSc. Edgar Gutiérrez E. por su aporte estadístico y comentarios; al Ing. Luis Quirós por el apoyo proporcionado; al MSc. Carlos Villalobos por las concesiones brindadas.

A los compañeros y colegas, especialmente a mi esposa Patricia Ramírez S., quien siempre me brindó su apoyo y colaboración; Rodolfo Achoy M., Carlos Arias de la Peña, Jorge A. Osejo, Ethel Sánchez, Víctor H. Méndez.

Al Dpto. de Investigación Forestal (Dirección General Forestal), especialmente al Ing. Félix Scorza R. por el aporte suministrado en esta investigación.

Al Centro Regional de Occidente, Oficina de Cómputo, especialmente a la sra. Ana Vega por la valiosa colaboración en el procesamiento de los datos.

Al personal Docente y Administrativo de la Escuela de Biología.

A Julio Jiménez F. y Alberto Blanco S. por su desinteresada colaboración.

A Elvis Valenciano V. por la labor fotográfica de campo y al Lic. Abdenago Cordero por las revisiones del manuscrito.

A los vecinos de Loma Larga, especialmente a la sra. Guiselle Abarca y al sr. Ronald Quirós.

A todos aquellos que de alguna u otra manera contribuyeron en la realización de este trabajo.

A todos sinceramente, Muchas Gracias.

Roberto C. Pérez

Sustentante

ECOLOGIA DE Dicrhiopsis flora (Schaus)
(LEPIDOPTERA: SATURNIIDAE) E IMPACTO SOBRE Quercus aff.
seemanni (Lieb.) EN ENCINARES NATURALES, EN COSTA RICA

Dedicatoria

Agradecimientos

Tribunal Examinador

Índice General

Resumen

Introducción

Revisión de Literatura

TESIS PRESENTADA EN LA ESCUELA DE BIOLOGIA

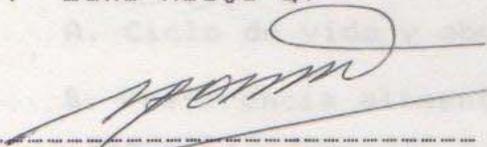
UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

APROBADO



Dr. Luko Hilje Q.

Director de Tesis



Dr. Luis A. Fournier O.

Miembro Tribunal

EDGAR E. GUTIÉRREZ E.

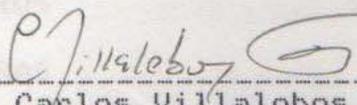
MSc. Edgar Gutiérrez E.

Miembro Tribunal



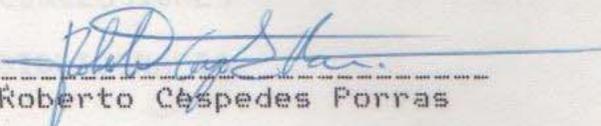
Ing. Luis Quirós R.

Miembro Tribunal



MSc. Carlos Villalobos S.

Miembro Tribunal
Director Escuela Biología



Roberto Céspedes Porras

Sustentante

INDICE GENERAL

	PAGINA
DEDICATORIA	i
AGRADECIMIENTOS	ii
TRIBUNAL EXAMINADOR	iii
INDICE GENERAL	iv
RESUMEN	v
INTRODUCCION	1
REVISION DE LITERATURA	4
Distribución y ecología de los encinos	6
Distribución y ecología de Saturniidae	8
MATERIALES Y METODOS	12
A. Ciclo de vida y abundancia estacional	12
B. Preferencia alimentaria de la larva	14
C. Fenología de <u>Quercus</u> aff. <u>seemannii</u>	15
RESULTADOS	18
A. Ciclo de vida de <u>Dirphiopsis flora</u>	18
B. Abundancia estacional de <u>Dirphiopsis flora</u>	20
C. Fenología de <u>Quercus</u> aff. <u>seemannii</u>	22
CH. Preferencia alimentaria de la larva	25
CUADROS	27
FIGURAS	37
DISCUSION	53
CONCLUSIONES	70
BIBLIOGRAFIA	72

RESUMEN

Dirphiopsis flora presenta una sola generación al año y sus diferentes estadios aparecen de manera discreta, desde principios de setiembre hasta principios de enero. La pupa permanece en la base de los árboles, entre el mantillo, durante aproximadamente nueve meses, período que permite su colecta y destrucción manual, con propósitos de combate. Aunque la larva de D. flora presenta hábitos polípagos ataca preferentemente a los encinos (Quercus aff. seemannii) en el campo y al encino y la guaba en el laboratorio. Esto significa que el cafeto, que es el principal cultivo de la región, no es un hospedero favorito y enfrenta un bajo riesgo de ataque por parte de la plaga. Existen enemigos naturales, principalmente animales vertebrados e insectos, pero su impacto sobre la regulación de las densidades de D. flora se desconoce. D. flora no representa un problema serio, debido a que los encinos responden rápidamente, produciendo nuevo follaje. Se encontró una correlación altamente significativa entre el ataque de larvas y los picos de brotación del follaje, que sugieren algún tipo de sincronización entre ambos.

Q. aff. seemannii muestra un patrón estacional definido en cuanto a la floración, fructificación y brotación del follaje; éste último no es tan evidente como en un árbol caducifolio. La caída natural del follaje al igual que la brotación ocurren durante todo el año, siendo más acentuadas durante la época seca.

INTRODUCCION

Los bosques naturales favorecen y mantienen un equilibrio entre el suelo, el clima y los árboles. Este equilibrio biológico garantiza la existencia y sobrevivencia, por un tiempo indefinido, de la vegetación natural (Lamprecht, 1962). Debido a sus características, los bosques naturales representan un recurso de protección para el suelo y para los seres vivos. Sin embargo, ese equilibrio es alterado por factores bióticos y abióticos, que pueden producir cambios en los ecosistemas, tales como el aumento incontrolado de la población de una especie, que se ve favorecida al disminuir o desaparecer sus enemigos naturales o controladores biológicos (DeBach, 1964; Hodges, 1979).

El establecimiento de plantaciones artificiales de árboles es una práctica factible para aliviar la presión sobre el bosque natural y para proveer las necesidades de madera y sus productos (Ford, 1981). Pero las plantaciones de árboles, a diferencia de los bosques naturales, presentan características propias que favorecen el surgimiento de plagas, principalmente de insectos. Entre esas características se pueden citar la diversidad florística reducida, especies de árboles que poseen la misma edad y la distancia de siembra más homogénea (Fournier, 1980). Los insectos que se convierten en plagas pueden llegar a representar un serio problema para los bosques, pues se podrían alimentar de hojas, frutos, semillas, raíces, tallos y brotes de los árboles. Ello hace que la productividad del bosque artificial pueda ser afectada seriamente.

En zonas de altura de Costa Rica, como por ejemplo Loma Larga de Cartago, existen bosques naturales de Quercus aff. seemanni diseminados por la región. Estos bosques naturales presentan ciertas características análogas a las plantaciones, por ser casi monoespecíficos, con una distribución espacial muy homogénea, además de una alta densidad, pero, evidentemente, tienen una historia natural propia, en cuanto a las relaciones de la flora, fauna y factores bióticos, que los diferencian de las plantaciones artificiales. En 1979 y años subsiguientes se informó acerca del ataque masivo de larvas de la mariposa Dirphiopsis flora (Schaus) (Saturniidae, Hemileucinae) sobre los encinos de dicha región (Chaverri, 1984; Hilje y Quirós, 1986), lo cual ilustra cómo un insecto nativo puede alcanzar densidades epidémicas en un bosque natural.

Las larvas de esta mariposa se observaron en la época lluviosa, y los encinos atacados por ellas resultaban totalmente defoliados, daños que en algunos casos alcanzaban bosquetes enteros (Chaverri, 1984). Las extensas áreas de los encinos protegen las nacientes de agua, evitan la erosión y suministran madera para la producción de carbón; además, las áreas agrícolas están representadas por cafetales. La defoliación de los encinos por parte de las larvas D. flora, y el riesgo del ataque al café, además del efecto urticante que producen sobre los recolectores del grano, implican un problema ecológico, económico y de salud, que podría ser serio.

Para entender su actividad y definir métodos de combate

apropiados, la presente investigación se orientó a realizar estudios básicos acerca de la biología de D. flora y su relación con el hospedero principal, Q. aff. seemannii. También se efectuaron algunas observaciones fenológicas y ecofisiológicas de sus hospederos, los encinos.

Las interacciones entre los insectos fitófagos y sus plantas hospederas son complejas (Fubuya, 1983). Los trabajos de Ferry (1970) y otros investigadores (Guerzon y Siaberloff, 1984; Rockwood, 1974) han demostrado que los cambios bioquímicos en las propiedades químicas y físicas de las hojas tienen importantes efectos sobre los insectos herbívoros que los consumen. Las plantas pueden reaccionar contra los insectos fitófagos de muy variada forma. Estas respuestas incluyen la producción de sustancias químicas nocivas (Rosenthal, 1984; Schowalter et al., 1986), cambios en la distribución de la biomasa vegetal (oyer y Bohner, 1976), aumento de la fotosíntesis de las plantas dañadas (Giles et al., 1968), y cambios en la producción de hormonas vegetales que pueden generar efectos secundarios (oyer y Briggs, 1965).

Los trabajos realizados por Jensen (1977, 1982) y Rockwood (1974) en el trópico americano, en zonas con insectos fitófagos estables, demostraron que algunas poblaciones de insectos fitófagos, como Coleoptera y Lepidoptera, están limitadas por la disponibilidad del

REVISION DE LITERATURA

Los herbívoros son los animales que se alimentan de plantas y algunas de las relaciones específicas de éstos con las plantas son el resultado del hecho de que las plantas no se pueden mover, de modo que el "escape" respecto de los herbívoros se logra a veces mediante adaptaciones muy sofisticadas.

Las interacciones entre los insectos fitófagos y sus plantas hospederas son complejas (Futuyma, 1983). Los trabajos de Feeny (1970) y otros investigadores (Auerbach y Simberloff, 1984; Rockwood, 1974) han demostrado que los cambios estacionales en las propiedades químicas y físicas de las hojas tienen importantes efectos sobre los insectos herbívoros que las consumen. Las plantas pueden reaccionar contra los insectos fitófagos de muy variadas formas. Estas respuestas incluyen la producción de sustancias químicas nocivas (Rosenthal, 1986; Schowalter et al., 1986), cambios en la distribución de la biomasa vegetal (Dyer y Bokhari, 1976), aumento de la tasa fotosintética de las plantas dañadas (Wareing et al., 1968), y cambios en la producción de hormonas vegetales que pueden generar efectos secundarios (Avery y Briggs, 1968).

Los trabajos realizados por Janzen (1979, 1982) y Rockwood (1974) en el trópico americano, en zonas con cambios climáticos estacionales, demuestran que algunas poblaciones de insectos fitófagos, como Coleoptera y Lepidoptera, están limitadas por la disponibilidad del

follaje joven. Estos estudios sugieren que en algunos casos existe una relación estrecha entre el estado fenológico de la planta hospedera y la densidad poblacional del insecto. Así, Frankie (1975) y Janzen (1982) demostraron que los máximos períodos de floración y producción del follaje de la vegetación de las regiones tropicales estacionales están sincronizados con la mayor densidad y actividad de adultos y larvas de lepidópteros.

En los bosques tropicales, por ejemplo, se ha observado un patrón estacional definido en el comportamiento fenológico, en los fenómenos de brotación y caída del follaje, floración y fructificación (Frankie, 1975; Fournier, 1976). Por otro lado, el crecimiento y desarrollo de las plantas en las zonas con cambios climáticos estacionales está sincronizado con procesos meteorológicos (Borchert, 1980). La brotación y caída del follaje están altamente correlacionadas tanto con factores exógenos, tales como la temperatura y la precipitación (Borchert, 1975; Fournier y Herrera de Fournier, 1986), como con factores endógenos, tales como las variaciones en los niveles hormonales en distintas partes de la planta (Gómez, 1984).

Esta sincronización entre el comportamiento fenológico de la vegetación y la actividad de los insectos fitófagos, puede ser considerada como uno de los variados mecanismos que emplean las plantas, que al igual que los animales tienen sus enemigos naturales contra los cuales deben defenderse. Es probable que este tipo de interacción anteriormente señalada, haya permitido y garantizado el

equilibrio biológico entre los árboles, los insectos que los atacan, sus depredadores y los parásitos (Kirchner y Atilano, 1984). En algunas ocasiones en que este equilibrio se rompe, por causas naturales o por la intervención del hombre, el desbalance puede favorecer un aumento en la población de insectos que se convierten en plaga (Kirchner y Atilano, 1984). La susceptibilidad del árbol a estos insectos depende de varios factores: cambios bruscos en el clima y el habitat, composición del bosque, calidad del suelo y densidad (Forbes, 1961; Schowalter et al., 1986).

Distribución y ecología de los encinos

La familia Fagaceae está representada por especies que habitan las zonas templadas de ambos hemisferios y las zonas tropicales, con excepción del Africa al sur del Sahara (Burger, 1977). Uno de sus géneros, Quercus, está representado en Costa Rica por al menos 12 especies, las cuales son comunes en las montañas altas (Burger, 1977).

La especie Q. seemannii es común en el bosque húmedo lluvioso de premontano y montano, entre los 1400 y los 2400 m.s.n.m., aunque en ocasiones ha sido encontrado a los 1100 y 3100 metros (Burger, 1977). El ámbito de distribución de la especie comprende San Ramón y Zarcero, al oeste de las montañas centrales, la cordillera de Talamanca en toda su extensión y las montañas altas de Chiriquí, Panamá (Burger, 1977).

Los árboles de Q. seemannii miden de 6 a 15 m de altura, pero algunos pueden alcanzar hasta 25 m. El tronco puede medir un metro de diámetro. Sus hojas son deciduas o persistentes, con estípulas caducas. Los frutos son anuales, de forma ovoide y miden entre 10 - 18 mm de longitud y 10 - 14 mm de ancho (Muller, 1942; Burger, 1977). Esta especie tiene una gran variabilidad y se considera muy afín a Q. guiglielmi-treleasei, y puede hibridarse con Q. rapurahuensis y Q. tonduzii (Burger, 1977).

El tipo de bosque en el que habitan los robles (Quercus spp.) es considerado perennifolio. Sin embargo, Q. oleoides forma parte de la vegetación del pacífico seco de Costa Rica (Boucher, 1983).

En cuanto a la fenología de los robles, la mayoría tiene su época de floración entre noviembre y abril (Burger, 1977), mientras que la fructificación es muy variable, pudiendo acontecer desde mayo hasta noviembre en Q. copeyensis (Burger, 1977). Este fenómeno puede variar de un lugar a otro de un año al siguiente, como es el caso de Q. oleoides (Boucher, 1983). Holdridge (1971), citado por Jiménez y Chaverri (1983), encontró que Q. costaricensis puede perder hasta un 8% de su follaje durante el verano, en un bosque próximo a Villa Mills, Cartago, en tanto que Q. oleoides pierde todo su follaje durante la época seca en Guanacaste (Boucher, 1983).

El follaje y los frutos de todas las especies de Quercus son consumidas, en el hemisferio norte por insectos (Coleoptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera), aves y mamíferos (Browne, 1968).

En Guanacaste, Costa Rica, las bellotas de Q. oleoides son consumidas por varios mamíferos e incluso se ha observado a un microlepidóptero consumir las semillas sustancialmente (Boucher, 1981, 1983). Las larvas de Automeris rubrescens y A. zugana, ambos satúrnidos de la sub familia Hemileucinae, devoran las hojas de esta especie de roble (Janzen, 1982), al igual que las orugas de Dichomeris santarosensis, de la familia Gelechiidae (Hodges, 1985). En los robledales de San Gerardo de Dota, se ha observado a las ardillas, zahínos y ratones roer las semillas de encinos (Jiménez y Chaverri, 1983); además estos autores encontraron un gorgojo (Curculionidae) que ataca las bellotas. En Santa María de Dota, las larvas del lepidóptero Eutachyptera Psidii (Sallé) (Lasiocampidae) viven sobre encinos (Q. aff. seemannii) y se alimentan de las hojas de éstos (Chaverri, 1983). En Loma Larga de Cartago, algunos bosquetes de esta especie han sido desprovistos totalmente del follaje por la acción masiva de larvas del lepidóptero Dirphiopsis flora (Saturniidae) (Chaverri, 1984).

Distribución y ecología de Saturniidae

La familia Saturniidae tiene una amplia distribución en el Nuevo Mundo, desde Canadá hasta Argentina y Chile, con predominio en las zonas cálidas y húmedas de las regiones tropicales (Janzen, 1982). Existen 1250 especies de satúrnidos en el mundo, de las cuales 850 se encuentran en el continente americano (Ferguson, 1971, citado por

Janzen, 1982). En Costa Rica existen entre 90 y 100 especies, comprendidas en cuatro subfamilias: Saturniinae, Arsenurinae, Hemileucinae y Ceratocampinae (Janzen, 1982).

Los adultos de Saturniidae pueden reconocerse por la forma de las alas, que son redondeadas, su cuerpo robusto y muy pubescente, el poco desarrollo de la proboscis y las antenas cuadripectinadas de los machos (Janzen, 1982). La longevidad de los adultos es de 4-7 días. Las hembras pueden copular la primera noche en que emergen y depositan de 100 a 400 huevos (Janzen, 1982). Las larvas pueden pesar entre 2 y 20 g, y tardan de 4 a 8 semanas para alcanzar su longitud máxima, que es de 8 a 10 cm en las especies más grandes, como Dirphia avia (Gardiner, 1974; Janzen, 1982).

Las larvas de Saturniidae son polífagas, y se alimentan tanto de especies de árboles deciduos como de siempreverdes, en zonas templadas (Gardiner, 1974). Varias especies de Hylesia, tienen importancia económica, debido a los daños causados al hombre por los pelos urticantes de las larvas; además, éstas son capaces de causar daños significativos a las cosechas, bajo ciertas circunstancias (Lamy y Lemaire, 1983). En Guanacaste, Costa Rica, las larvas comen principalmente hojas de plantas de varias familias: Leguminosae, Rosaceae, Anacardiaceae, Meliaceae, Lauraceae, Bombacaceae, Sterculiaceae y Fagaceae (Janzen, 1982).

En los últimos 4 o 5 años, en la región de Loma Larga de Cartago, las larvas de Dirphiopsis flora han alcanzado poblaciones muy altas

sobre los encinos, *Q.* aff. *seemannii* durante la estación lluviosa (Chaverri, 1984). Lemaire (1976) indica que esta especie no es endémica de Costa Rica y se le ha colectado en el oeste de Colombia, Ecuador y sureste de Perú; es común en Panamá y en las zonas andinas de baja altitud de Ecuador, Perú y Bolivia. Aún no ha sido reportada como especie plaga (Lemaire, comunicación escrita). Observaciones posteriores en la zona de Loma Larga (Hilje y Quirós, 1986), revelan que *D. flora* es una especie univoltina y que sus estados de desarrollo aparecen de manera discreta. La presencia de parasitoides y otros aspectos ecológicos y evolutivos demuestran que esta mariposa representa un caso de una especie nativa que se ha convertido en insecto plaga en un ecosistema natural, como son los remanentes de bosque de encinos que están distribuidos en esta región.

Los trabajos realizados por Hilje y Quirós (1986) establecen que la mayor emergencia de adultos, a partir de pupas mantenidas en el laboratorio, ocurre durante la segunda mitad de agosto y mediados de setiembre. En el campo, los huevos se observaron, en buenas cantidades, hacia finales de setiembre. Estos son depositados por las hembras en grupos de 5 a 150 y duran hasta 15 días para eclosionar. A partir de mediados de octubre empiezan a observarse las larvas pequeñas (3 mm), que devoran el follaje joven de los encinos. Para mediados de noviembre se nota una mezcla de los instares segundo, tercero, cuarto y quinto. El período pupal se extiende de 8 a 9 meses. La longevidad promedio de los machos fue de aproximadamente 7 días, con un ámbito de 1 a 17 días y la de las hembras aproximadamente 6, con un ámbito de 1 a 14 días. Las pupas femeninas miden 3 cm y

pesan 1.9 g en promedio, mientras que las masculinas miden 2.5 cm y pesan 1.28 g. Hilje y Quirós (1986) observaron además que en la base de un árbol pueden aparecer hasta 182 pupas entre el mantillo, sugiriendo que éste puede proporcionar protección y ciertas condiciones de humedad a las pupas. Encontraron que la fecundidad, basada en el recuento de huevos de 146 hembras disectadas fue de 199 ± 7.5 , con un ámbito de 0 a 373. El número de huevos depositados por hembra en el laboratorio fue de 54.56 ± 6.57 , con un ámbito de 0 a 244. Además, demostraron que la emergencia de los adultos es diurna y que el pico máximo se presenta entre las 2:30 y 3:30 p.m.

R. CICLO DE VIDA Y ABUNDANCIA ESTACIONAL DE *Symphyla flava*

En la parcela de estudio se cercaron 100 árboles, de los cuales se eligieron aleatoriamente 50, en cuya base se delimitó un círculo de 100 cm de diámetro, dentro del cual se colectaron pupas de *S. flava*. Estas fueron contenidas en el campo, en cinco latas de cedazo y estopa de 30 cm de arista, cada una conteniendo cerca de 200 pupas. Simultáneamente, a partir de agosto y hasta setiembre de 1985, se hicieron observaciones de la emergencia de los adultos, que fueron separados según su sexo. Esta información se complementó con datos análogos obtenidos en el laboratorio, donde fueron colocadas cinco quince (15) pupas en frascos de vidrio de un galón contenidos en un mantillo.

MATERIALES Y METODOS

El trabajo de campo se realizó en la localidad de Loma Larga de Corralillo, en la provincia de Cartago, Costa Rica, ubicada a 31 Km. al sureste de San José, a 84° 04' de longitud oeste y 9° 41' de latitud norte, a altitudes cercanas a los 1700 m. Esta región muestra una precipitación total anual de 2148.4 mm y una temperatura promedio anual de 16°C (Servicio Meteorológico Nacional); pertenece a la zona de vida de Bosque Húmedo Montano Bajo (Tosi, 1969). En esta región existen extensas áreas naturales de encinares o robledales. Los estudios se realizaron en una parcela de encinos de 2500 m², seleccionada arbitrariamente.

A. CICLO DE VIDA Y ABUNDANCIA ESTACIONAL DE Dirphiopsis flora

En la parcela de estudio se marcaron 100 árboles, de los cuales se eligieron aleatoriamente 50, en cuya base se delimitó un anillo de 100 cm de diámetro, dentro del cual se colectaron pupas de D. flora. Estas fueron mantenidas en el campo, en cinco jaulas de cedazo y madera de 50 cm de arista, cada una conteniendo cerca de 200 pupas. Semanalmente, a partir de agosto y hasta setiembre de 1985, se hicieron observaciones de la emergencia de los adultos, que fueron separados según su sexo. Esta información se complementó con datos análogos obtenidos en el laboratorio, donde fueron colocadas ciento quince (115) pupas en frascos de vidrio de un galón conteniendo mantillo.

Se escogieron aleatoriamente diez árboles de menos de 10 cm de diámetro a 1.3 m, que pudieran ser doblados y muestreados desde el suelo. Cada semana, a partir de setiembre de 1985 hasta principios de enero de 1986, se registró el número de huevos y larvas presentes en ellos, lo cual se realizó para estudiar el ciclo de vida y la posible existencia de parasitoides o patógenos naturales. Los huevos y larvas se trasladaron al laboratorio, donde se depositaron en frascos de un galón, con mantillo y hojas de encino; estas observaciones se efectuaron a la temperatura de la sala de laboratorio (23°C).

Se colectó una muestra de 3420 larvas de D. flora sobre Q. aff. seemanni el 17 de diciembre de 1985. Las larvas vivas fueron trasladadas en bolsas plásticas al laboratorio e inmediatamente sacrificadas y preservadas en solución de KAAD y alcohol de 70°. Utilizando un estereoscopio equipado con un ocular micrométrico, se realizaron mediciones, a un poder de 25 X, de la amplitud y longitud cefálicas, y de la longitud corporal (Fig. 1). Con el propósito de determinar el número de instares larvales de D. flora, se graficaron los valores obtenidos para las variables longitud corporal, longitud cefálica y amplitud cefálica. Además, se calcularon correlaciones y regresiones lineales simples entre las tres variables consideradas.

El estudio del desarrollo de las formas inmaduras se realizó con un grupo de 150 larvas de edad similar (con una longitud corporal promedio de 14 mm), las cuales fueron colectadas en el campo durante

octubre de 1985. Las larvas se mantuvieron en grupos de cinco, en recipientes de vidrio de 500 cc, a las cuales se les proporcionó hojas maduras de Q. seemannii cada dos días.

B. PREFERENCIA ALIMENTARIA DE LA LARVA

Para conocer el riesgo del ataque a cultivos agrícolas y a otros árboles presentes en la zona de estudio, se realizaron pruebas de preferencia alimentaria. Para ello se utilizaron las siguientes especies: encino (Q. aff. seemannii), cafeto (Coffea arabica) poró (Erythrina sp.), guaba (Inga sp.) y manzana rosa (Eugenia jambos). En cajas de petri de 100 X 15 mm, se colocó uno o dos fragmentos de hoja de 15 cm² de área, de las plantas por evaluar. Se colocó en el centro de la caja tres larvas de 30-35 mm de longitud, con al menos doce horas de ayuno. Los tratamientos, cada uno con cinco repeticiones, fueron: encino, cafeto, poró, guaba, manzana rosa, encino vs cafeto, encino vs poró, encino vs guaba, encino vs manzana rosa, cafeto vs poró, cafeto vs guaba y poró vs guaba. La muestra se retiró 24 horas después y se determinó el total de área foliar no consumida. Para ello se diseñó un patrón cuadrículado de igual área (3 X 5 cm), dividido en cuadrículas de 0.5 X 0.5 cm el cual, al ser superpuesto al fragmento de hoja, permitió estimar la cantidad de hoja no consumida por las larvas.

Los resultados de las pruebas de preferencia alimentaria de muestras independientes se analizaron a través de un análisis de varianza de una vía, utilizando una prueba Duncan (DMRT) para las comparaciones múltiples, en tanto que las pruebas combinadas se sometieron a un análisis pareado con t de student.

C. FENOLOGIA DE Quercus aff. seemannii

Se tomaron diez árboles al azar de Q. aff. seemannii, su diámetro promedio, a 1.3 m, fue de 33 cm y su altura promedio de 19.8 m. A cada uno de ellos se le determinó mensualmente, de agosto de 1985 a julio de 1986, las siguientes características fenológicas: brotación y caída del follaje, floración y fructificación, para lo cual se utilizó el método propuesto por Fournier (1974), a saber:

- 0 Ausencia de la característica
- 1 Presencia de la característica con un ámbito de 1 - 25%
- 2 Presencia de la característica con un ámbito de 26 - 50%
- 3 Presencia de la característica con un ámbito de 51 - 75%
- 4 Presencia de la característica con un ámbito de 76 - 100%

Se estudió la variación en el contenido de humedad del suelo y de la planta para correlacionarla con la brotación y caída del follaje, floración y fructificación. Con ese propósito se analizó, en la parcela de estudio, el contenido de humedad del suelo y del vástago

vegetativo. Para ello se eligió, al azar, cuatro árboles a los cuales se les analizó mensualmente, de agosto de 1985 a julio de 1986, el contenido de humedad de las hojas y del tallo de las ramas; las hojas fueron colectadas en la rama más baja del árbol. De la muestra se tomaron 25 g de hojas y tallos, que fueron secadas en una estufa, a 70°C, hasta alcanzar peso constante. Su contenido de humedad se obtuvo mediante la fórmula:

$$\text{Peso fresco} - \text{Peso seco}$$

$$(1) \quad \% \text{ de humedad} = \frac{\text{Peso fresco} - \text{Peso seco}}{\text{Peso fresco}} \times 100$$

Peso fresco

El contenido de humedad del suelo se determinó a un metro de distancia de la base del árbol, utilizando muestras de 100 g de suelo tomados a 10 - 20 cm de profundidad en la época lluviosa (mayo a noviembre) y a 20 - 30 cm en la época seca (diciembre a abril). Las muestras fueron secadas en una estufa, a 105°C, hasta eliminar toda el agua presente. Su contenido de humedad se obtuvo mediante la fórmula:

$$\text{Peso fresco} - \text{Peso seco}$$

$$(2) \quad \% \text{ de humedad} = \frac{\text{Peso fresco} - \text{Peso seco}}{\text{Peso seco}} \times 100$$

Peso seco

En cada muestreo se evaluó la capacidad de campo del suelo, para lo cual se colectaron 50 g de peso fresco y se depositaron en vasos

plásticos perforados en su base. Estos fueron llenados con agua y se dejaron en reposo por 24 horas, luego de lo cual se secaron en una estufa, a 105°C, hasta eliminar toda el agua presente. El contenido de humedad se calculó con la fórmula (2).

En el caso de las hojas y tallo de las ramas, se usó el peso fresco en el denominador, por ser ambos materiales vivos. En tanto que para las muestras de suelo, se usó peso seco, considerándose este material como ente abiótico.

El grado de asociación entre la humedad y las manifestaciones fenológicas de *Q. aff. seemannii* se determinó mediante pruebas de correlación simple.

Se observó este tipo de asociación hacia finales de setiembre (Fig. 3), cuando la emergencia de adultos en el campo todavía era alta (Fig. 4). Durante setiembre la producción de follaje (brotación) y la precipitación alcanzaron valores altos (Figs. 5, 6, Cuadro 1). De 720 huevos colectados en el campo, solamente 53 (7.4%) no eclosionaron. El tiempo promedio de eclosión, en el laboratorio, fue de 13 días (+/- 0.93, error estándar). El tiempo mínimo de eclosión fue de 10 días y el máximo de 15 días.

Las larvas, que son gregarias y se alimentan durante el día, aparecieron en el campo desde principios de octubre hasta los primeros días de enero (Figs. 2, 3). Su densidad fue disminuyendo a finales de noviembre y se acentuó marcadamente a mediados de diciembre, época en que empezaron a pupar. Se alcanzó el pico máximo a mediados de noviembre, cuando el ataque masivo sobre los encinos fue muy evidente.

RESULTADOS

A. CICLO DE VIDA DE D. flora

Las hembras ovopositaron en el campo en grupos de 20 a 99 huevos firmemente fijados al haz o al envés de las hojas, con mayor frecuencia en las porciones terminales de las ramas, a alturas superiores a los 2 m, cerca del follaje joven.

Los huevos aparecieron desde principios de setiembre hasta finales de octubre (Figs. 2, 3). Su pico máximo se presentó al inicio de setiembre y disminuyeron conforme se redujo la población de los adultos (Figs. 3, 4); se observó otro pico pequeño hacia finales de setiembre (Fig. 3), cuando la emergencia de adultos en el campo todavía era alta (Fig. 4). Durante setiembre la producción de follaje (brotadura) y la precipitación alcanzaron valores máximos (Figs. 5, 6; Cuadro 1). De 720 huevos colectados en el campo, solamente 53 (7.4%) no eclosionaron. El tiempo promedio de eclosión, en el laboratorio, fue de 13 días (+/- 0.93, error estándar). El lapso mínimo de eclosión fue de 10 días y el máximo de 18 días.

Las larvas, que son gregarias y se alimentan durante el día, aparecieron en el campo desde principios de octubre hasta los primeros días de enero (Figs. 2, 3). Su densidad fue disminuyendo a finales de noviembre y se acentuó marcadamente a mediados de diciembre, época en que empezaron a pupar. Se alcanzó el pico máximo a mediados de noviembre, cuando el ataque masivo sobre los encinos fue muy evidente.

A principios de diciembre (5-XII-85) se observó en el campo una combinación de instares, que abarcó longitudes de 17 mm hasta 67 mm.

En 150 larvas obtenidas en el campo y criadas en el laboratorio, se observó hasta cinco mudas. El intervalo de ecdisis más corto, de seis días, ocurrió en el quinto instar y el período más largo comprendió doce días y se presentó en el último instar (Cuadro 2). Las larvas totalmente desarrolladas alcanzaron una longitud de 55 a 60 mm en un período de aproximadamente 60 días.

La verificación del número de instares larvales, que parece corresponder al menos a seis, se trató de realizar utilizando los datos morfométricos de 3420 larvas, colectadas el día 17-12-85. Si bien es cierto que la amplitud cefálica y la longitud corporal están estrechamente relacionadas (Cuadro 3), sus relaciones mutuas no permiten discernir la existencia de instares larvales. La relación entre la amplitud cefálica y la longitud corporal se evidencia como una distribución continua y compacta de los datos (Fig. 7). En el caso de la longitud corporal y la longitud cefálica, existe una definida y estratificada distribución de los valores, que podría más bien representar una variación natural dentro de un mismo instar (Fig. 8). De las tres variables analizadas para la muestra de 3420 larvas, la longitud corporal es la que más varía, aún si se tratara de un mismo estadio (Fig. 9), lo cual significa que existen muchos valores distintos de longitud corporal para cierto valor de amplitud o longitud cefálica. Las medidas cefálicas guardan un mayor grado de

constancia (Figs. 10, 11), especialmente la longitud cefálica.

La larva madura abandona el árbol para pupar entre el mantillo. El período pupal comprendió aproximadamente 241 días, y se extendió desde mediados de diciembre hasta mediados de agosto (Fig. 2). Durante ese período las pupas permanecieron en el mantillo, cerca de la base del árbol. De una muestra de 115 pupas obtenidas en el campo, se observó que las pupas femeninas son más grandes y pesadas que las masculinas, y midieron y pesaron, en promedio, 29 mm y 1.8 g, y 24 mm y 1.28 g, respectivamente.

De 1050 pupas mantenidas en jaulas con mantillo, en el campo, 905 (86%) lograron emerger como adultos, lo cual evidencia un alto porcentaje de viabilidad de las mismas. En esos 905 adultos, la proporción de sexos fue de 1.13 a favor de las hembras, lo cual es cercano a la proporción 1:1.

La fecundidad de 18 hembras, en el laboratorio, fue de 57 huevos (+/- 5.14 error estándar). La longevidad de 45 adultos, 18 hembras y 27 machos, fue de 7 días en promedio, para ambos sexos.

B. ABUNDANCIA ESTACIONAL DE D. flora

Durante la primera y última década de setiembre se presentó la mayor emergencia de adultos en el campo (Fig. 4). Los machos

predominaron en las primeras semanas, pero luego la situación se invirtió (Fig. 12).

De las cincuenta pupas mantenidas en el laboratorio, emergieron dos machos en el mes de marzo, una hembra a finales de junio y dos machos a principios de julio, pero el resto tuvo su pico de emergencia a finales de agosto y principios de setiembre, 17 y 25, respectivamente.

4. FENOLOGÍA DE *S. aff. zapoteca*

Durante los años 1984-1985 se notó un retardo en la aparición de los adultos en el campo, con respecto a otros años (Guiselle Abarca, comunicación personal). Anteriormente, la densidad de larvas era muy elevada en enero, interfiriendo con la recolección del grano de café, fenómeno que no se presentó durante los años 1984-1985. La abundancia de adultos en el campo está significativamente correlacionada y de manera positiva, con los altos niveles de humedad de las hojas y la brotación del follaje, pero no con las restantes variables (Cuadro 4). brotación, la cual origina un pico adicional en el mes de mayo.

La presencia de huevos en el campo no mostró correlación con la brotación y caída del follaje, la humedad de las hojas y del suelo, ni con la precipitación (Cuadro 4). Las correlaciones múltiples calculadas para la abundancia de mariposas y huevos, las variables fenológicas del encino y las climáticas no fueron estadísticamente significativas (Cuadro 5).

Figura 5. Esto que se ha considerado únicamente un ejemplo.

La densidad de larvas está altamente correlacionada y de manera brotación.

positiva con la humedad del suelo, pero no con las restantes variables (Cuadro 4). Además, las correlaciones múltiples de la abundancia de larvas en el campo, la brotadura y caída del follaje muestran que los valores r son significativos (Cuadro 5). Existe una relación significativa que sugiere una dependencia de las larvas, tanto con el clima como con la brotadura y caída del follaje del encino.

C. FENOLOGIA DE *Q. aff. seemannii*

Las cuatro variables estudiadas, es decir, la caída del follaje, brotadura del follaje, floración y fructificación, muestran variaciones notables durante el año (Cuadro 1; Figs. 6, 13).

La brotadura del follaje alcanza valores mínimos durante los meses de menor precipitación, de diciembre a abril (Figs. 5,6), pero con el inicio de las lluvias se aprecia gran actividad en la brotadura, la cual origina un pico máximo en el mes de mayo. Durante el tiempo de mayor precipitación, setiembre y octubre, la brotadura tiene otro pico de crecimiento, menor que el anterior. Existe una correlación altamente significativa entre la brotadura y la precipitación ($r = 0.94$) y entre la brotadura y la humedad del suelo (Cuadro 6). Los árboles de encino exhiben un exuberante follaje desde mayo hasta finales de noviembre, fenómeno que no es perceptible en la Figura 6, dado que se ha considerado únicamente aquellas fechas cuando aparecen los primordios foliares, como expresión de la brotadura.

Como es de esperar, en cuanto al contenido de humedad de las partes vegetativas, los valores menores se presentan en enero, febrero y marzo (Cuadro 7; Fig. 15), cuando ocurre la menor precipitación (Fig. 5). Los valores más altos se observan de junio a noviembre (Cuadro 7; Fig. 15), cuando hay un aumento en la precipitación (Fig. 5). La humedad de las hojas como es de esperar siempre es mayor que la de los tallos de las ramas (Cuadro 7; Fig. 15) y ambas están positivamente correlacionadas, de manera altamente significativa, con la humedad del suelo (Cuadro 6).

Los porcentajes de humedad, tanto de las hojas y tallos de las ramas como del suelo a las diferentes profundidades, alcanzan valores mínimos en los meses en que ocurre la menor precipitación (Cuadro 7; Figs. 14, 15). La humedad del suelo, ramas y hojas se correlacionan positivamente, de manera altamente significativa (Cuadro 6). El hecho de que en julio se hayan encontrado porcentajes bajos de humedad, obedece a que durante este mes se registró una precipitación baja, la menor en los últimos diez años para este mes (Costa Rica, Instituto Meteorológico Nacional, 1986).

El valor de capacidad de campo (cantidad de agua retenida por el suelo y que es utilizable por las plantas) promedio para este suelo es de 68.47%. Durante los meses más secos del año, el contenido de humedad del suelo en Loma Larga se mantiene alrededor de la mitad de su capacidad de campo (Cuadro 7); durante el resto del año se alcanzan mayores niveles de humedad, lográndose casi el total de la capacidad de campo en algunos meses, tales como agosto y setiembre (Cuadro 7).

Las observaciones se hicieron a dos diferentes profundidades, durante la época seca, 20-30 cm y no se presentaron diferencias marcadas en ambas capas del suelo (Cuadro 7), Kramer (1983) indica que, durante el tiempo de sequía, la falta de agua unida a las altas temperaturas, afectan primero las capas superficiales del suelo perdiendo su contenido hídrico debido a la evaporación y a la absorción por la cubierta vegetal. Sin embargo en estos bosques de altura, estas variaciones climáticas durante la época seca no fueron tan marcadas.

Los datos con respecto a los otros aspectos, las diferencias en los promedios fueron significativos (Cuadro 7). Una situación inversa se evidenció con el cafeto, siendo esta la especie que mostró

CH. PREFERENCIA ALIMENTARIA DE LA LARVA

Además del encino, los huevos y larvas de D. flora se observaron sobre el cafeto (Rubiaceae), manzana rosa y guísaro (Myrtaceae), ratoncillo (Myrcinaceae), Cologania (Leguminosae) y helechos. Los vecinos del área indican haberlas observado sobre el cas (Myrtaceae), poró y guaba (Leguminosae), naranjo (Rutaceae), níspero (Rosaceae), nance (Malpighiaceae) y plátano (Musaceae).

Las pruebas de consumo alimentario individual (Cuadro 8) indican que en condiciones de laboratorio las larvas D. flora no mostraron preferencia estadísticamente significativa en plantas de guaba, encino y poró, con letra A. Ellas se alimentaron por igual de encino, poró y manzana rosa, letra B. Por otro lado, los promedios de consumo de poró, manzana rosa y cafeto, letra C no mostraron diferencias

significativas. Los índices de consumo entre cafeto y guaba, cafeto y encino y, manzana rosa y guaba fueron significativamente diferentes $p < 0.01$. (Cuadro 8).

En las pruebas combinadas se determinó que entre el encino y el poró existe una preferencia alimentaria muy marcada hacia el primero (Cuadro 9). Para los pares guaba vs poró, y poró vs cafeto los promedios de consumo no fueron significativos. El encino resultó siempre preferido con respecto a las otras especies, las diferencias en los promedios fueron significativos (Cuadro 9). Una situación inversa se evidenció con el cafeto, siendo esta la especie que mostró muy poca o casi nula preferencia, (Cuadro 9).

Debido a que en el estudio se encontraron valores de proporciones extremas, entre 0 y 1, se utilizó la transformación de Anscombe (citada por Zar, 1974) en la cual los valores originales se transforman para obtener una variable con distribución casi normal, con una variancia constante sobre el ámbito total de las proporciones.

Cuadro 1. Variación mensual promedio de las características fisiológicas de Quercus aff. agrifolia según la escala fenológica utilizada, para un período de 12 meses (agosto 1985 - julio 1986), en Loma Larga, Cartago.

MESES	CAIDA FOLLAJE	ERUPCIÓN FOLLAJE	FLORACION	FRUCTIFICACION
Agosto	0.35	3.42	0.00	0.00
Septiembre	0.38	3.47	0.00	0.00
Octubre	0.43	2.74	0.05	0.05
Noviembre	0.32	1.74	0.05	0.04
Diciembre	0.78	0.65	0.40	0.10
Enero	0.64	0.03	0.05	0.19
Febrero	1.21	0.00	0.05	0.22
Marzo	1.78	0.04	1.16	0.44
Abril	1.40	0.01	0.05	0.04
Mayo	0.64	0.78	0.42	0.05
Junio	0.30	3.43	0.00	0.04
Julio	0.27	3.36	0.00	0.10

CUADROS

(*) Para efectos de análisis se consideró la escala de Fournier como una escala métrica.

Cuadro 1 Variación mensual promedio(*) de las características fenológicas de *Quercus* aff. *seemannii* según la escala fenológica utilizada, para un periodo de 12 meses (agosto 1985 - julio 1986), en Loma Larga, Cartago.

MESES	CAIDA FOLLAJE	BROTADURA FOLLAJE	FLORACION	FRUCTIFICACION
Agosto	0.38	3.42	0.00	0.00
Setiembre	0.38	3.47	0.00	0.00
Octubre	0.43	2.74	0.05	0.05
Noviembre	0.32	1.74	0.05	0.06
Diciembre	0.78	0.65	0.40	0.10
Enero	0.66	0.03	0.05	0.18
Febrero	1.31	0.06	0.05	0.22
Marzo	1.50	0.04	1.16	0.66
Abril	1.40	0.01	0.05	0.06
Mayo	0.64	3.78	0.49	0.05
Junio	0.30	3.43	0.00	0.04
Julio	0.37	3.56	0.00	0.10

(*) Para efectos de análisis se consideró la escala de Fournier como una escala métrica.

Cuadro 2 Tiempo promedio de desarrollo (en días) de las formas inmaduras de D. flora en el laboratorio, a 23 C.

Cuadro 3 Correlaciones y regresiones lineales simples para las

ESTADIO	N	Días
Huevo	667	13
1er. instar larval	96	11
2do. instar larval	96	10-14
3er. instar larval	30	9-10
4to. instar larval	15	10-11
5to. instar larval	7	6
6to. instar larval	7	12
Pupa (tod corporal)	905	241

** : altamente significativo (p < 0.01)

r = coeficiente de correlación

r² = coeficiente de determinación

Cuadro 2 Tiempo promedio de desarrollo (en días) de las formas inmaduras de D. flora en el laboratorio, a 23 C.

Cuadro 3 Correlaciones y regresiones lineales simples para las

ESTADIO		N		Días
Huevo		667		13
1er. instar larval		96		11
2do. instar larval		96		10-14
3er. instar larval	$y = 3.00x + 0.31$	30	** 0.91	9-10
4to. instar larval		15		10-11
5to. instar larval	$y = 0.292x + 0.88$	7	** 0.70	6
6to. instar larval		7		12
Pupa	$y = 0.063x + 0.24$	905	** 0.55	241

** : altamente significativo (p < 0.01)

r = coeficiente de correlación

r² = coeficiente de determinación

Cuadro 4 Coeficientes de correlación lineal simple entre la abundancia estacional de *D. flora*, las características fenológicas de *Q. aff. seemannii* y las variables climáticas.

	Brotadura follaje	Caída follaje	Precipitación	Humedad hojas	Humedad suelo
Huevos	0.34 ns	-0.14 ns	0.34 ns	0.33 ns	-0.13 ns
Larvas	-0.42 ns	-0.21 ns	-0.31 ns	-0.43 ns	0.90 **
Adultos	0.51 *	-0.22 ns	0.44 ns	0.57 *	-0.13 ns

ns: No significativo ($p > 0.05$) / *: Significativo ($p \leq 0.05$) /

** : Altamente significativo ($p < 0.01$) /

Cuadro 6 Correlaciones simples entre la humedad del suelo y algunas de las otras variables estudiadas.

Cuadro 5 Coeficientes de correlación lineal múltiple entre la abundancia estacional de *D. flora*, las características fenológicas de *Q. aff. seemannii* y las variables climáticas.

	Huevos	Larvas	Adultos
Humedad del suelo vs. Caída de follaje	-0.77	-0.76	
Brotadura X Caída de follaje	0.13 ns	0.60 **	0.28 ns
Precipitación X Humedad Hojas X Humedad Suelo	0.13 ns	0.42 ns	0.33 ns

ns: No significativo (p > 0.05) / **: Altamente significativo (p < 0.01) /

Humedad del suelo vs. Humedad de las ramas 0.80 ** 0.75 **

Humedad del suelo vs. Humedad de las hojas 0.92 ** 0.90 **

ns: No significativo (p > 0.05) / *: Significativo (p < 0.05) / ** : Altamente significativo (p < 0.01)

Cuadro 6 Correlaciones simples entre la humedad del suelo y algunas de las otras variables estudiadas.

Cuadro 7. Contenido de humedad (%) promedio, mensual, de ramas y hojas de *B. aff. zapotensis* y del suelo a dos profundidades, de

	Coeficiente de correlación (r)		CAPACIDAD CAMPO promedio ramas y hojas
	Suelo 10 cm	20 cm	
Humedad del suelo vs. Caída del follaje	-0.77 *	-0.76 *	76.0
Humedad del suelo vs. Brotadura del follaje	0.94 **	0.94 **	76.0
Humedad del suelo vs. Floración	-0.36 ns	-0.32 ns	90.9
Humedad del suelo vs. Fructificación	-0.64 *	-0.60 *	67.0
Humedad del suelo vs. Precipitación	0.85 **	0.85 **	61.5
Humedad del suelo vs. Humedad de las ramas	0.80 **	0.75 **	58.6
Humedad del suelo vs. Humedad de las hojas	0.92 **	0.90 **	66.3

ns: No significativo (p > 0.05) / *: Significativo (p < 0.05) /
 **: Altamente significativo (p < 0.01)

Cuadro 7 Contenido de humedad (%) promedio, mensual, de ramas y hojas de *Q. aff. seemannii* y del suelo a dos profundidades, de agosto de 1985 a julio de 1986. Loma Larga, Cartago.

MESES	RAMAS	HOJAS	SUELO A 10 CM.	SUELO A 20 CM.	RELACION CAPACIDAD CAMPO pro- medio ambas profundid.
Agosto	45.0	51.4	68.0	59.0	76.0
Setiembre	43.2	50.2	61.0	54.0	66.0
Octubre	41.3	46.6	53.0	46.0	90.5
Noviembre	41.4	46.3	37.0	33.0	68.6
Diciembre	41.9	43.6	36.0	30.2	67.0
Enero	39.6	43.3	23.0	23.0	63.0
Febrero	38.2	42.0	24.0	22.8	61.5
Marzo	34.2	38.3	19.2	22.2	61.4
Abril	41.3	44.3	23.4	21.5	58.6
Mayo	43.0	48.0	51.3	44.1	69.9
Junio	48.0	57.0	55.3	52.1	66.3
Julio	47.6	51.0	35.0	33.1	72.8

Cuadro 8 Comparación múltiple, mediante la Prueba de Duncan (DMRT), de promedios transformados de consumo de la muestra vegetal (cm²) por larvas de *D. flora*, en varias especies arbóreas.

Especies vegetales	Diferencia de promedios	Desviación estándar	t	Significación		
Guaba	(2.21)	A				
Encino	(1.76)	A	B			
Encino vs. manzana rosa	(1.27)	0.82(+)	A	B	3.3	C
Encino vs. manzana rosa	(0.71)	0.57(+)	B		2.2	C
Encino vs. guaba	(0.61)	0.25(+)	B		2.3	C
Cafeto vs. guaba	0.31(-)	0.24			3.3	*
Cafeto vs. poró	0.00(-)	0.00			1.0	ns
Poró vs. guaba	0.02(-)	0.02			1.0	ns

Especies que comparten la misma letra indica que no son estadísticamente diferentes ($p > 0.05$).

ns. No significativo ($p > 0.05$) / *: Significativo ($p < 0.05$) /

** Altamente significativo ($p < 0.01$)

(-) Signo indica una preferencia negativa hacia la especie de la derecha del par.

(+) Signo indica una preferencia positiva hacia la especie de la derecha del par.

Cuadro 9 Comparación, utilizando pruebas "t student pareadas" de las preferencias alimentarias entre pares de especies, por parte de larvas de D. flora.

Especies vegetales	Diferencia de promedios	Desviación mínima normal	t	Significancia
Encino vs. manzana rosa	0.82(+)	0.24	3.3	*
Encino vs. cafeto	0.59(+)	0.41	2.2	*
Encino vs. guaba	1.25(+)	0.52	2.3	*
Encino vs. poró	3.10(+)	0.36	8.4	**
Cafeto vs. guaba	0.81(-)	0.24	3.3	*
Cafeto vs. poró	0.00(-)	0.00	1.0	ns
Poró vs. guaba	0.02(-)	0.02	1.0	ns

ns: No significativo ($p > 0.05$) / *: Significativo ($p < 0.05$) /
 **: Altamente significativo ($p < 0.01$)

- (-) Signo indica una preferencia negativa hacia la especie de la derecha del par.
 (+) Signo indica una preferencia positiva hacia la especie de la derecha del par.

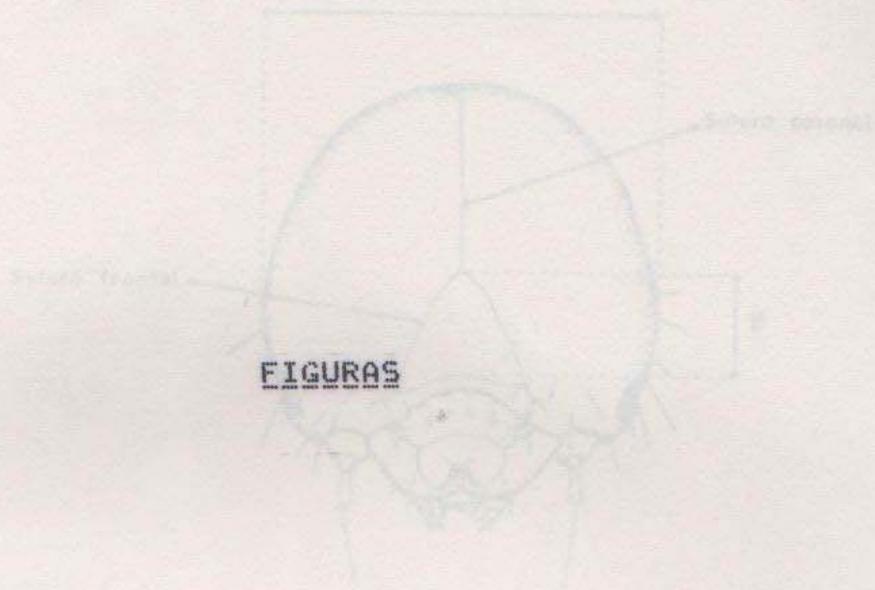


Figura 2. Capsula lateral (vista de *Siphidura flavo*, mostrando las
 suturas laterales y suturas de la sutura dorsal y ventral.
 A. Vista dorsal
 B. Vista ventral lateral

ADULTOS

PUPAS

LARVAS

HUEVOS

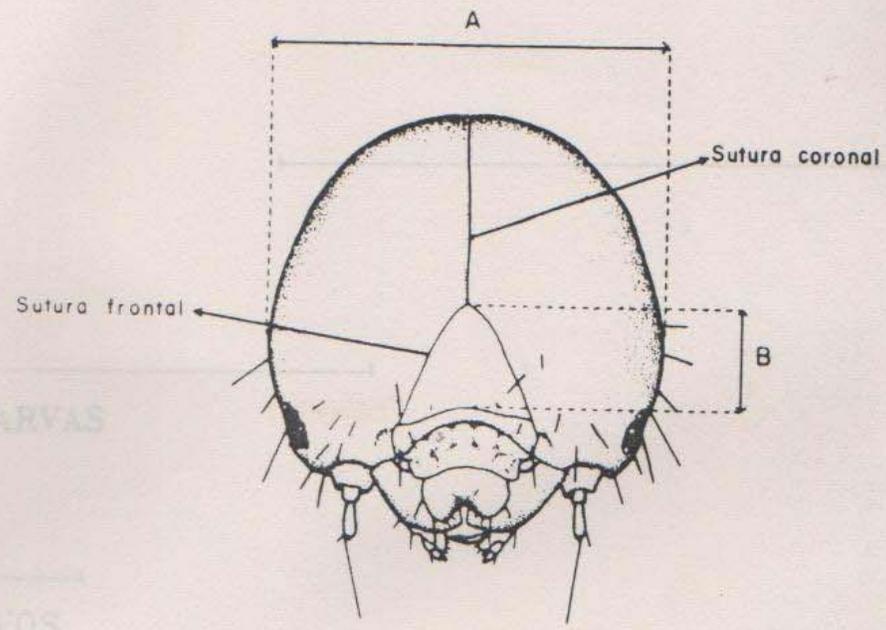


Figura 1: Cápsula cefálica larval de *Dirphiopsis flora*, indicando las medidas cefálicas utilizadas para caracterizar los estadios larvales: A. amplitud cefálica B. longitud frontal cefálica

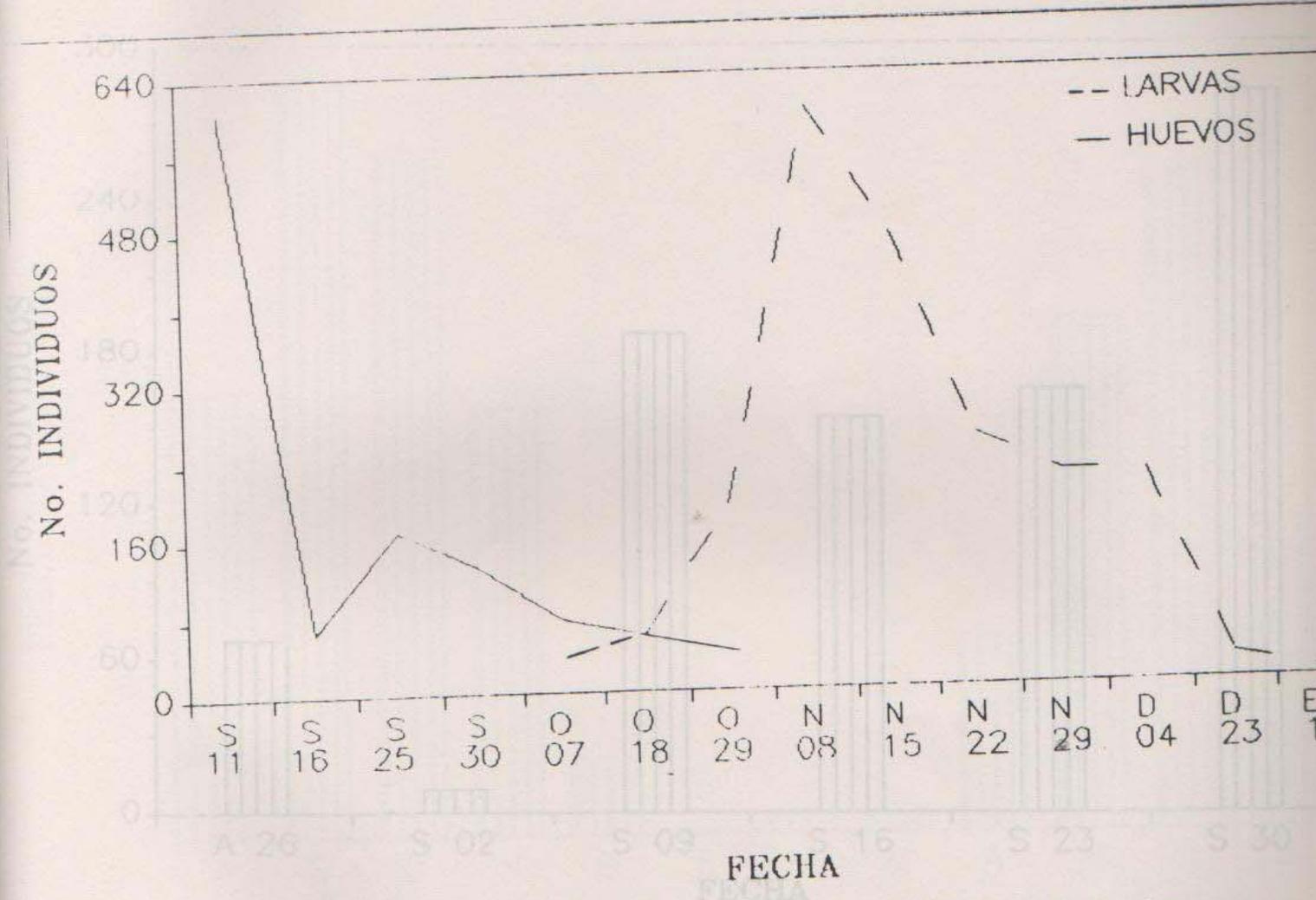


Figura 3. Total de huevos y larvas de *D. flora* presentes sobre *Quercus* aff. *seemannii* en Loma Larga, Cartago, de setiembre de 1985 a enero de 1986.

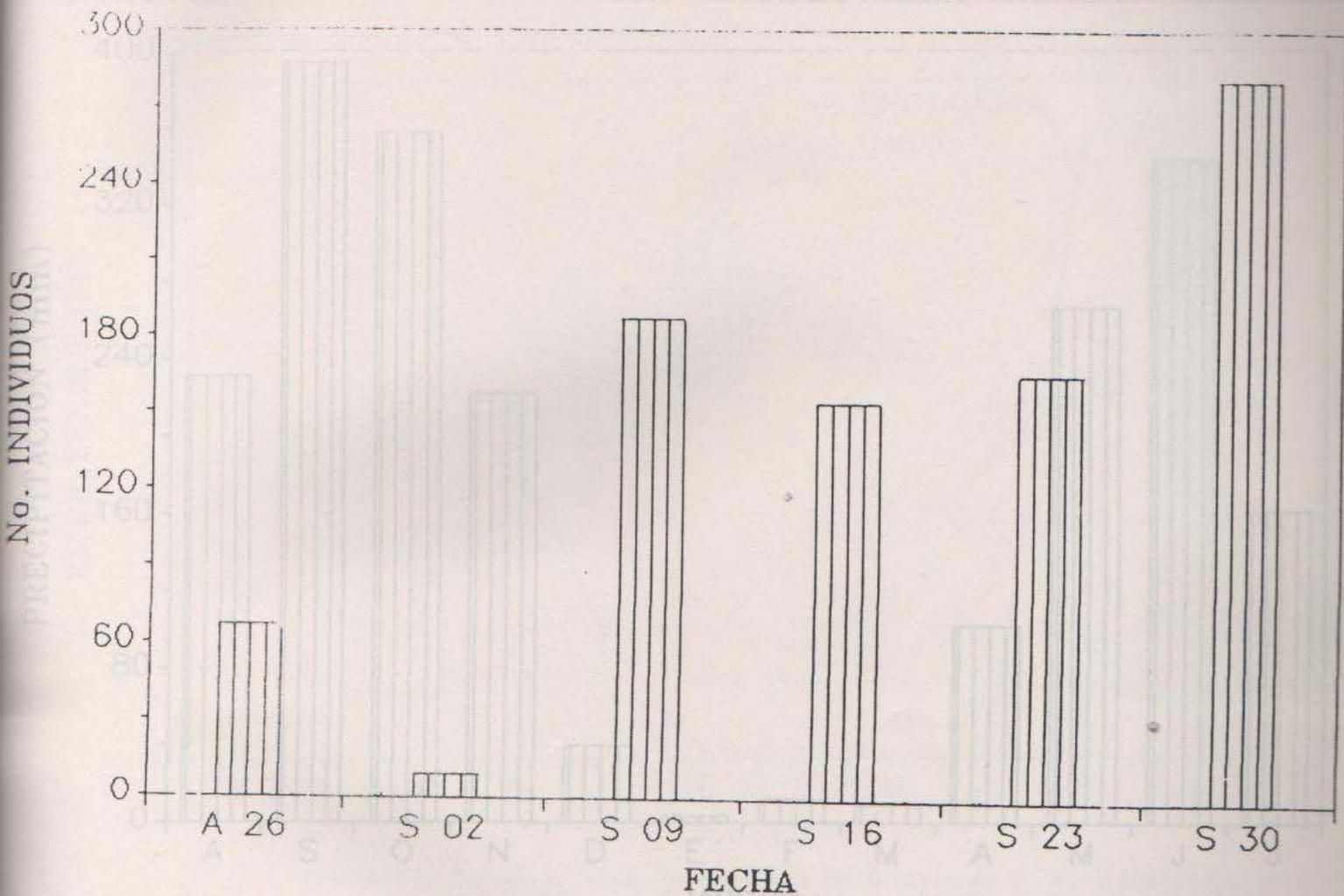


Figura 4. Patrón de emergencia de los adultos de *D. flora*, a partir de pupas enjauladas en el campo, en 1985, Loma Larga, Cartago.

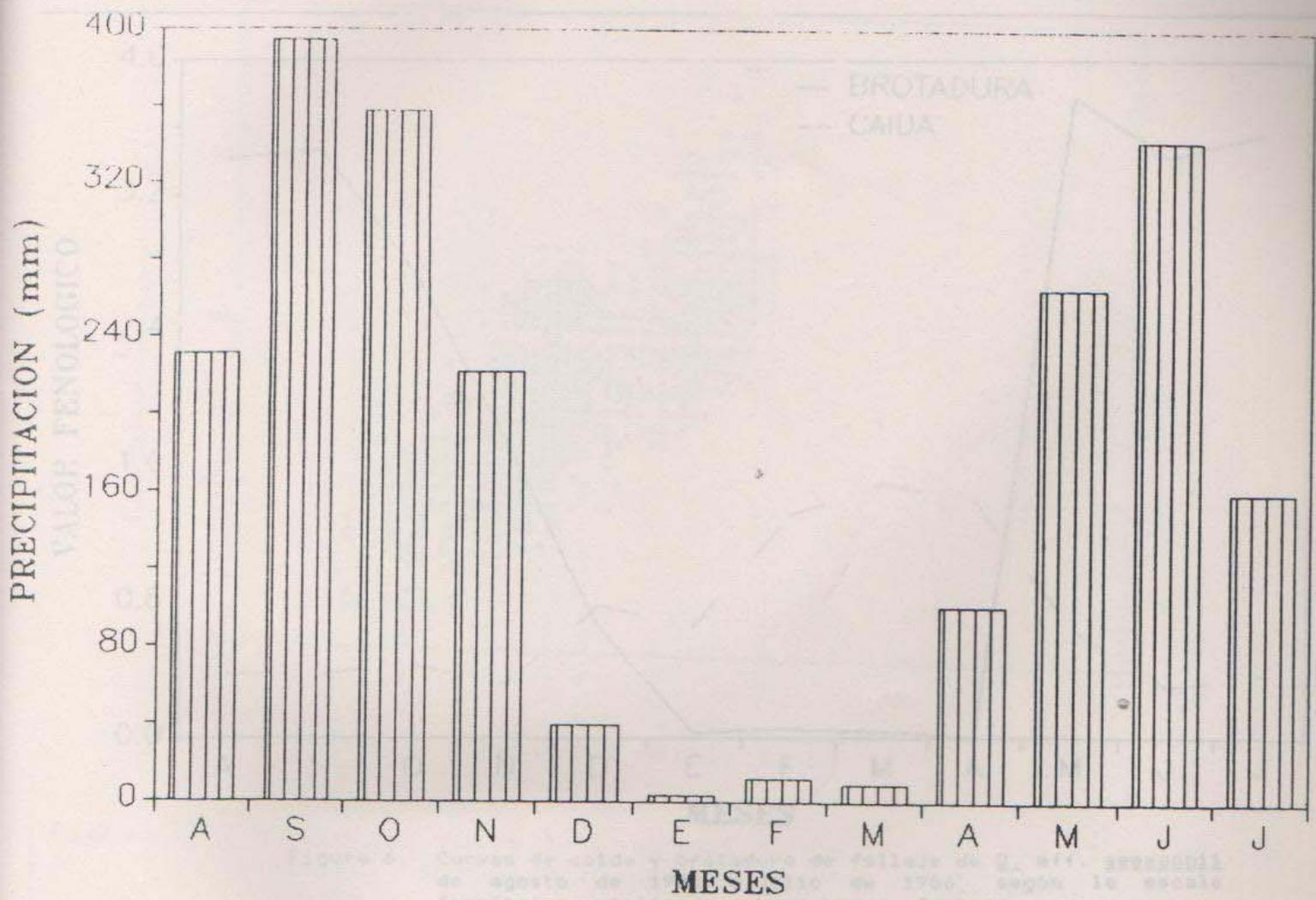


Figura 5. Climograma de Estación Tarbaca, según información del Servicio Meteorológico Nacional.

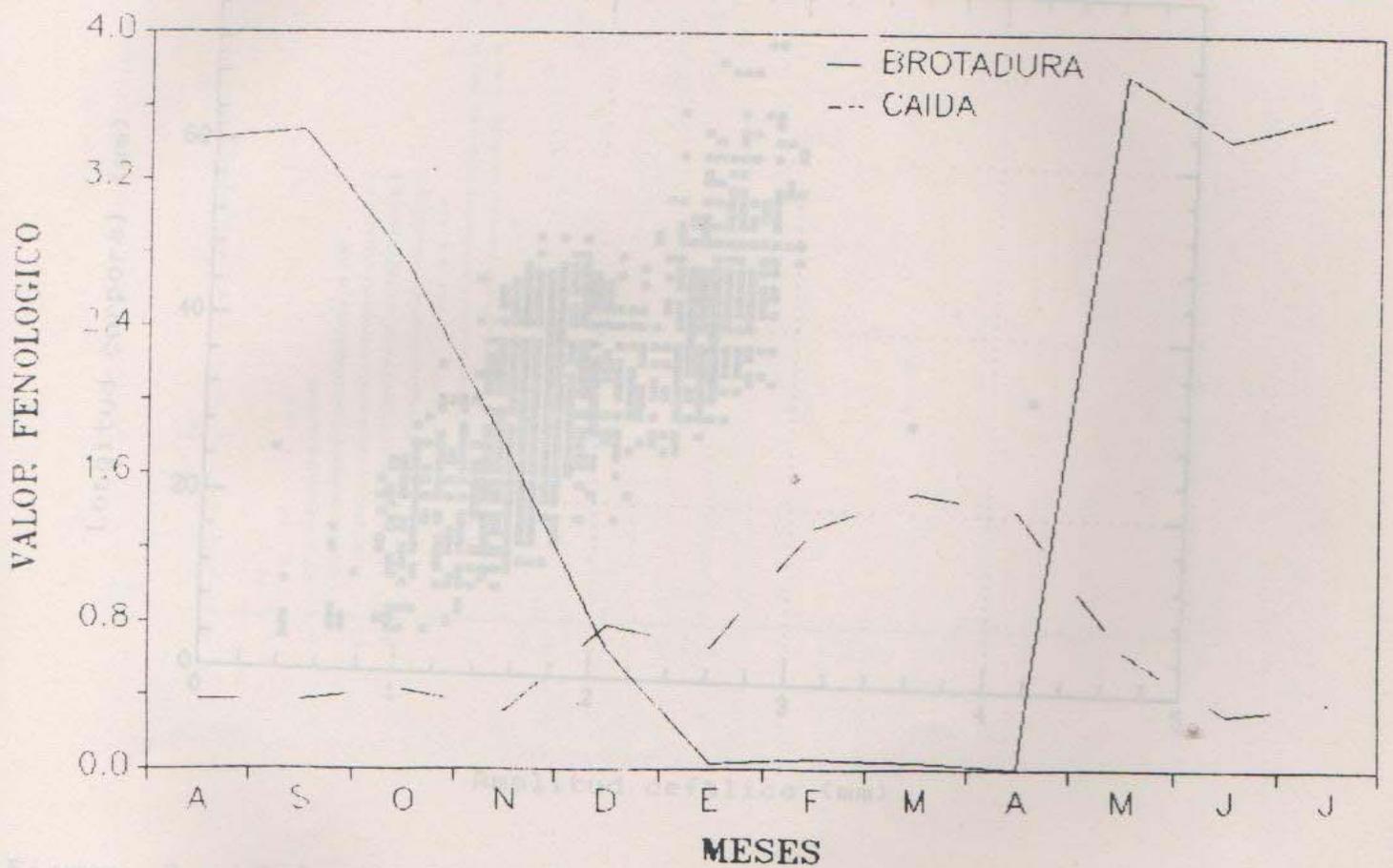


Figura 6. Curvas de caída y brotación de follaje de *Q. aff. seemannii* de agosto de 1985 a julio de 1986, según la escala fenológica utilizada. Loma Larga, Cartago.

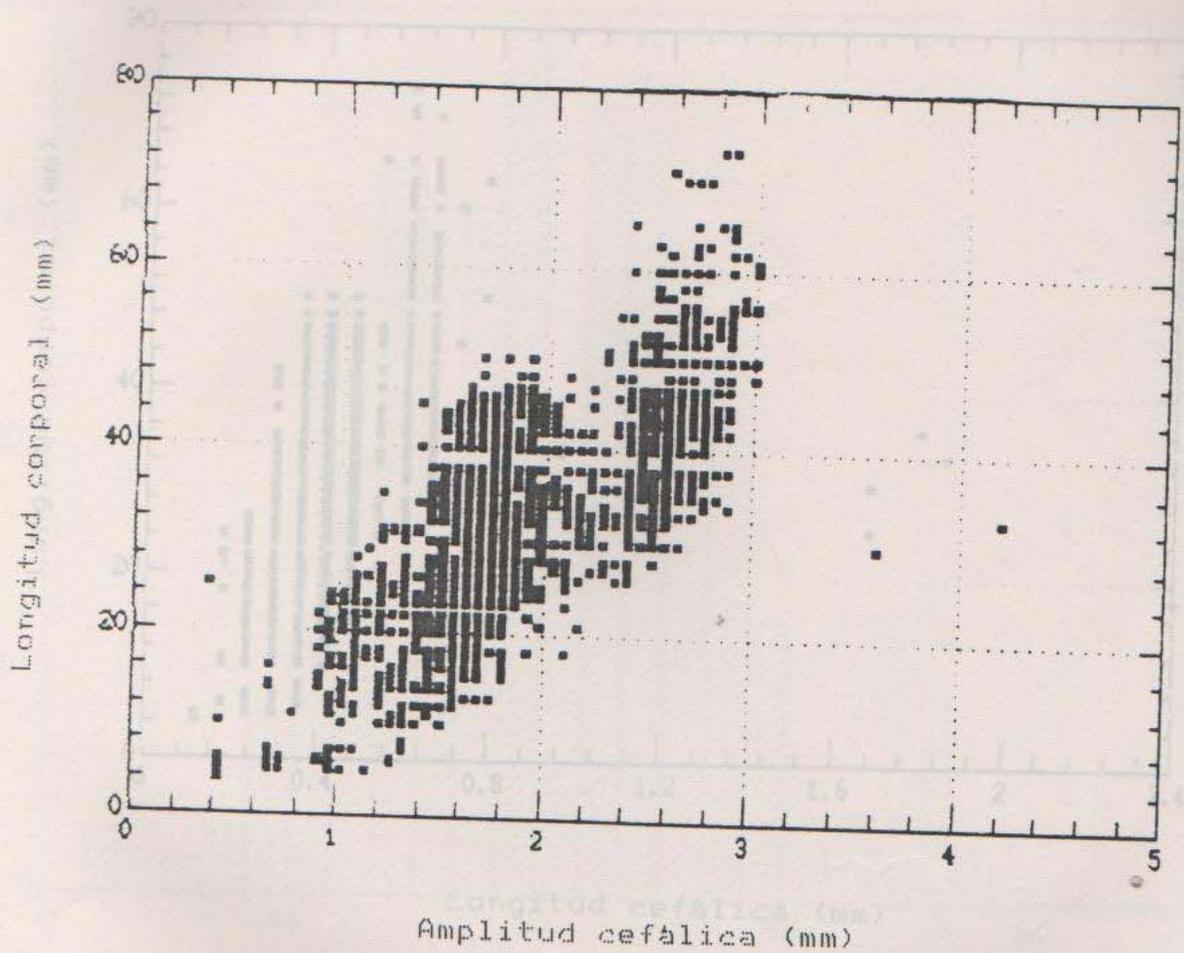


Figura 7. Relación entre la longitud corporal y la amplitud de la cápsula cefálica, para 3420 larvas de D. flora.

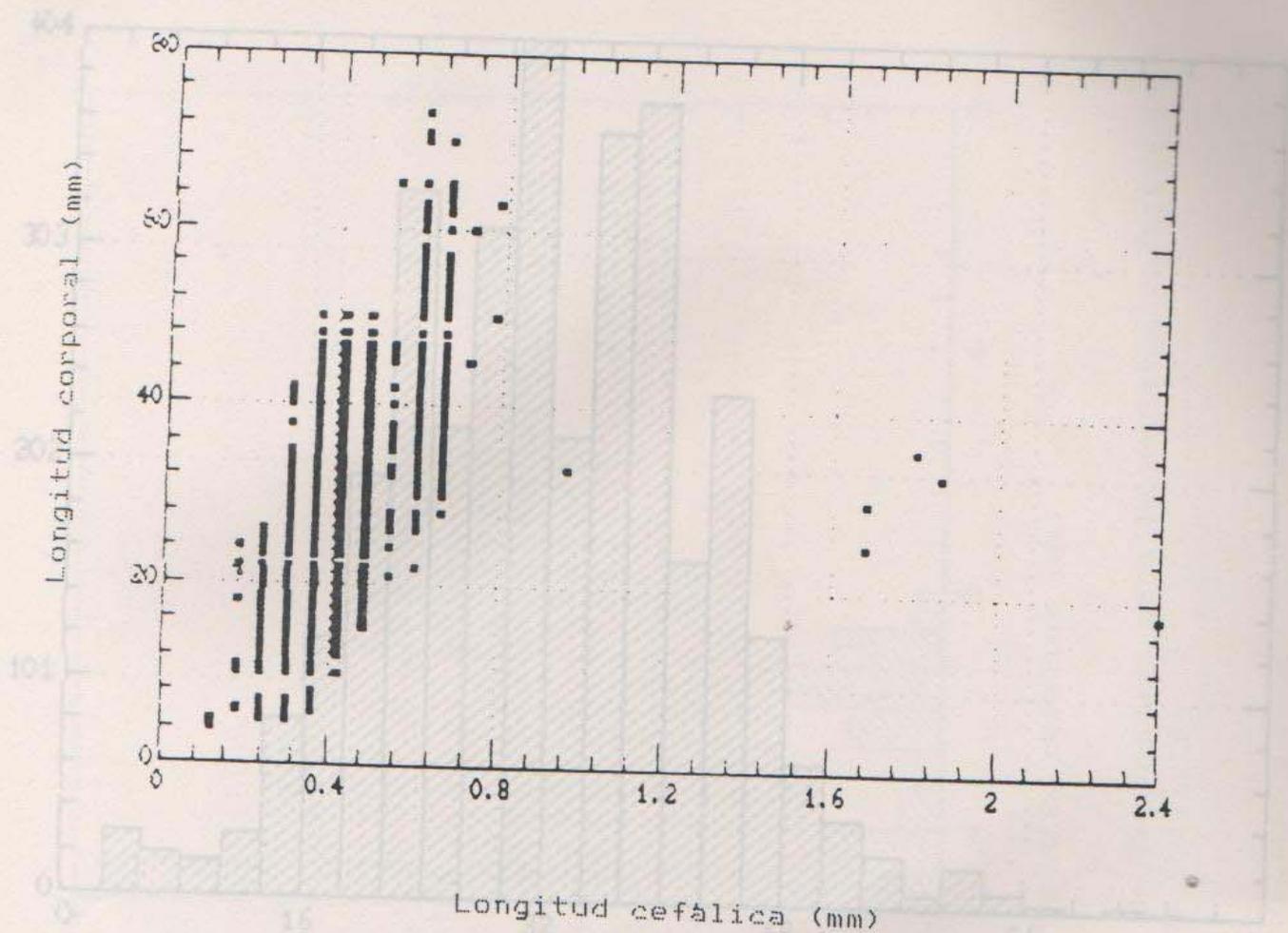


Figura 8. Relación entre la longitud corporal y la longitud cefálica para 3420 larvas de *D. flora*.

Figura 9. Distribución de frecuencias para la longitud corporal de 3420 larvas de *D. flora*.

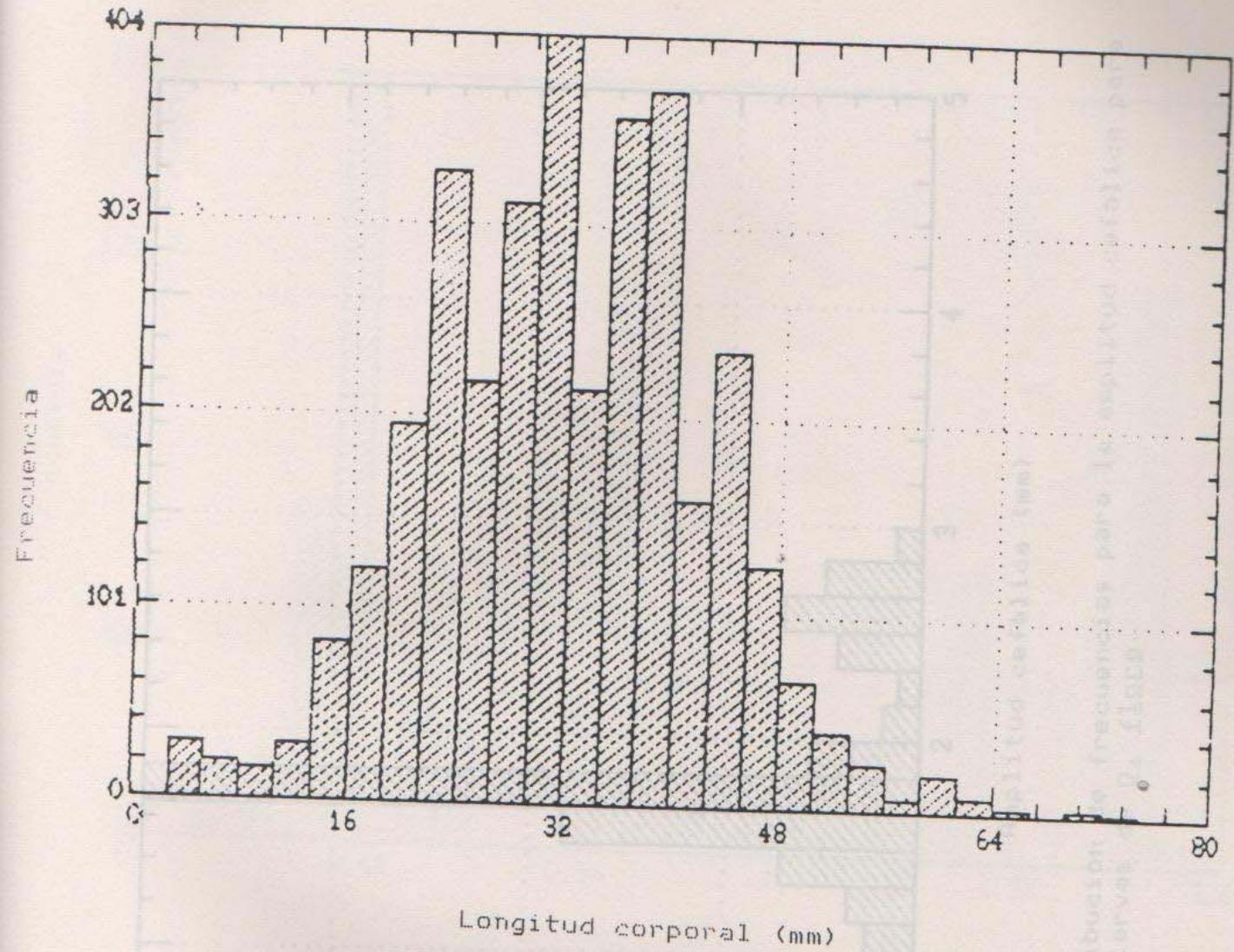


Figura 9. Distribución de frecuencias para la longitud corporal de 3420 larvas de *D. flora*.

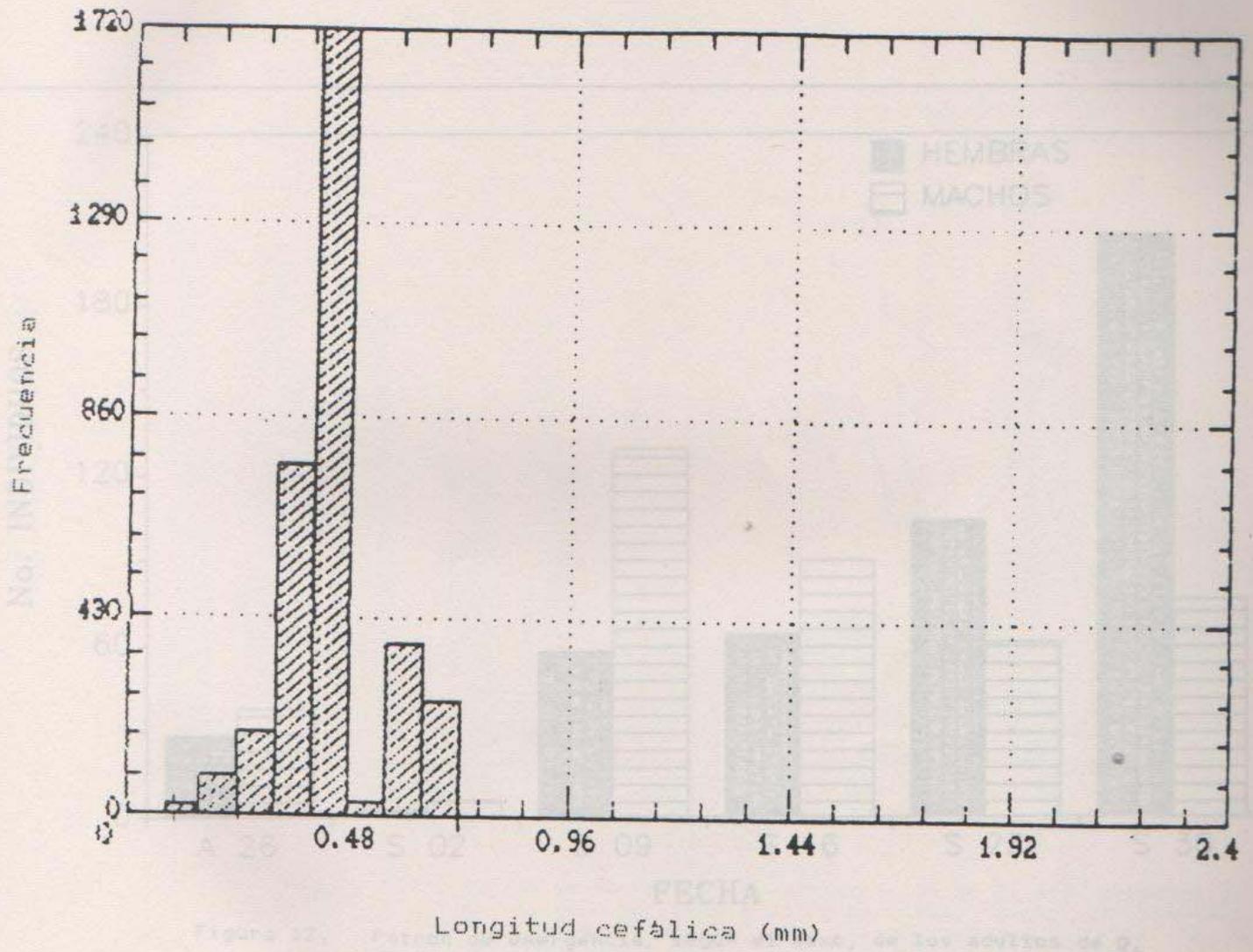


Figura 11. Distribución de frecuencias para la longitud cefálica de 3420 larvas de *D. flora*.

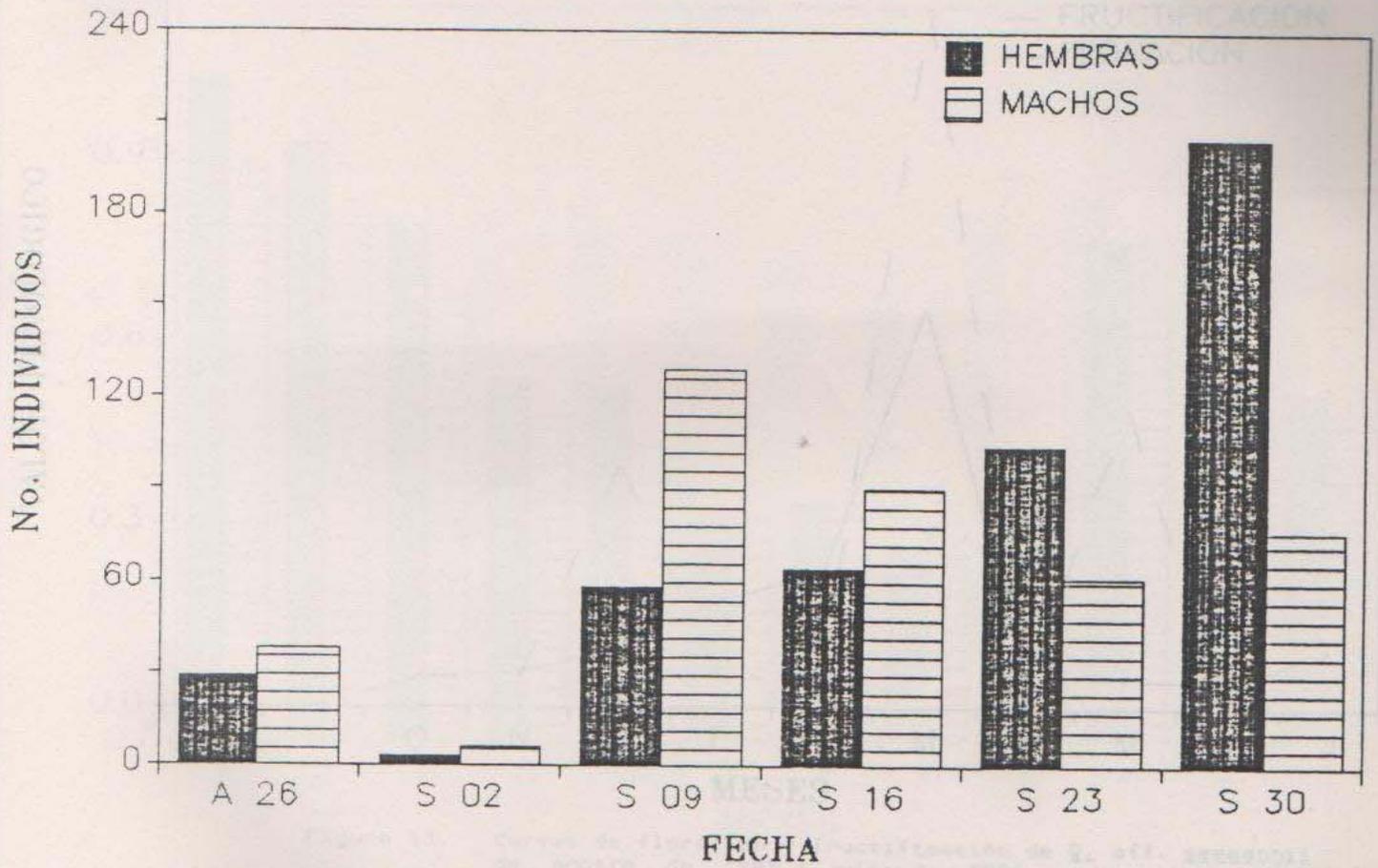


Figura 12. Patrón de emergencia, según el sexo, de los adultos de *D. flora*, a partir de pupas enjauladas en el campo, en 1985. Loma Larga, Cartago.

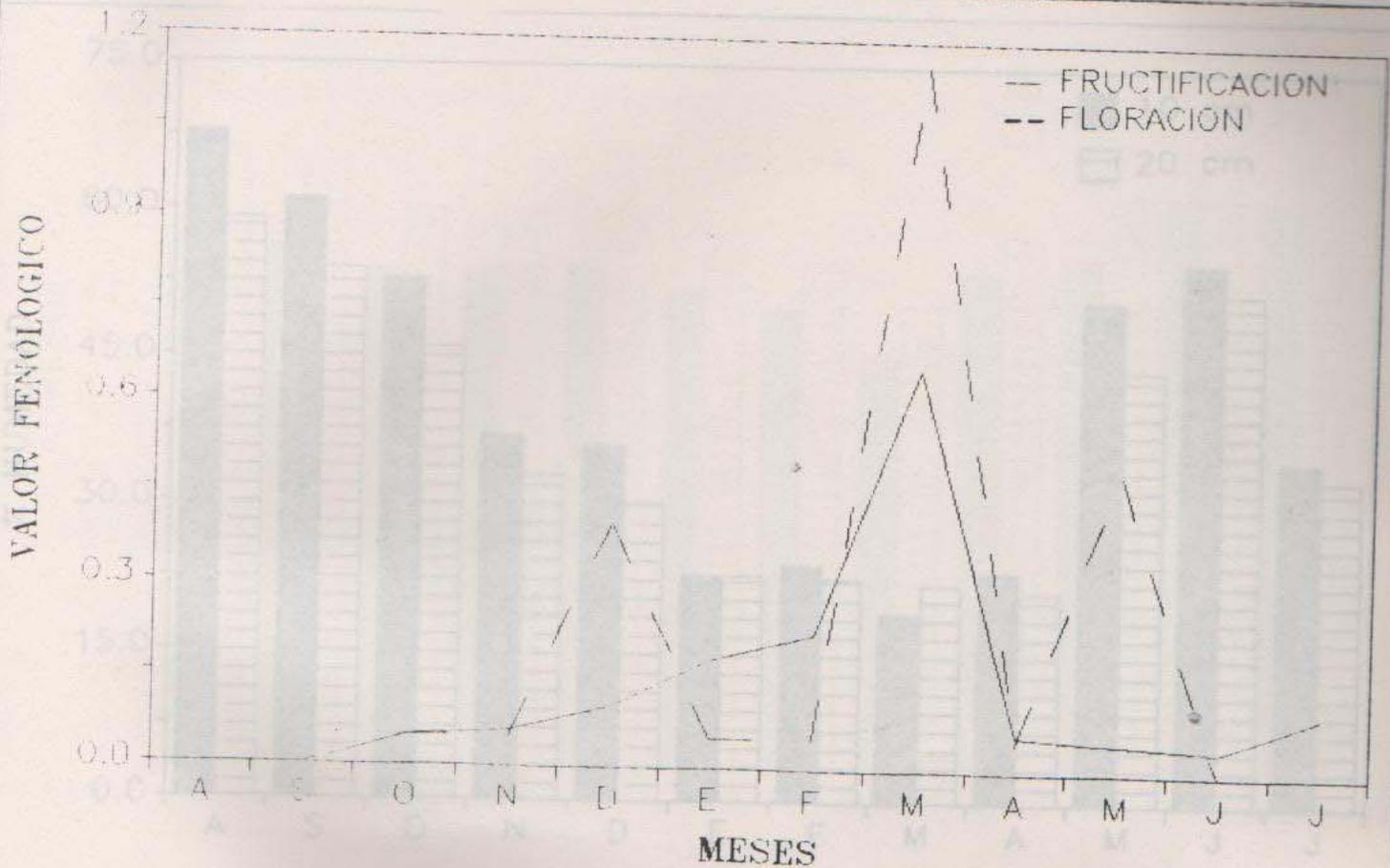


Figura 13. Curvas de floración y fructificación de *Q. aff. seemannii* de agosto de 1985 a julio de 1986, según la escala fenológica utilizada. Loma Larga, Cartago.

Las épocas de aparición de los huevos, larvas y adultos demuestran que *Q. aff. seemannii*...

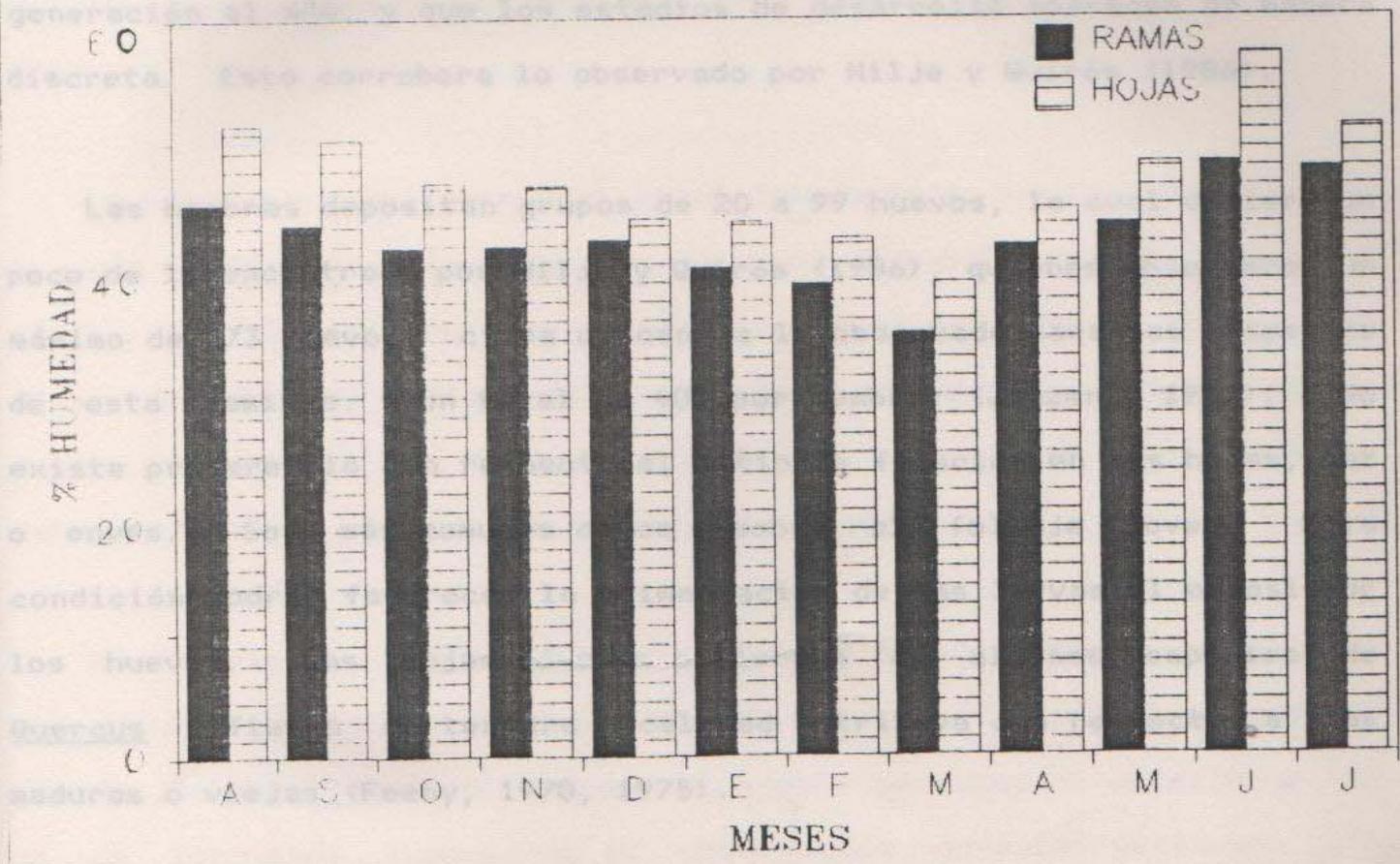


Figura 15 Promedio del contenido de humedad mensual para las hojas y tallo de las ramas de *Q. aff. seemannii* de agosto de 1985 a julio de 1986. Loma Larga, Cartago.

El pico de humedad... evidencia la condición de los adultos de esta especie para copular y poner huevos pocas horas después de que han emergido, como ha sido observado por Jensen (1982) en otras especies de Saturniidae. Durante setiembre existe una producción de follaje (brotación) en los encinos que está relacionada positivamente con la humedad del suelo; este pico es ligeramente menor que el observado a principios de la estación lluviosa. Esta situación muestra que existe...

DISCUSION

Las épocas de aparición de los huevos, larvas y adultos demuestra que D. flora es una especie univoltina, pues presenta una sola generación al año, y que los estadios de desarrollo aparecen de manera discreta. Esto corrobora lo observado por Hilje y Quirós (1986).

Las hembras depositan grupos de 20 a 99 huevos, lo cual difiere un poco de lo encontrado por Hilje y Quirós (1986), quienes observaron un máximo de 373 huevos, cifra cercana a lo observado para las especies de esta familia: un total de 400 por hembra (Janzen, 1982). No existe preferencia con respecto al sitio de fijación en las hojas, haz o envés. Son más comunes cerca o sobre el follaje joven. Esta condición podría favorecer la alimentación de las larvas al eclosionar los huevos. Las hojas jóvenes o tiernas de algunas especies de Quercus difieren en textura y calidad nutritiva con respecto a las maduras o viejas (Feeny, 1970, 1975).

El pico de abundancia de huevos en el campo a principios de setiembre, evidencian la condición de los adultos de esta mariposa para copular y poner huevos pocas horas después de que han emergido, como ha sido observado por Janzen (1982) en otras especies de Saturniidae. Durante setiembre existe una producción de follaje (brotadura) en los encinos que está relacionada positivamente con la humedad del suelo; este pico es ligeramente menor que el observado a principios de la estación lluviosa. Esta situación muestra que existe

exuberante follaje varios meses antes de la aparición de los adultos y meses después pero que estos últimos muestran cierta preferencia por ovopositar en el follaje tierno, aunque en cualquier época existe follaje tierno y follaje sazón. Este comportamiento ha sido observado en otras especies de lepidópteros defoliadores (Schowalter et al., 1986).

La mortalidad de los huevos en el laboratorio fue muy baja (7.4%), lo que indica que cada hembra puede dejar una descendencia bastante alta. El tiempo promedio de eclosión en el laboratorio fue de 13 días, lo cual no difiere de lo observado por Hilje y Quirós (1986) para esta especie, ni tampoco de lo encontrado por Gardiner (1965) y Janzen (1982) en otras especies del mismo género.

Las larvas D. flora fueron visibles en el campo desde principios de octubre hasta los primeros días de enero. Es probable que el método de muestreo en el campo y el tamaño de éstas al eclosionar (3 mm de longitud) impidieran su observación durante setiembre. A mediados de noviembre alcanzaron el pico máximo. Durante esa fecha la presencia de larvas y el ataque producido a los encinos fueron muy conspicuos. El desarrollo de algunas larvas en el laboratorio mostró que se presentan al menos cinco mudas y que pueden existir seis instares, lo cual no difiere de lo sugerido por Hilje y Quirós (1986). Las larvas totalmente desarrolladas alcanzaron una longitud de 55 a 60 mm en un período de aproximadamente 60 días. Algo similar fue observado por Gardiner (1965, 1974, 1976) para cuatro especies del

mismo género, criadas en laboratorio; D. eumedidae alcanzó 7 instares en 89 días, D. avia 6 instares en 70 días, D. baroma 6 instares en 61 días y D. curitiba 6 instares en 81 días.

Se trató de aplicar la regla de Dyar (citada por Richards y Davies, 1977 y Daly, 1985) para la determinación del número de instares larvales. Dicha regla establece que ciertas dimensiones de la cápsula cefálica de larvas de lepidópteros aumenta en una progresión geométrica regular, constante en instares sucesivos. La gráfica de las variables estudiadas mostró estrechas relaciones entre la amplitud cefálica, la longitud cefálica y la longitud corporal. Sin embargo, sus relaciones entre sí no permitieron establecer la existencia de instares claramente definidos. Es probable, como lo han sugerido algunos autores (Smith et al., 1986 y Daly, 1985), que factores como el muestreo de larvas a diferentes densidades poblacionales y la tasa de crecimiento no constante en ambos sexos, así como los muestreos realizados en diferentes localidades y épocas, puedan afectar negativamente la determinación de los instares de una especie de insecto. En nuestro caso el muestreo puntual afectó notablemente tal estimación. Debido a que la especie es univoltina, todos los estadios larvales no estaban igualmente presentes. Aunque las tres variables medidas en las 3420 larvas D. flora no permitieron dilucidar el número de instares, la longitud corporal es la más errática, de lo que se deduce que ésta es menos confiable en la determinación de los estadios larvales.

El período pupal, de ocho meses de duración, es uno de los más

extensos entre los estudiados para esta familia. Algunas especies exhiben un período pupal que tarda apenas cuatro semanas, mientras que otras pueden permanecer en la fase de pupa por un año o dos en zonas tropicales, como Guanacaste, y hasta por 3 ó 4 años en regiones templadas (Janzen, 1982). Gardiner (1965) encontró para D. eumedidae un período de dos meses, en condiciones de laboratorio. Hilje y Quirós (1986) han sugerido que la distribución de pupas alrededor de la base de los árboles guarda relación con la cantidad de mantillo acumulado. Aunque no se demostró cuantitativamente, se observó durante mediados de diciembre una gran cantidad de larvas muertas en la base de algunos árboles, donde el mantillo se mostraba totalmente seco y compacto. Esta condición probablemente resultó desfavorable para la pupación de las larvas al no lograr introducirse entre el mantillo.

Existen diferencias entre las pupas femeninas y masculinas, lo que permite su identificación de manera sencilla. Las pupas femeninas son más grandes y pesadas que las masculinas, dato también demostrado por Hilje y Quirós (1986), quienes además describieron diferencias anatómicas externas entre ambos sexos. Estas diferencias entre los sexos deben obedecer a que las hembras requieren un mayor volumen para albergar los huevos o una mayor reserva de lípidos para la producción de los futuros huevos.

En el campo, las pupas enjauladas mostraron un porcentaje de viabilidad que alcanzó un 86%, en tanto que en el laboratorio solo

emergieron cinco adultos de un total de 65 pupas. Las pupas que no emergieron estaban muertas (60) y en algunos se observó larvas y adultos del orden Diptera; es probable que estos parasitoides hayan afectado en parte la poca emergencia observada durante el año 1986.

La longevidad de los adultos de esta especie fue de siete días y no difirió de lo encontrado por Hilje y Quirós (1986). Al respecto, Janzen (1982) señala que la longevidad de los adultos de esta familia es muy corto, ya que tienen atrofiado el aparato bucal y por tanto, no se alimentan, por lo que viven de las reservas de la larva. La fecundidad promedio de las hembras fue de 57 huevos y no se aleja de lo encontrado por Hilje y Quirós (1986). Ellos observaron, al igual que Janzen (1982), que la emergencia de D. flora es diurna y que ocurre entre las 2:30 y 3:30 p.m.; sin embargo, su actividad comienza cuando termina la luz del día.

Entre los agentes bióticos de mortalidad se observó que los adultos de varias especies de la familia Tachinidae emergían de las pupas traídas del campo, lo que sugiere que éstas son parasitoides de las larvas. Las pupas formadas a partir de larvas criadas en el laboratorio no mostraron este tipo de parasitismo. También se observó la presencia de un hongo imperfecto, posiblemente Deuteromicetes, sobre pupas traídas del campo. Es probable que se trate de un hongo saprófito, Basipetospora, como lo afirman Hilje y Quirós (1986).

Los adultos y las formas inmaduras D. flora son depredados por

mismos períodos del año, aunque la densidad de éstos disminuyó notablemente con respecto a otros años. La carencia de datos cuantitativos de temperatura y precipitación de los últimos cinco años impide dilucidar las causas de tal retardo. La emergencia de los adultos ocurre durante la estación lluviosa. Sin embargo, a pesar de no existir alguna correlación entre la aparición de éstos y la precipitación, se ha observado que la emergencia de los adultos se incrementa días después de que han ocurrido fuertes lluvias, lo que sugiere que las pupas requieren de algún estímulo externo adicional, tal vez climático. Esto mismo ha sido observado por Janzen (1982) en muchas de las especies de esta familia en Santa Rosa, Guanacaste, donde el clima es marcadamente estacional y la lluvia y humedad son muy críticas ahí. Este autor sugiere que ocurren cambios en las condiciones de humedad del suelo con la intensidad de las lluvias, además de cambios de temperatura y cambios excesivos de luminosidad que pueden favorecer la emergencia de los adultos. Richards y Davies (1977) señalan que: los cambios de temperatura y de luminosidad y, las variaciones en las relaciones hídricas pueden interrumpir los fenómenos de diapausa y pupación en insectos. Siendo el más importante el foto-período. No hay duda de que también el fenómeno de pupación depende de mecanismos fisiológicos bastante diversos; aún poco estudiados.

La correlación múltiple, simultánea significativa, entre la abundancia de adultos en el campo está correlacionada significativamente con la brotación del follaje y la humedad de las hojas, pero no así con la caída del follaje y la humedad del suelo,

con las que muestra correlaciones negativas. Estas dos variables resultan, de hecho, desfavorables para la sobrevivencia de D. flora, tanto para la mariposa, que necesita del follaje joven para la ovoposición, como para las larvas que lo consumen. La humedad del suelo, bajo condiciones extremas, afecta notoriamente la sobrevivencia de las larvas, aunque de manera indirecta, al predisponerlas al ataque de patógenos, especialmente bacterias y virus (Schowalter et al., 1986). Los adultos aparecen en los meses en que se presentan los picos de producción de follaje (brotadura) y bajos valores de caída del follaje, así como altos niveles de humedad en las hojas. Esto sugiere una relación directa entre la ovoposición y el follaje joven, por su mayor contenido de humedad, situación que ha sido encontrada también en muchas especies de lepidópteros defoliadores (Schowalter et al., 1986).

Los huevos son abundantes durante setiembre y disminuyen marcadamente conforme desaparecen los adultos en el campo. Durante esta época la brotadura del follaje es alta y también la precipitación, lo mismo que los porcentajes de humedad de las hojas y del suelo. Sin embargo, los huevos mostraron correlaciones no significativas con las variables estudiadas.

La correlación múltiple, altamente significativa, entre la abundancia de larvas, la brotadura y la caída del follaje, sugieren que existe cierta sincronización entre la densidad de estas larvas y la cantidad de follaje disponible. Esta situación ha sido observada

por algunos autores (Janzen, 1982 ; Frankie, 1975) en los bosques secos tropicales y los lluviosos de Costa Rica, donde adultos y larvas de mariposas de las familias Sphingidae y Saturniidae exhiben altas densidades poblacionales durante los meses en que los árboles presentan los mayores picos de brotación del follaje y floración. Las larvas mostraron correlación no significativa con la brotación o caída del follaje, ni con la precipitación ni la humedad de las hojas. Este hecho sugiere que debe existir otro tipo de correlaciones no lineales, fuera del alcance de este estudio, que explican las diferencias encontradas en los análisis de regresión y correlación.

La correlación múltiple altamente significativa para las larvas, a brotación y la caída del follaje, demuestra una situación más aparente que real. Si bien los encinos poseen siempre un denso y verde follaje durante todo el año, las larvas aparecen durante apenas un tercio de éste, es decir 4 meses. Se ha observado que las poblaciones de larvas que exhiben un comportamiento gregario muestran cierta sincronización con respecto a su época de alimentación, muda, pupación y emergencia (Schowalter et al., 1986). El hecho de que las larvas D. flora exhiban tasas de crecimiento menores que las de otras especies afines, indica que probablemente esta mariposa debe consumir follaje por un tiempo mayor, para compensar las deficiencias nutricionales y talvez los efectos nocivos de los compuestos secundarios de las hojas de roble.

Quercus aff. seemannii muestra un patrón estacional definido en cuanto a la floración, fructificación y brotación del follaje, aunque

esto último no es tan evidente como en un árbol caducifolio. La caída del follaje ocurre durante todo el año, pero es durante febrero, marzo y abril cuando se acentúa este fenómeno, produciéndose una mayor acumulación de mantillo. La brotación del follaje ocurre durante todo el año, pero es más evidente al final de la época seca, con la llegada de las primeras lluvias y en el veranillo (período en que la intensidad de las lluvias disminuye, en medio de la época lluviosa). Este patrón ha sido ampliamente observado en la vegetación de los pisos basal y premontano, en el ámbito altitudinal de 700 a 1400 m. (Borchert, 1980; Fournier, 1976; Fournier y Herrera de Fournier, 1986; Gilje, 1984; Gómez, 1984; Reich y Borchert, 1982). La brotación está estrechamente correlacionada, de manera positiva, con altos niveles de precipitación y de humedad del suelo, pero los meses en que se observa el mayor crecimiento vegetativo no coinciden con los meses de mayor precipitación y humedad del suelo. Esto indica que la lluvia en exceso no favorece el crecimiento vegetativo, como ha sido observado también por otros autores (Fournier, 1976; Fournier y Herrera de Fournier, 1986; Gómez, 1984). La fisonomía que exhiben estos encinares de altura se evidencia durante todo el año, mostrándose un exuberante siempre verde follaje. La máxima pérdida de hojas se calculó en este estudio en un 37.5% en el mes más crítico, en tanto que la mínima alcanza el 9.5%; debe tomarse en cuenta que las observaciones corresponden al promedio de diez individuos por lo que, el ámbito en cada caso es mucho menor. La caída del follaje está inversamente correlacionada, de manera significativa, con la humedad del suelo y la precipitación. Durante los meses en que se observó contenidos de humedad más bajos, se registró un aumento notable en la caída del

difiere mucho de lo observado por Burger (1977), quien reporta un mayor follaje y una disminución en la brotación. Es evidente, como lo han estudiado otros autores, que el balance hídrico juega un importante papel en el crecimiento vegetativo de las especies leñosas (Borchert, 1980; Fournier y Herrera de Fournier, 1986; Gómez, 1984; Reich y Borchert, 1982).

Existe una tendencia general, en la mayoría de las especies de la vegetación tropical y subtropical, a florecer en la época seca mayor y en el veranillo y, posteriormente ocurre la fructificación (Fournier, 1976; Frankie *et al.*, 1974; Janzen, 1983; Hilje, 1984). La floración de *Q. aff. seemannii* alcanza un pico en marzo, coincidiendo con las épocas de mayor pérdida de follaje y menor precipitación. En diciembre se alcanza otro pico, mucho menor que el anterior, cuando la humedad del suelo y la precipitación alcanzan grados aún menores. Estas situaciones sugieren que la disminución en la cantidad de agua en el suelo favorece la floración, lo que se confirma con la correlación negativa obtenida entre ambas variables. Un tercer pico de floración se presenta en mayo, cuando la precipitación y la humedad del suelo comienzan a incrementarse. Esto sugiere que, en este árbol la floración ha resultado ser una respuesta a las lluvias leves curridas al comienzo de la época lluviosa, o bien, como fue observado por Gómez (1984) en *Tabebuia rosea*, ésta podría tener relación con ciertos ritmos internos en los que los diversos niveles hormonales pueden jugar un papel importante.

La floración de esta especie se extiende de octubre a mayo y no

difiere mucho de lo observado por Burger (1977), quien colectó flores masculinas de Q. seemannii en noviembre, diciembre y abril. En otras especies el período de floración comprende de noviembre a abril (Burger, 1977). Este fenómeno puede variar de un lugar a otro y de un año al siguiente, como fue observado por Boucher (1983) en Q. oleoides. Los trabajos de Fournier (1976), Gómez (1984), Borchert (1980), Reich y Borchert (1982) han demostrado que la floración es más tardía cuanto mayor sea la altura del sitio estudiado. Estos autores también encontraron que la temperatura máxima es otro factor que está positivamente correlacionado con la floración, la brotación y la caída del follaje.

El pico máximo de fructificación del encino se presentó en marzo, y coincidió con la época de mayor producción de flores, lo que demuestra que varios meses antes hubo floración y que varios meses después existirán frutos maduros. Ambos fenómenos se manifiestan durante la mayor parte del año y es de esperar que exista traslape. Factores como la altura de los árboles, el tamaño de las flores y bellotas, así como la asincronía entre los individuos de un mismo sitio, pueden incidir en el promedio de ambas estimaciones. Este fenómeno de fructificación está inversamente correlacionado con la humedad del suelo, como fue observado también por Gómez (1984) en Abies rosea, quien demostró además que depende significativamente de la temperatura. Durante la estación lluviosa existe fructificación, de lo cual se deduce que las lluvias son necesarias para el completo desarrollo de los frutos. En otras latitudes, como España, se ha observado que las lluvias del otoño

garantizan la cosecha de bellotas en los bosques de encino, en tanto que los años secos anulan la cosecha (Boucher, comunicación personal). Durante el mes de julio de 1986 la cosecha de frutos fue afectada notoriamente pues no se dió el desarrollo ni la completa maduración del fruto. La producción de bellotas bajó significativamente, debido quizás a la escasa precipitación registrada durante ese mes. Los frutos aparecen casi todo el año, de octubre a julio, pero la sincronización entre los individuos no fue homogénea. Asimismo, la magnitud observada del fenómeno fue baja (16.5% en promedio). Esta situación parece confirmar las observaciones de algunos autores (Burger, 1977; Muller, 1942), de que los frutos son anuales y aparecen entre abril y agosto. Boucher (1981) encontró que las bellotas de Q. pleoides caen al final de la estación seca y no germinan hasta la siguiente estación lluviosa, en Santa Rosa, Guanacaste, en tanto que en otras regiones un poco distantes, como Bagaces, él observó que las bellotas se cosechan en abril y germinan tan pronto caen. En Loma Larga los frutos totalmente maduros caen y germinan durante la estación lluviosa, en agosto y setiembre; si embargo, este fenómeno mostró variación de un año al siguiente. Boucher (1981) sugiere que las variaciones en la época de floración implican también, cambios en la época de producción y exposición de las bellotas a los depredadores, lo que garantizan la germinación de algunas semillas.

Q. flora, no sólo se alimenta del follaje de Q. aff. seemannii sino que, además, consume las hojas de guaba (Inga sp.), poró (Erythrina sp.) y manzana rosa (Eugenia jambos). También, estas arvas pueden completar su ciclo de desarrollo con hojas de otras

especies de roble como (Q. cocarpa) (Chaverri, 1984).

Las pruebas de preferencia alimentaria mostraron que el cafeto fue la especie que presentó el promedio mínimo de consumo, seguido en orden ascendente por la manzana rosa, poró, encino y guaba, respectivamente. Este hecho sugiere que la guaba podría resultar seriamente atacada en el campo; sin embargo, la densidad de esta especie arbórea es sumamente baja.

Se encontró:

número de individuos de la sp en 25 cuadrantes

Densidad = ----- X 100

total de individuos

ando como resultado un 8%, en un muestreo de cuadrantes (según método de muestreo por distancias de Herrera de Fournier, M.E. y Fournier O., A., 1985). En tanto que para el encino D = 80%. Además, los principales están densamente distribuidos (4 X 3 m) formando rodales

Las pruebas pareadas mostraron que el cafeto no constituye una fuente de alimento para las larvas. Esto último fue observado por Chaverri (1984) e Hilje y Quirós (1986), quienes lo comprobaron en el laboratorio, luego de dejar en ayuno por cuatro días decenas de larvas de D. flora traídas del campo. Estas prefirieron morir antes que alimentarse del follaje del cafeto que les fue proporcionado.

Existen diferencias muy marcadas en los promedios de consumo en las pruebas combinadas, entre encino vs poró, lo que denota una estrecha preferencia hacia el encino por parte de las larvas. Entre el encino vs manzana rosa, encino vs cafeto y la guaba vs cafeto, las diferencias en los promedios de consumo son significativas, pero entre encino vs guaba, poró vs cafeto y poró vs guaba, los promedios de consumo no fueron significativos estadísticamente, aunque la preferencia estuvo a favor del primero en cada combinación. En el caso de encino vs guaba se observó una situación inversa a la encontrada en las pruebas individuales, donde la guaba mostró la mayor preferencia. Es probable que factores como el tiempo de ayuno de las larvas, la edad (instar larval utilizado) y, sobre todo, las condiciones de laboratorio a que fueron sometidas, hayan afectado notablemente su comportamiento.

Se sugiere, entonces, al igual que otros autores (Hilje y Quirós, 1986) que la presencia de gran cantidad de larvas en los cafetales de la zona de Loma Larga, durante la época de recolección del grano (diciembre y enero), debe estar relacionada más bien con migraciones masivas de ellas, cuando el follaje de los encinos ha sido eliminado. Se concluye, al igual que estos autores, que mientras exista abundante follaje en los encinos, el cafeto, que es el principal cultivo de la región, no es un hospedero favorito y enfrenta un bajo riesgo de ataque por parte de la plaga.

Hemos observado que los encinos responden rápidamente al ataque de las larvas con la producción de nuevo follaje. Este tipo de respuesta

el árbol ha sido analizada en otras plantas y constituye un mecanismo de defensa para las plantas contra los herbívoros, ya que el nuevo follaje contiene altas concentraciones de compuestos defensivos secundarios que las hacen menos apetecibles para sus consumidores (Rockwood, 1974; Edwards y Wratten, 1982; Haukioja et al., 1985; Schowalter et al., 1986; Schultz and Baldwin, 1982; Feeny, 1970, 1975; Feeny y Denno, 1979; Auerbach and Simberloff, 1984).

Se ha observado cambios físicos sustanciales en las hojas de los encinos en Loma Larga. Por ejemplo, hay marcadas diferencias cualitativas de las hojas jóvenes con respecto a las maduras o viejas, cuanto a la textura y el color. Esto podría representar algún tipo de defensa, química o estructural, por parte de los encinos, lo cual también ha sido observado por otros autores (Edwards y Wratten, 1982; Feeny, 1970; Futuyma y Gould, 1979; Futuyma y Wasserman, 1980; Haukioja, 1980) en otras especies de robles (Quercus spp.). Por su parte, las larvas de D. flora pueden haber contrarrestado tales defensas al concentrar su alimentación en las épocas de mayor producción de hojas jóvenes y modificando su ciclo vital en los períodos críticos del año. O bien, como ha sido demostrado por Feeny (1970) en Q. robur en los bosques deciduos de Europa Occidental, evitando los taninos, como muchos otros insectos masticadores de hojas, al alimentarse de la parte de la hoja que contiene estos compuestos en cantidades mínimas.

Los encinos de Loma Larga, al igual que las especies de robles estudiadas por Feeny (1975) en otras latitudes, muestran que los nuevos brotes pueden desarrollarse en un período no mayor de sesenta días. Tal situación resulta beneficiosa para el insecto plaga al encontrar siempre alimento joven y para el encino pues podrá recuperarse rápidamente del follaje perdido. Schowalter et al. (1986) han demostrado que el ataque de insectos fitófagos a árboles sanos en un ecosistema forestal, podría no ser serio. No obstante, ellos señalan que la intensa folivoría mata, a menudo, a los árboles que han sido anteriormente dañados. Además estos autores (Schowalter et al., 1986) indican que los árboles recuperados de la defoliación muestran mayor eficiencia fotosintética y, que son notorios los cambios en la tasa de transpiración y toma de nutrimentos. Este tipo de estudios son necesarios para una mejor evaluación del impacto de Q. flora sobre los encinos Q. aff. seemannii de la zona de Loma Larga de Cartago, y deberían ser emprendidos oportunamente.

Aunque la larva de Q. flora, además del encino, se ha encontrado en varias especies silvestres, muestra una preferencia evidente por el encino, en el campo y por el encino y la pino, en el laboratorio. Esto significa que el encino, que es el principal cultivo de la zona, no es un hospedero favorito y probable de un ataque por parte de la plaga.

Se encontró correlaciones significativas entre la abundancia de huevos, larvas y la defoliación y caída del follaje, pero no

CONCLUSIONES

D. flora es una mariposa nocturna que presenta una sola generación al año y sus diferentes estadios aparecen de manera discreta, desde principios de setiembre hasta principios de enero. La pupa, que permanece durante aproximadamente nueve meses, en la base de los árboles, entre el mantillo, es la fase más susceptible de colecta y combate.

La presencia de parasitoides y otros enemigos naturales descarta la posibilidad de que esta plaga haya sido introducida. Más bien se trata de una especie nativa que ha alcanzado altos niveles poblacionales. El clima no parece ser el factor que promovió el aumento en la población de D. flora, y la explicación más aceptable es quizás la disminución en las poblaciones de sus depredadores naturales y controladores biológicos.

Aunque la larva de D. flora, además del encino, se puede alimentar de varias especies silvestres, muestra una preferencia evidente por el encino, en el campo, y por el encino y la guaba, en el laboratorio. Esto significa que el cafeto, que es el principal cultivo de la región, no es un hospedero favorito y enfrenta un bajo riesgo de ataque por parte de la plaga.

Se encontró correlaciones significativas entre la abundancia de adultos, larvas y la brotación y caída del follaje, pero tal

correlación puede ser más fortuita que real, por cuanto los esciaos muestran siempre un exuberante follaje. Los fenómenos de brotación y caída del follaje son más evidentes durante la época seca.

Durante los años 1985 y 1986 la densidad de D. flora se redujo inmensamente, y es probable que existan en este ecosistema forestal mecanismos homeostáticos que están reasumiendo funciones, tras un período de seis años durante el cual, por razones aún desconocidas, hubo algún desajuste que permitió a un insecto nativo de esos bosques, como D. flora, alcanzar el status de plaga.

Boucher, D.H. 1981. Seed predation by mammals and forest dominance by *Quercus oleoides*, a tropical laurel forest. *Ecologia* 17:409-414.

Boucher, D.H. 1983. *Quercus oleoides* (Fable species, 1983). In: Janzen, D.H. (eds.), *Costa Rican Natural History*. The University of Chicago Press, Chicago. 217 p.

Broune, F.G. 1948. *Pests and diseases of forest plantation trees*. Clarendon Press, Oxford. 120 p.

Burger, M. 1977. *Flora costaricensis*. *Plant Anatomy of Natural History*. Volume 40. Botanical Series, Chicago. 291 p.

Costa Rica. 1981. *Boletín Meteorológico y Servicio Meteorológico Regional*. Ministerio de Agricultura y Ganadería, San José. 41 p.

Costa Rica. 1986. *Boletín Meteorológico Regional*. Julio y Agosto. no. 10 no. 7 y 8. Instituto Meteorológico Nacional. Ministerio de Agricultura y Ganadería. San José. (sin copaginar).

Chevri, R. 1983. *Herbivoria de orugas de la familia Lasiocampidae sobre una especie de roble*. *Ecologia*. 21: 441-443.

BIBLIOGRAFIA

- Auerbach, M.J. y Simberloff, D. 1984. Responses of leaf miners to atypical leaf production patterns. *Ecol. Entomol.*, 9:361-67.
- Avery, D.J. y Briggs, J. B. 1968. The aetiology and development of damage in young fruit trees infested with fruit tree red spider mite, *Panonychus ulmi* (Koch). *Ann. Appl. Biol.*, 61(2):277-288.
- Borchert, R. 1975. Endogenous shoot growth rhythms and indeterminate shoot growth in oak. *Physiol. Plant.*, 35: 152-157.
- Borchert, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O.F. Cook. *Ecology*, 61(5): 1065-1074.
- Boucher, D.H. 1981. Seed predation by mammals and forest dominance by *Quercus oleoides*, a tropical lowland oak. *Oecologia* 49:409-414.
- Boucher, D.H. 1983. *Quercus oleoides* (Roble encino, oak). In: Janzen, D.H. (eds.). *Costa Rican Natural History*. The University of Chicago Press, Chicago. 816 p.
- Browne, F.G. 1968. *Pests and diseases of forest plantation trees*. Clarendon Press, Oxford. 1330 p.
- Burger, W. 1977. *Flora costaricensis*. Field Museum of Natural History. Volume 40. Botanical Series, Chicago. 291 p.
- Costa Rica. 1981. *Anuario Meteorológico*. Servicio Meteorológico Nacional. Ministerio de Agricultura y Ganadería, San José. 61 p.
- Costa Rica. 1986. *Boletín Meteorológico Mensual*. Julio y Agosto, año 10 No. 7 y 8. Instituto Meteorológico Nacional. Ministerio de Agricultura y Ganadería, San José. (sin compaginar).
- Chaverri, A. 1983. Herbivorismo de orugas de la familia Lasiocampidae sobre una especie de roble. *Brenesia*, 21: 461-463.

- Chaverri, A. 1984. Defoliación de encinos por larvas de Dirphiopsis flora (Lepidoptera: Saturniidae) en Loma Larga de Cartago, Costa Rica. *Ciencias Ambientales*, 5/6: 85-90.
- Daly, H.V. 1985. Insect morphometrics *Ann. Rev. Entomol.*, 30: 415-38.
- DeBach, P. 1964. Control biológico de las plagas de insectos y malas hierbas. CECSA, México. 949 p.
- Dyer, M.I. and Bokhari, U.G. 1976. Plant-animal interactions: Studies of the effects of grasshopper grazing on blue grama grass: *Ecology*, 57: 762-72.
- Edwards, P.J. y Wratten, S.D. 1982. Wound-induced changes in palatability in birch (Betula pubescens ssp. pubescens). *The Amer. Nat.*, 120 (6): 816-817.
- Feeny, P.P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51: 565-81.
- Feeny, P.P. 1975. Plant apparency and chemical defense. *Recent Advances in Phytochemistry*, 10: 1-40.
- Forbes, R.D. 1961. *Forestry Handbook*. Society of American foresters. Ronald Press Company, New York. 2241 p.
- Ford, L.B. 1981. A survey of pests in forest plantations in Costa Rica. Turrialba, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Serie Técnica. Informe Técnico No. 7. 53 p.
- Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba*, 24(4): 422-423.
- Fournier, L.A. 1976. Observaciones fenológicas en el bosque húmedo de premontano de San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. *Turrialba*, 26(1): 54-59.
- Fournier, L.A. 1980. Importancia de la reforestación en Costa Rica. Universidad de Costa Rica, Escuela de Biología. 16 p. (Mimeografiado)
- Fournier, L. A. y Herrera de Fournier, M. E. 1986. Fenología y ecofisiología de Gliricidia sepium (Jacq.) Steurd, "madero negro" en Ciudad Colón, Costa Rica. *Turrialba* (Aceptado).

- Frankie, G. W. 1975. Tropical forest phenology and pollination plant coevolution. In: Gilbert, L. E. and P. H. Raven. (eds.). Coevolution of animals and plants. University of Texas Press. pp. 192-209.
- Frankie, G.W., Baker, H.G. y Opler, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. Jour. Ecology, 62: 881-919.
- Futuyma, D.J. 1983. Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. In: Futuyma, D.S. y Slatkin, T.K. (eds.) Coevolution. Sinauer Associates, Inc. pp. 207-231.
- Futuyma, D.J. Gould, F. 1979. Associations of plants and insects in a deciduous forest. Ecol. Monogr., 49:33-50.
- Futuyma, D.J., y Wasserman, S.S. 1980. Resource concentration and herbivory in oak forests. Science, 210:920-22.
- Gardiner O., B.C. 1965. The rearing of Dirphiopsis eumedidae (Saturniidae). Jour. Res. Lep., 4(4): 287-292.
- Gardiner O., B.C. 1974. The early stages of various species of the genus Dirphia (Saturniidae). Jour. Res. Lep., 13: 101-114.
- Gardiner O., B.C. 1976. The early stages of Leucanellas memusae spp. Gardineri Lemaire (Saturniidae). Jour. Res. Lep., 15(4): 201-205.
- Gómez, Patricia. 1984. Fenología y ecofisiología de dos plantaciones de Tabebuia rosea (Bertol) D. C., "Roble de Sabana" en el Valle Central de Costa Rica. Tesis de Magister Scientiae. San Pedro de Montes de Oca, Universidad de Costa Rica. 55 p.
- Haukioja, E. 1980. On the role of plant defences in the fluctuation of herbivore populations. Oikos, 35: 202-213.
- Haukioja, E., Niemela, P. y Sirén, S. 1985. Foliage phenols and nitrogen in relation to growth, insect damage, and ability to recover after defoliation, in the mountain birch Betula pubescens ssp tortuosa. Oecologia, 65: 214-222.

- Herrera de Fournier, María, E. y Fournier O., L.A. 1985. Un método sencillo para el estudio de comunidades forestales sucesionales. *Biocenosis*, 1(3): 25-27.
- Hilje, L. 1984. Fenología y ecología floral de Aristolochia grandiflora Swartz (Aristolochiaceae) en Costa Rica. *Brenesia*, 22: 1-44.
- Hilje, L. y Quirós, L. 1986. Notas sobre la biología de Dirphiopsis flora (Schaus) (Lepidoptera: Saturniidae), defoliador de encinos (Quercus spp.). Turrialba (Aceptado).
- Hodges, C. S. 1979. The implications of diseases and insects in managing tropical forests. In: Simposio Internacional sobre Ciencias Forestales y su Contribución en el Desarrollo de la América Tropical. Chavarría, M. (ed.) CONICIT-INTERCIENCIA SCITEC. San José, Costa Rica. pp. 73-81.
- Hodges, R. W. 1985. A new species of Dichomeris from Costa Rica (Lep: Gelechiidae). *Proc. Entomol. Soc. Washington*, 87 (2): 456-459
- Janzen, D. H. 1979. Natural history of Phelypera distigma (Boheman), Curculionidae, a Costa Rican defoliator of Guazuma ulmifolia Lam. (Sterculiaceae). *Brenesia*, 16: 213-219.
- Janzen, D.H. 1982. Guía para la identificación de mariposas nocturnas de la familia Saturniidae del Parque Nacional de Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. *Brenesia*, 19-20: 255-299.
- Janzen, D. H. 1983. Costa Rican Natural History. The University of Chicago Press, Chicago. 816 p.
- Jiménez M., W. y Chaverri, A. 1983. Estudio de la regeneración del roble (Quercus spp.) en los bosques de altura de Costa Rica. In: II Seminario de Investigación. Universidad Nacional, Facultad de Ciencias de la Tierra y el Mar. pp. 45-86. (Mimeografiado).
- Kirchner S. F. y Atilano D., M.T. 1984. Producción forestal. Manuales para la educación agropecuaria. Trillas, México. 134 p.

- Kramer, P.J. 1983. Water Relations of Plants. Academic Press. 489 p.
- Lamprecht, H. 1962. Estudios sobre arboricultura forestal en los trópicos. Rev. For. Venez. 5(6-7): 7-34.
- Lamy, M., y Lemaire, C. 1983. Contribution to the systematics of *Hylesia*: Scanning electron microscope study of the urticating "arrow" (Lep. Saturniidae). Bull. Soc. Entomol. France, 88(3/4): 176-196.
- Lemaire, C. 1976. Description D' Attacidae Inedita de L' Amerique Latine (Lep.). Lambillionea, 76 (3-4): 25-36.
- Muller, G.G. 1942. The Central American species of *Quercus*. Miscellaneous Publ. No. 477. United States Department of Agriculture, Washington. 216 p.
- Reich, P.B. y Borchert, R. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). Ecology, 63: 294-299.
- Richards, O.W. and Davies, R.G. 1977. Inms General Textbook of Entomology. 10th edition. Chapman and Hall, Canada. 418 p.
- Rockwood, L. L. 1974. Seasonal changes in the susceptibility of *Crescentia alata* leaves to the flea beetle, *Oedionychus* sp. Ecology, 55: 142-148.
- Rosenthal, G. 1986. The chemical defenses of higher plants. Scientific American, 252(1): 94-99.
- Schowalter, T. D., Hargrove, W.N. y Crossley, D. A. Jr. 1986. Herbivory in forested ecosystems. Ann. Rev. Entomol., 31: 177-96.
- Schultz, J.C. y Baldwin, I.T. 1982. Oak leaf quality declines in response to defoliation by gypsy moth larvae. Science, 217: 149-151.
- Smith, J.D., Foyer, R.A. and Woodring, J.P. 1986. Instar determination and growth and feeding indices of the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria* (Lepidoptera : Lasiocampidae), reared on tupelo gum, *Nyssa aquatica* L. Ann. Entomol. Soc. Am., 79: 304-307.

- Tosi, J. A. Jr. 1969. Mapa ecológico de la República de Costa Rica, según la clasificación de zonas de vida del mundo de L. R. Holdridge. Centro Científico Tropical, Costa Rica.

- Wareing, P. F., Hkalifa, M.M. y Treharne, K.J. 1968. Rate limiting processes in photosynthesis at saturating intensities. Nature, 220: 453-457.

- Zar, J.H. 1974. Biostatistical analysis. Prentice - Hall Inc. New York. 620 p.