

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA

**BIOLOGÍA Y COMPORTAMIENTO DE *Ategumia lotanalis* DRUCE
(LEPIDOPTERA: CRAMBIDAE) COMO POSIBLE AGENTE DE CONTROL
BIOLÓGICO DE *Miconia calvescens* DC. (MELASTOMATACEAE) EN HAWAI.**

Tesis sometida a consideración de la Comisión de Trabajos Finales de Graduación de la
Escuela de Biología Universidad de Costa Rica para optar por el grado Licenciatura en
Biología, con énfasis en Manejo Integrado de Plagas.

ALEXANDER CASTILLO CASTILLO

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica
2009

Esta tesis fue aprobada por la Comisión de Trabajos Finales de Graduación de la Escuela de Biología Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar por el grado de Licenciado en Biología.

Miembros del Comité

Dra. Virginia Solís Alvarado
Decana Facultad de Ciencias

Dr. Paul Hanson Snortum
Director de tesis

Dr. William Eberhard Cabtree
Lector

Dr. Edgar Rojas Murillo
Lector

Msc. Federico Bolaños Vives
Miembro del comité

Alexander Castillo Castillo
Candidato

DEDICATORIA

*“A mis padres por su apoyo incondicional
en momentos de flaqueza y a
María José por su apoyo”*

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a Paul E. Hanson y Edgar Rojas por darme la oportunidad de trabajar en el proyecto. A Francisco Badenes por la ayuda en el planteamiento de los diferentes experimentos, a William Eberhard por sus comentarios sobre el documento final. Agradezco a Eduardo Chacón Madrigal, por su ayuda en la estadística pertinente. A Eugenie Phillips, por ayudarme en la identificación de la especie, por sus consejos en la descripción de la larva de esta especie y por su apoyo para la realización de la tesis. A Oscar Venegas por la realización del dibujo de la Fig 3 E. A Manuel Alfaro y Luis Madrigal por su compañerismo y apoyo en el proceso. A la Universidad de Costa Rica y el USFS por la ayuda logística y económica sin la cual este proyecto no hubiese sido posible.

INDICE GENERAL

Índice	Página
DEDICATORIA.....	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
INDICE GENERAL.....	v
INDICE DE CUADROS Y FIGURAS.....	vi
RESUMEN	vii
1. Introducción.....	1
2. Justificación del proyecto	4
3. Objetivos	5
3.1 Objetivo general	5
3.2. Objetivos específicos.....	5
4. Materiales y métodos	6
4.1 Sitio de estudio	6
4.2 Definición de los estadios	6
4.3 Establecimiento de la colonia en el laboratorio.....	6
4.4 Presencia de parasitoides	7
4.5 Ciclo de vida	8
4.5.1 Huevos.....	8
4.5.2 Larva	8
4.5.3 Pupas.....	9
4.5.4 Adultos	9
5. Resultados	10
5.1. Ciclo de vida	10
5.1.1. Huevo.....	12
5.1.2. Larva	12
5.1.3. Prepupa	17
5.1.4. Pupa.....	19
5.1.5. Adultos	19
5.2. Parasitoides.....	21
6. Discusión.....	21
7. Bibliografía	26

INDICE DE CUADROS Y FIGURAS

Índice	Página
Cuadro I. Duración del ciclo de vida de <i>A. lotanalis</i> criadas en <i>M. calvescens</i> en el laboratorio.....	11
Fig 1. Curva de supervivencia de <i>A. lotanalis</i> en el laboratorio.....	11
Fig 2. Huevos de <i>A. lotanalis</i>	13
Fig 3. Disposición de las setas en la larva de <i>A. lotanalis</i>	14
Fig. 4. Distribución de frecuencias de las medidas de las cápsulas cefálicas de <i>A. lotanalis</i>	15
Fig 5. Larvas de <i>A. lotanalis</i>	16
Cuadro II. Plantas hospederas reportadas para <i>Ategumia lotanalis</i>	18
Fig 6. Prepupa y nido de pupa de <i>A. lotanalis</i>	19
Fig 7. Pupa de <i>A. lotanalis</i>	20

RESUMEN

Miconia calvenscens es una planta introducida en Hawai y se ha convertido en la principal maleza en ecosistemas naturales de estas islas. Como un posible agente de control biológico se estudió la biología y el comportamiento de la especie *Ategumia lotanalis* Druce (Lepidoptera: Crambidae), que produce enrollamiento de las hojas y se alimenta de ellas de forma protegida desde dentro de los rollos que forma. Las larvas fueron colectadas de una plantación de *M. calvenscens* sembrada con fines de investigación en el campus de las instalaciones deportivas de la Universidad de Costa Rica y fueron posteriormente criadas en el laboratorio. Mediante la medición de cápsulas cefálicas se estimó que *A. lotanalis* tenía cinco estadios larvales. El ciclo de vida promedio de *A. lotanalis* es de $69,47 \pm 4,07$ días a $22 \pm 3^{\circ}\text{C}$, siendo más largo para las hembras ($71,30 \pm 3,04$ días) que para los machos ($66,4 \pm 3,78$ días). Los huevos tienen un promedio de $1,09 \pm 0,09$ mm de largo y $0,83 \pm 0,06$ mm de ancho, y un tiempo de eclosión de $7,38 \pm 0,72$ días. Las larvas son gregarias hasta el tercer o cuarto estadio, cuando inician vida solitaria. La pupación ocurre, principalmente, en las hojas de las plantas donde la prepupa construye una especie de nido con agujeros tapados con seda. La emergencia de los adultos ocurre durante la noche, y su comportamiento es nocturno, se registra sólo la alimentación como actividad diurna. Se encontraron seis especies de parasitoides atacando a esta especie.

1. Introducción

Miconia calvescens es una Melastomataceae originaria de los bosques lluviosos de América Central y Suramérica (Meyer y Florence 1996, Tavares 1997), que se distribuye desde el Sur de México hasta el Norte de Argentina y Chile (Medeiros *et al.* 1997a). A pesar de que en su ámbito de distribución nativo es un árbol poco abundante y de poblaciones discontinuas, es altamente invasora en las islas Sociedad (Polinesia Francesa), en Hawai (Medeiros *et al.* 1997a, b, Meyer y Florence 1996) y en Queensland, Australia (Csurhes 1997, Space y Flynn 2002). *Miconia calvescens* puede formar bosques monoespecíficos en los cuales muchas especies de plantas nativas no pueden sobrevivir debido a la sombra que proyecta (Medeiros *et al.* 1997a, Meyer y Florence 1996, Hawaiian Ecosystem Risk Project 1997).

Con el fin de controlar esta especie, en Hawai se han implementado diversas técnicas de control que incluyen la remoción mecánica de plantas pequeñas desde la raíz, la tala de los árboles más grandes, y la utilización de productos químicos (especialmente Garlon 4) que se aplican sobre los árboles desde un helicóptero (Medeiros *et al.* 1997b, Tavares 1997, Hawaiian Ecosystem Risk Project 1997). En Tahití se mantienen estrictos controles de transferencia de plantas entre islas vecinas (Cheou y Nauta 1997). Estos métodos no han sido suficientes para detener la invasión de *M. calvescens*, por lo que en los últimos años se ha optado por la implementación de estrategias de control biológico para complementar los demás esfuerzos que se han hecho, sobre todo en áreas altamente invadidas o inaccesibles (Medeiros *et al.* 1997b, Meyer 1997). En Hawai el control biológico podría ser más exitoso por el hecho de que carece de Melastomataceae nativas y los enemigos naturales pueden ser usados con una especificidad a nivel de familia (Hawaiian Ecosystem Risk Project 1997).

Lo anterior explica, en parte, el gran éxito que ha tenido *M. calvescens* ya que al no ser nativa tampoco cuenta con los enemigos naturales (Meyer

1997). Como herbívoro de *M. calvenscens* en Hawai solamente se ha reportado el escarabajo *Adoretus sinicus* (Burmeister) (Coleoptera: Scarabaeidae), pero el impacto de este insecto generalista no es grande (Meyer 1997).

Con el fin de utilizar insectos en programas de control biológico clásico, se han hecho esfuerzos para investigar los enemigos naturales que presenta *M. calvenscens* en su ámbito nativo. Por un lapso de 4 años, entomólogos de la Universidad de Costa Rica y de Brasil estudiaron varios insectos con potencial para el control biológico de *M. calvenscens* (Allen 2007, Chacón 2007, Reichert 2007, Badenes-Perez and Johnson 2007a, Badenes-Perez and Johnson 2007b, Badenes-Perez and Johnson 2008, Badenes-Perez *et al* 2008), investigación que había iniciado Robert Burkhart del Departamento de Agricultura de Hawai en 1990. Dentro de las especies que fueron estudiadas en Costa Rica, cabe mencionar varias especies. *Diclidophlebia lucens* Burckhardt, Hanson, and Madrigal (Hemiptera: Psyllidae), descrita por Burckhardt *et al.* (2005) como una nueva especie, se alimenta de la savia de hojas nuevas y de las inflorescencias en su fase de ninfa. En el orden Coleoptera, *Cryptorhynchus melastomae* Champion (Coleoptera: Curculionidae), se ha encontrado como adulto alimentándose de la corteza de troncos, pecíolos, hojas, y venas de *M. calvenscens* y de otras especies de este género; además de que sus larvas son barrenadoras de tallos (Reichert 2007). Dentro de esta misma familia, la especie *Anthonomus monostigma* (Champion), fue recolectada y criada en frutos de *M. calvenscens* y sus larvas se alimentan de las semillas dentro del fruto (Chacón 2007). Dentro del orden Lepidoptera, las larvas de las mariposas *Euselasia chrysipe* Bates y *Euselasia bettina* (Hewitson) (Lepidoptera: Riodinidae), se han encontrado alimentándose de las hojas de esta planta de forma gregaria (Allen 2007). También se ha encontrado un microlepidóptero del género *Mompha* dentro de la familia Momphidae, cuyas larvas atacan los frutos inmaduros de *M. calvenscens* (Alfaro en preparación)

El género *Ategumia* (Lepidoptera: Crambidae), anteriormente denominado *Samea* (Guenée, 1854), fue renombrado por Amsel (1956) (Munroe 1995). Sin embargo, más allá de estas descripciones iniciales, se conoce muy poco sobre la biología de este género. *Ategumia lotanalis* Druce (Lepidoptera: Crambidae) se clasifica actualmente dentro de la subfamilia Spilomelinae, la más grande dentro de Pyraloidea y que comprende una serie de plagas importantes en diversos cultivos tanto en el Viejo como en el Nuevo Mundo (Druce 1899, Hallman y Sánchez 1982, McAuslane 2000, Ferrer 2001, Pemberton y Cordo 2001, Rosas *et al.* 2003, Solís 2007).

Varias especies de Crambidae, como *Salbia haemorrhoidalis* y *Spoladea recurvalis* (Fabricius), han sido utilizadas para controlar *Lantana camara* en Suráfrica (Muniappan 1989, Baars 2003) y *Trianthema portulacastrum* en Puerto Rico (Figuroa 2003), respectivamente. Varias especies del género *Ategumia* se han reportado alimentándose de distintas Melastomataceae y de varias especies de *Miconia* en las partes bajas de Costa Rica (Janzen y Hallwachs 2005. Picanço *et al.* (2005) reportaron el género *Ategumia* en *M. calvescens* en Brasil. Por otro lado, *A. matutinalis* ha mostrado buenos efectos contra *Clidemia hirta* (Melastomataceae) en Hawaii (Nakahara *et al.* 1992, Conant 2002), aunque Reimer y Beardsley (1986) reportaron niveles de hasta un 43 % de parasitismo sobre las larvas de esta especie.

2. Justificación del proyecto

El proyecto es un aporte al conocimiento de la biología de una especie y de un género de los que se sabe muy poco. Dado que *A. lotanalis* ataca a las hojas de esta especie de maleza invasora, el conocimiento de su biología también puede tener un interés práctico. Antes de implementar estrategias de control biológico de plantas invasoras, es necesario conocer la biología de los organismos que se van a utilizar. Este estudio debe incluir aspectos como: el ciclo de vida, la especificidad de hospederos, y el nivel de efecto que provoque en el organismo objetivo (McEboy y Coombs 1999). En el caso de *A. lotanalis*, estos aspectos se conocen de forma muy superficial, de ahí la importancia de realizar estas investigaciones. *Ategumia lotanalis* podría presentar buen potencial de control de *M. calvenscens*, pues el daño ocurre en hojas, que es uno de los problemas principales por los cuales *M. calvenscens* es una plaga, debido a la sombra que proyectan sus hojas de gran tamaño (Medeiros *et al.* 1997a, Meyer y Florence 1996).

3. Objetivos

3.1 Objetivo general

Estudiar la biología y el comportamiento de la especie *Ategumia lotanalis* (Lepidoptera: Crambidae).

3.2. Objetivos específicos:

- Determinar el número de estadios larvales que comprende esta especie.
- Identificar el tiempo de duración del ciclo de vida,.
- Estudiar el comportamiento de cada estadio larval con respecto a los patrones de alimentación, movimiento dentro de la planta y enrollamiento de hojas.
- Establecer un pie de cría, o colonia de adultos, en el laboratorio y observar los procesos de reproducción (apareamiento, oviposición y emergencia de los adultos).
- Determinar la presencia de parasitoides para esta especie.

4. Materiales y métodos

4.1 Sitio de estudio

Las larvas se recolectaron de una plantación de *M. calvescens* ubicada en Sabanilla, Montes de Oca, San José, Costa Rica (09°56'48,6" N 84°02'45,6"O), donde se encontró una población abundante de *A. lotanalis*. Es un área abierta en la que se ubican las instalaciones deportivas de la UCR, con una altitud de 1239 msnm y con una precipitación típica del Valle Central que va desde 1500 a 2000 mm anuales (Valerio 1998). Esta plantación se sembró en octubre de 2003 con fines de investigación y cuenta con aproximadamente 100 plantas, con tamaños que van desde 50 cm hasta árboles donde ya ha ocurrido la primera floración.

4.2 Definición de los estadios

Para determinar los diferentes estadios de la especie en estudio, se recolectaron 138 larvas de diferentes tamaños del sitio de estudio. Estas larvas se preservaron en alcohol al 70% y los estadios se determinaron por medición de las cápsulas cefálicas (Nealis 1987, Hernández y Briceño 1999, Godin *et al* 2002, Acatitla *et al* 2004, Flores *et al* 2005, Hernández *et al* 2005, García 2006). Para la medición de las cápsulas cefálicas, se utilizó el método de Dyar (1890), que considera la distancia entre los puntos más externos de los bordes laterales de la cápsula, o genas, como la anchura máxima de la cabeza. Las cápsulas cefálicas se midieron utilizando un micrómetro sobre el estereoscopio. Una vez identificados los tamaños cefálicos de cada estadio, se procedió a definir el tiempo aproximado que tarda cada estadio en pasar al siguiente revisando cada dos días las hojas que contenían las larvas y separando las larvas en diferentes plantas a medida que se desarrollaban.

4.3 Establecimiento de la colonia en el laboratorio

Se colectaron larvas del sitio de estudio y se llevaron al laboratorio donde se separaron en grupos de acuerdo al tamaño. Cada grupo, se colocó en una planta (60 cm de altura) distinta de las otras. Se permitió que las larvas

llegaron a la pupación. Una vez obtenidas las pupas se separaron de las plantas y se mantuvieron, hasta el momento de la emergencia de los adultos, en frascos de cartón de 10 cm de alto por 9 cm de diámetro, con algodón en el fondo y cubiertos con malla fina. Los adultos que se obtuvieron se colocaron en jaulas (125x55x55 cm) con malla, en las que además se colocó una planta de *M. calvescens* (60 cm de alto aproximadamente) como sitio de oviposición. Se colocaron viales de vidrio de 6 cm de alto por 2 cm de diámetro con soluciones azucaradas las cuales se prepararon adicionando aproximadamente 1,5 ml de miel de abeja a los viales y el resto de volumen se llenó con agua. Estas soluciones sirvieron como fuente de alimentación para los adultos. A estos viales se les colocó algodón en el extremo abierto, el cual estuvo siempre en contacto con la solución. Para evitar la formación de hongos, las soluciones azucaradas se cambiaron cada 3 días.

4.4 Presencia de parasitoides

Se examinaron las larvas recolectadas de la plantación cada día, para determinar cualquier cambio del comportamiento que indicara la presencia de parasitoides, tales como que la larva deje de alimentarse o que se aísle a un sitio diferente del rollo. Estas larvas se separaron de las demás, colocándolas en recipientes pequeños para obtener el adulto del parasitoide.

Aquellas larvas que no presentaron estos cambios de comportamiento, se criaron en las plantas hasta la pupación. Posteriormente, las pupas se separaron de las plantas y se criaron en recipientes de cartón de la forma descrita anteriormente con la intención de determinar la presencia de posibles parasitoides que emergieran de la pupa.

4.5 Ciclo de vida

4.5.1 Huevos

Se revisó cada una de las hojas de las plantas en donde estaban los adultos en el laboratorio para detectar la presencia de puesta de huevos. Una vez identificados los huevos se contaron, se anotaron la forma, color y distribución en la planta, así como sus dimensiones (N=60). También, se estimó la viabilidad de los huevos (número total de huevos puestos respecto al número de huevos que eclosionaron) y el tiempo que tardan en eclosionar desde el momento de la oviposición.

4.5.2 Larva

Las larvas fueron inicialmente descritas utilizando las del quinto estadio colectadas en el campo y preservadas previamente en alcohol. Se midieron y se realizaron dibujos, para lo cual se compararon varios especímenes para verificar la disposición y número de setas y otras estructuras como los espiráculos y pináculos. El estudio del comportamiento de las larvas se inició tan pronto como los huevos eclosionaron y se registraron la forma de vida (gregaria o solitaria), el número de días que cada estadio tardó en llegar al siguiente, el número de larvas que lograron llegar a cada estadio superior, y los patrones de alimentación y de enrollamiento de las hojas. Mediante la observación diaria de las larvas también se identificó cualquier comportamiento que pudiera ser determinante en la biología de esta especie.

Para evaluar la preferencia de las larvas por rollos formados, se colocaron larvas de todos los estadios en hojas que contenían un rollo formado (35 en total) y se anotó el movimiento de las larvas en las hojas durante una hora de observación. Por otro lado, para confirmar esta preferencia en el campo, se revisaron 25 hojas con rollos formados y se determinó la presencia de huevos o de larvas de distintos estadios dentro del rollo.

También se evaluó la preferencia alimentaria de las larvas frente a diferentes especies de Melastomataceae, para lo cual se colocaron larvas en diferentes especies de esta familia y se estimó si había herbivoría en cada una de las especies de plantas evaluadas.

4.5.3 Pupas

Se midió el largo de 50 pupas que se seleccionaron al azar. Con el fin de determinar donde ocurre la pupación, se colocaron 10 larvas en estado de prepupa en una planta de *M. calvescens* y se anotó el sitio elegido para la pupación dentro de la planta. Se identificó el sexo de cada una de las pupas que se obtuvieron al final del ciclo. Además, se determinó la viabilidad de las pupas de la misma forma que se hizo con los huevos.

4.5.4 Adultos

Se determinó el momento del día en que emergieron los adultos mediante la observación de las pupas que habían sido separadas en los frascos. Las observaciones fueron realizadas a primeras horas de la mañana (de 6 am a 9 am), durante las últimas horas de la tarde (5 pm a 7 pm) y durante la noche (7 pm a 12 medianoche). También se registró el número de días que tardaron en emerger los adultos desde el día de la pupación.

La estimación del número de días que permanecieron vivos los adultos, se realizó mediante el monitoreo diario de 15 adultos hembras en una jaula, y 15 adultos machos en otra jaula. En cada jaula se colocaron tres frascos con soluciones azucaradas (mezclas de miel de abeja con agua en pequeños frascos o viales, para obtener soluciones aproximadas de 10 % de azúcar). A cada frasco se le adicionaron 2 gotas de colorante amarillo, violeta o verde, con el fin de estudiar si existía una preferencia de los adultos por un color determinado. Además del color, también se estudió el efecto de distintas sustancias alimentarias (miel pura, jalea de mora, o tamarindo) en la preferencia alimentaria de los adultos. Para esto se observó y se contó el número de veces que cada sustancia era escogida para alimentarse.

El comportamiento de los adultos se estudió en el laboratorio observando un grupo de 6 hembras y 4 machos, desde el momento de la emergencia, tanto de día (7:00 am a 12 md) como de noche (5:30 pm a 12:00 medianoche), en una misma jaula conteniendo una planta de *M. calvescens*. Se estudió la actividad de los adultos en ambos casos (noche y día). El potencial reproductivo de la hembra se determinó mediante la disección de 10 hembras vírgenes y el posterior conteo de huevos potenciales y, por último, se determinó los sitios de oviposición en la planta de *M. calvescens* u otras partes de la jaula. En el campo se estimó la preferencia en la oviposición de las hembras revisando hojas con rollo para comprobar si los huevos fueron puestos en el rollo, cercanos a este, o en la parte de la hoja que no estaba arrollada.

5. Resultados

5.1. Ciclo de vida

En el Cuadro I se presentan los valores promedio de duración de los estados y de los instares en días. En el laboratorio, a una temperatura promedio de $22 \pm 3^{\circ}\text{C}$, el ciclo biológico de *A. lotanalis* duró $69,47 \pm 4,07$ días, variando entre 67 y 77 días (N=59). Se observó que el ciclo biológico varía entre los sexos. En las hembras se observó una duración promedio del ciclo biológico de $71,30 \pm 3,04$ días, mientras en los machos la duración del ciclo fue de $66,41 \pm 3,78$ días ($t = -0,02$; $gl = 34,12$; $p = 0,00002$). De un total de 310 huevos se obtuvieron 300 larvas, 84 pupas y 59 adultos para un 19% de supervivencia de huevo a adulto. Donde ocurre la mayor mortalidad es entre el estadio tercero y cuarto (Fig. 1)

Cuadro I. Duración del ciclo de vida de *A. lotanalis* criadas en *M. calvescens* en el laboratorio.

Estado	Número (n)	Promedio \pm DE (días)	Rango (días)
Huevo	300	7,38 \pm 0,72	7-9
L1	297	5,87 \pm 1,17	4-7
L2	286	5,23 \pm 1,81	3-9
L3	265	5,52 \pm 0,69	4-7
L4	181	8,94 \pm 3,40	4-12
L5	131	8,54 \pm 2,70	4-11
Prepupa	86	3,57 \pm 0,93	2-6
Pupa	59	13,76 \pm 1,81	11-18
Adulto	59	13,86 \pm 0,99	12-17
Total Generación		69,2 \pm 4,1	67-77

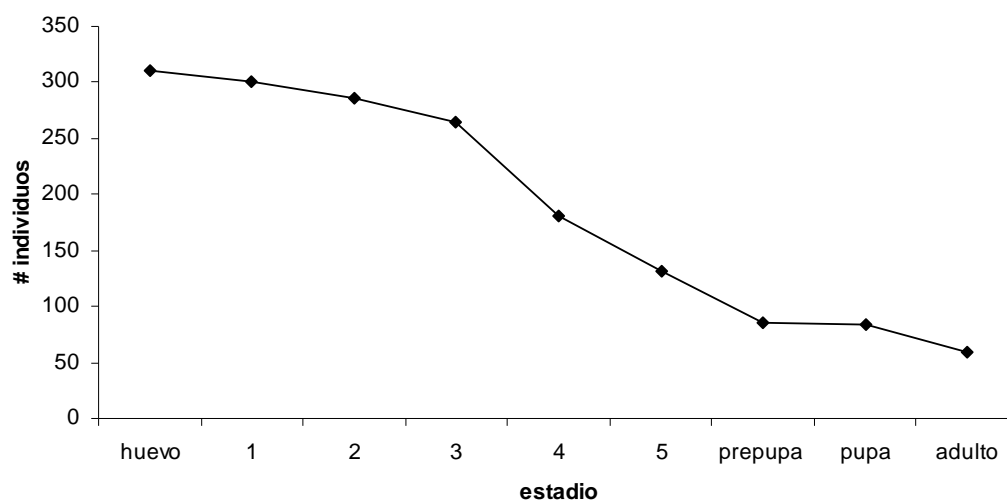


Fig. 1. Curva de supervivencia de *A. lotanalis* en el laboratorio

5.1.1. Huevo

Los huevos de *A. lotanalis* son aplanados ventralmente, varían en su forma que puede ser desde ovalada hasta casi redonda, y semejan pequeñas ampollas sobre la superficie de las hojas (Fig. 2 A). La superficie del corion es estriada y el color es blanco-grisáceo durante todo el desarrollo embrionario, el cual es fácil de ver a través del corion (Figs. 2 B y C). Los huevos son puestos en el envés de la hoja, solitarios o en agrupaciones que a menudo forman cadenas continuas cerca de los nervios (central o secundarios) de la hoja y también en los bordes de la hoja (Figs. 2 D y E). Las dimensiones de los huevos fueron de $1,09 \pm 0,09$ mm (rango 0,80-1,50 mm) de largo y $0,83 \pm 0,06$ mm (rango 0,63-1,00 mm) de ancho (N=60). Los huevos tardaron $7,38 \pm 0,72$ días en eclosionar (N=300; rango: 7-9 días). De un total de 310 huevos encontrados en el laboratorio eclosionaron 300 (97% de viabilidad).

5.1.2. Larva

5.1.2.1. Descripción de la larva.

La longitud de las larvas del quinto estadio de *A. lotanalis* es de 20-25 mm (N=25). La cabeza tiene una coloración que va de transparente (en estadios jóvenes) a amarillenta (en los estadios maduros), con estemata negros. El escudo protorácico es marrón y ligeramente más oscuro hacia la parte posterior y ventral (se acentúa cuando la larva se conserva en alcohol), con una línea oscura casi negra en la parte ventral del escudo. El tegumento es amarillento y los órganos internos son visibles, incluyendo el tracto digestivo, por lo que las larvas aparentan ser de color verde debido a su alimentación. Los pináculos que contienen las setas D1, D2, SD1, SD2 sobre T2 y SD1 sobre A8 son oscuros; además este último presenta una región anterior clara, los demás pináculos son del mismo color del cuerpo (Figs. 3 A y D). Los espiráculos son moderadamente grandes, los que se encuentran en T1 y A8 son más grandes que los demás. Los corchetes son del tipo triordinal (Fig. 3 E).

5.1.2.2. Número de estadios larvales

Al graficar las anchuras de las cápsulas cefálicas en el eje de las abscisas y las frecuencias en el eje de las ordenadas, se observaron cinco picos en la distribución de frecuencias, estimando de este modo que *A. lotanalis* posee cinco estadios larvales (Fig. 4).



Fig. 2. Huevos de *A. lotanalis*. A) huevo solitario; B y C) huevos agrupados; D y E) desarrollo embrionario

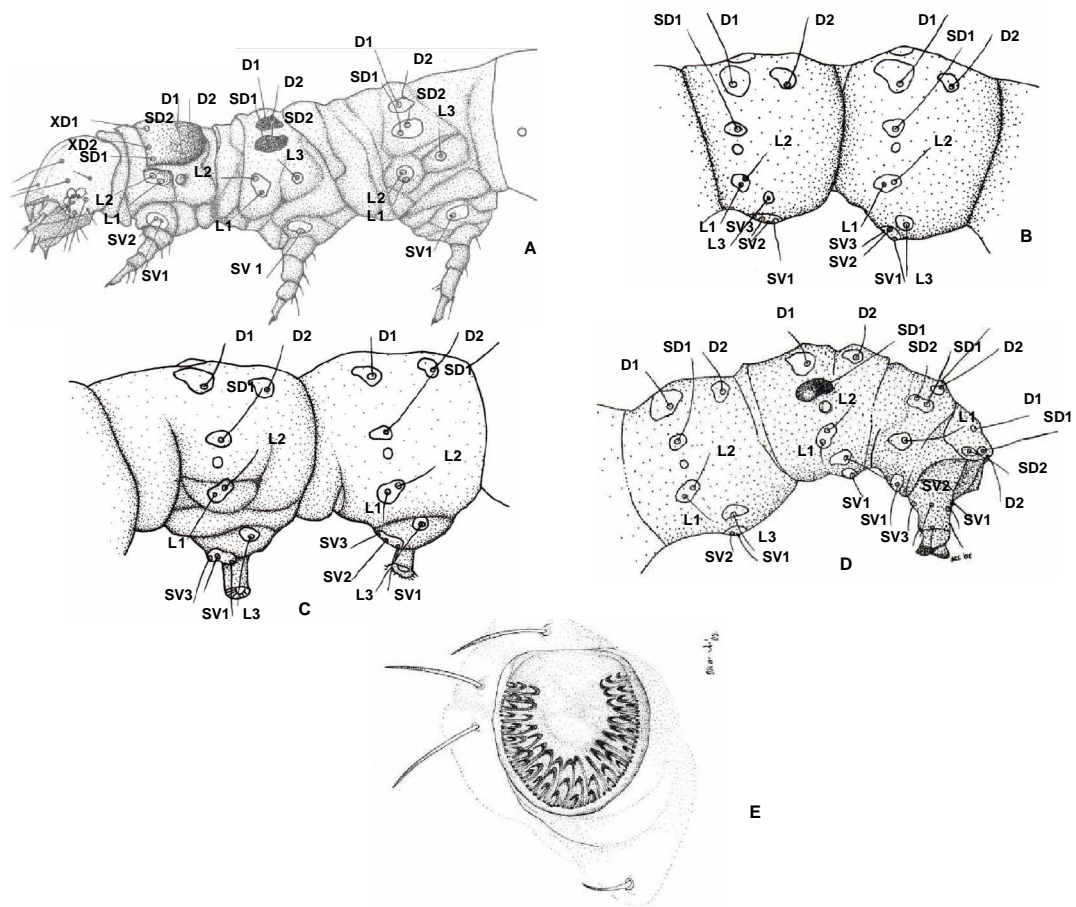


Fig. 3. Disposición de las setas de una larva de *A. lotanalis*. A) cabeza y tórax; B) primer y segundo segmentos abdominales; C) quinto y sexto segmentos abdominales; D) séptimo, octavo, noveno y décimo segmentos abdominales; E) propata.

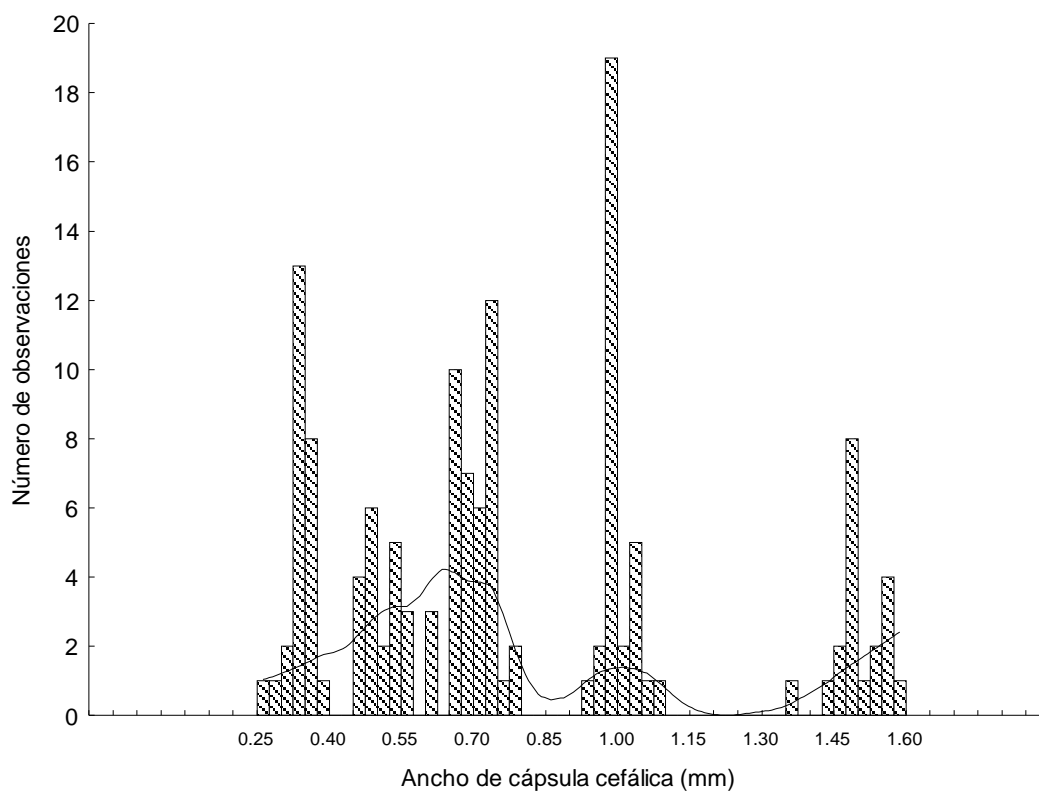


Fig. 4. Distribución de frecuencias de las medidas de las cápsulas cefálicas de *A. lotanalis*.

5.1.2.3. Comportamiento de las larvas

Al eclosionar, las larvas de una misma hoja se agrupan y comienzan a raspar la lámina de la hoja por el envés, dejando la cutícula superior intacta. Estas agrupaciones se forman tanto de huevos que estaban juntos, como de huevos separados, pero puestos en una misma hoja. Las larvas una vez agrupadas tejen una maraña de seda entre las venas de las hojas y la lámina en donde permanecen y acumulan parte de sus heces (Fig. 5 A). A partir del estadio tercero las larvas comienzan a construir un rollo en el borde de la hoja mediante la utilización de hilos de seda secretados por la glándula de seda ubicada debajo de la cabeza. Las larvas se alimentan en el envés,

comenzando por los bordes de la hoja hacia el nervio central; hasta el estadio tercero su alimentación suele dejar intacta la cutícula de la hoja, pero a partir del cuarto estadio se pueden apreciar agujeros (defoliación) en la hoja.

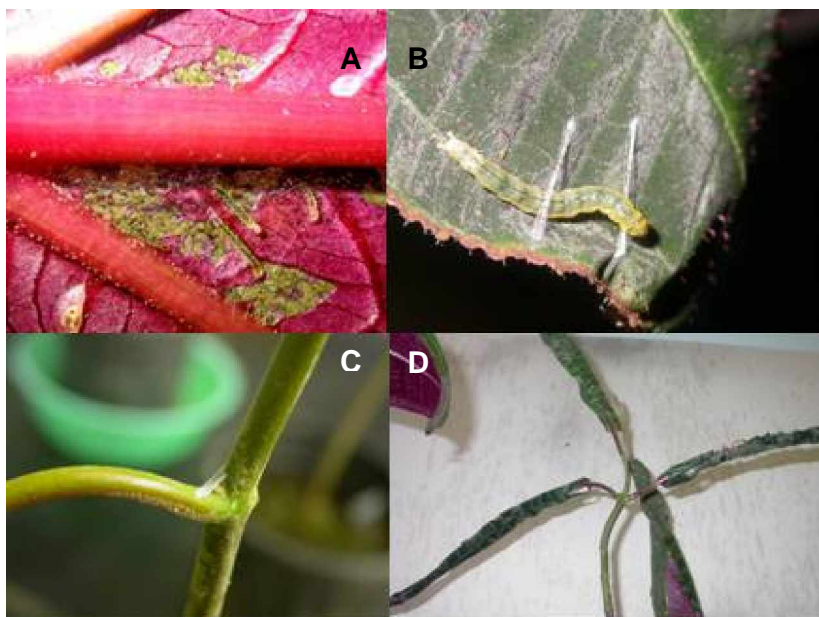


Fig. 5. Larvas de *A. lotanalis*. A) larvas primer estadio agrupadas; B) larva en último estadio formando rollo; C) seda de larvas sosteniendo la hoja; D) rollos formados

Los rollos pueden ser formados y ocupados por una o varias larvas en estadios jóvenes (tercero y cuarto), pero en el último estadio (quinto) generalmente es ocupado solo por una larva. Dentro del rollo las larvas se alimentan desde adentro y solo se observan pequeños huecos en la superficie externa del rollo. Las heces de las larvas son depositadas dentro del rollo. Conforme el diámetro de la larva aumenta, también lo hace el diámetro del rollo. Existe una tendencia de las larvas de estadios jóvenes a reutilizar los rollos ya formados. De 35 larvas colocadas en plantas que tenían un rollo establecido, 17 utilizaron el rollo hecho, 13 no fueron al rollo y permanecieron inmóviles sobre la lámina, y cinco iniciaron un rollo nuevo durante una hora de observación. Larvas en el quinto estadio iniciaron la construcción del rollo con mayor frecuencia que las larvas de otros estadios (Kruskal-Wallis = 9,58, $p=0.008$, g.l. = 2). En el campo también se observa la tendencia a la reutilización

de rollos, pues de un total de 25 hojas enrolladas examinadas en el campo, 13 presentaron larvas del primero, segundo y tercer estadio.

Las larvas son sensibles al tacto y al ser disturbadas reaccionan con movimientos rápidos del cuerpo, pegando la cabeza con el extremo posterior del cuerpo de forma rápida para alejarse del estímulo y a continuación huyen buscando un sitio para protegerse. Este comportamiento se observó durante todos los diferentes estadios, pero de forma más acentuada en estadios más avanzados.

En plantas de laboratorio algunas hojas que estaban casi consumidas en su totalidad por las larvas, se desprendieron de la planta. Esto podría ser un mecanismo de defensa de la planta para evitar que la larva pase a otra hoja y continúe defoliándola. Sin embargo, en algunos casos las larvas evitaron la caída de la hoja uniéndola al tallo mediante seda lo que podría indicar que este desprendimiento de la hoja las afecta (Fig. 5C).

Al realizar pruebas de preferencia en el invernadero con diferentes especies de Melastomataceae, se observó que las larvas pueden alimentarse de varias de éstas. Además de *M. calvescens*, varias de las Melastomataceae no habían sido reportadas como plantas hospedero para *A. lotanalis*, mientras que otras de las Melastomataceae estudiadas ya habían sido reportadas por otros autores (Cuadro II).

5.1.3. Prepupa

Cuando las larvas entran en prepupa se tornan de color anaranjado pálido (Fig. 6 A) y cortan una sección de la hoja de la que se recubren para pupar (Fig. 6 B). Este “nido” donde la larva pupa, puede ser situado sobre la hoja (fuera del rollo) o dentro del rollo. Cuando la pupación ocurre fuera del rollo, la prepupa corta una sección de la hoja y la pega sobre la lámina de la hoja. Cuando la pupación ocurre dentro del rollo, la prepupa hace un corte en un punto del rollo donde se situará la pupa y lo pega contra la base no cortada

del rollo; a continuación hace otro corte del mismo rollo al lado opuesto de donde hizo el primero (aproximadamente a 2 cm de distancia) e igualmente lo pega formando una especie de bolsita. La prepupa hace pequeños agujeros en el “nido” formado, los cuales podrían tener la función de asegurar la llegada de aire a la pupa. Estos agujeros son tapados por el interior con hilos de seda con poca densidad y que podrían servir para proteger a la pupa de la entrada de depredadores a través de los agujeros (Figs. 6 C y D).

Cuadro II. Plantas hospederas reportadas para *Ategumia lotanalis*.

Planta hospedera	Nº de observaciones
<i>Conostegia lasiopoda</i> *	8
<i>Conostegia micrantha</i> *	55
<i>Conostegia setifera</i> *	1
<i>Conostegia xalapensis</i> **	261
<i>Clidemia hirta</i> *	1
<i>Graffenrieda galeotii</i> *	10
<i>Leandra grandifolia</i> *	10
<i>Miconia sp</i> *	1
<i>Miconia affinis</i> *	6
<i>Miconia argentea</i> **	120
<i>Miconia calvescens</i> ***	110
<i>Miconia lacera</i> *	4
<i>Miconia multispicata</i> ***	1
<i>Miconia palacea</i> ***	1
<i>Miconia theaizans</i> ***	1
<i>Miconia trinervia</i> *	8
<i>Ossaea sp</i> *	13
<i>Ossaea micrantha</i> *	1

* Janzen y Hallwachs 2005; ** Janzen y Hallwachs 2005 y en este estudio; *** En este estudio

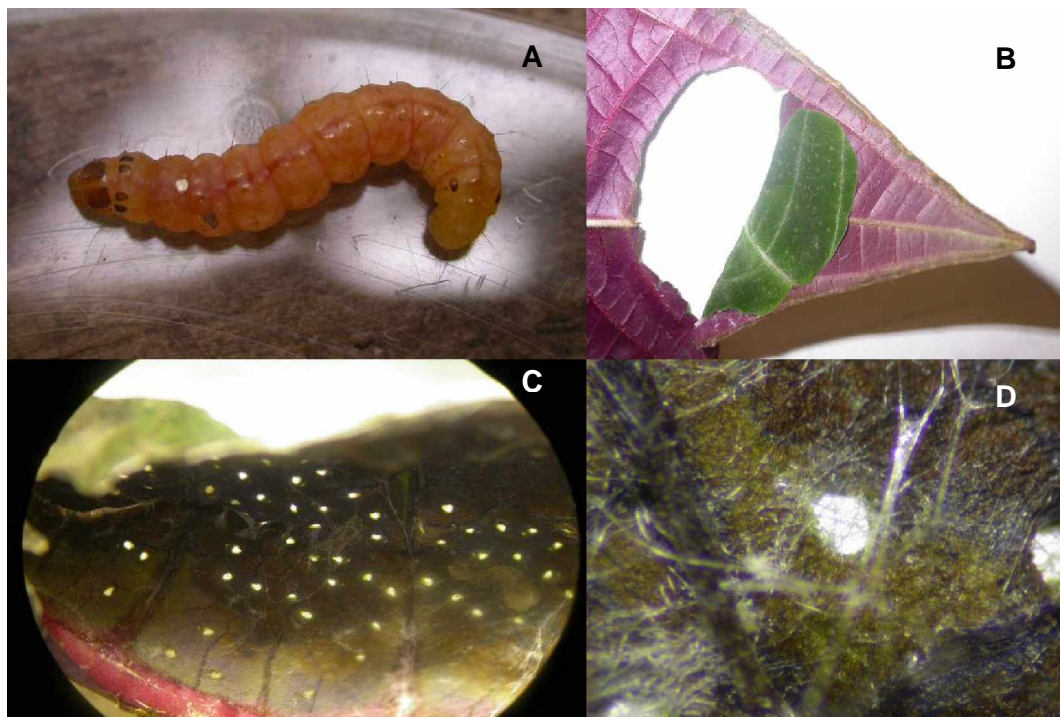


Fig. 6. Prepupa y nido de pupa de *A. lotanalis*. A) prepupa; B) nido de la pupa; C y D) agujeros en el nido hechos por la prepupa

5.1.4. Pupa

Las pupas de *A. lotanalis* miden de 12 a 14 mm de largo ($n=10$) (Fig. 7). El lugar de pupación suelen ser las hojas de *M. calvescens*, sin embargo, en el laboratorio se observó en una ocasión la pupación en el sustrato del macetero donde estaba la planta sembrada. De un total de 84 pupas criadas desde el huevo un 70.24 % llegaron a ser adultos, un 62,71% hembras y un 37,29% machos ($X^2=3,81$; $gl=1$; $p=0,05$).

5.1.5. Adultos

La emergencia de los adultos se da durante la noche entre las 19:00 y las 0:00 horas ($N=59$) y se muestran activos inmediatamente después de la emergencia. Los machos tardan en emerger a partir de la pupa, $13,53 \pm 1,74$ días ($N=22$). Las hembras, por su parte, tardan $13,45 \pm 2,06$ días ($N=37$) ($t=0,64$; $gl=16$; $p=0,53$). Los machos viven en promedio $13,30 \pm 1,01$ días, las hembras viven $14,1 \pm 0,93$ días con alimento ($t=1,99$; $gl=29$; $p=0,06$).



Fig. 7. Pupa de *A. lotanalis*. A) vista ventral; B) vista dorsal

Exceptuando la alimentación, los adultos se mantienen inactivos durante el día, estando la mayor parte del tiempo posados sobre el envés de las hojas de *M. calvescens* o sobre las paredes de la jaula. Inician su actividad en el crepúsculo. Los procesos de apareamiento y oviposición ocurren durante la noche. En el caso del apareamiento, se observó que el macho revolotea cerca de donde están las hembras posadas en el envés de las hojas y cuando se acerca mucho la hembra mueve las alas, en señal de rechazo porque la cópula no se observó durante los períodos de observación. En el caso de la oviposición, la hembra camina por el envés de la hoja buscando un sitio adecuado, y una vez encontrado dobla el abdomen hacia el envés. Al principio deposita unos cuantos huevos separados, pero en puestas subsecuentes los pone en filas y más cercanos. La hembra pone los huevos en el envés de hojas maduras y hojas tiernas (n=310). En condiciones de laboratorio, una hembra

puede poner en una sola hoja de uno a 60 huevos, en forma individual o en agrupaciones (Fig 2 B). Las hembras tienen ocho ovarios. En dos ovarios de hembras que no había puesto ningún huevo se encontraron $102,4 \pm 5,39$ huevos (N=10), así que una hembra podría tener más de 400 huevos. La hembra puede ovipositar en hojas con rollos formados y con larvas alimentándose dentro. De un total de 13 hojas con rollo examinadas en el campo, los huevos se encontraron siempre dentro de estos rollos o muy cercanos a ellos y no en la lámina de la hoja (N=73). Algunos de estos rollos contenían larvas desarrolladas, y otros no.

Como sustancia alimenticia, los adultos prefirieron las soluciones azucaradas con colorante vegetal amarillo. Esto sucedió con todas las observaciones (N=59).

5.2. Parasitoides

En prepupas emergieron dos especies no identificadas en los géneros *Bracon* (Hymenoptera: Braconidae) y *Meteorus* (Hymenoptera: Braconidae). En pupas, emergieron *Hyphantrophaga virilis* (Diptera: Tachinidae), *Leurus caeruliventris* (Hymenoptera: Ichneumonidae); una especie no identificada del género *Brachymeria* (Hymenoptera: Chalcididae) y una especie no identificada de la subfamilia Cryptinae (Hymenoptera: Ichneumonidae).

6. Discusión

De la duración del ciclo de vida que se presentó en el laboratorio se podrían esperar entre cuatro y cinco generaciones por año y existe un traslape generacional, evidenciado por la presencia de diferentes estadios en una misma hoja en el campo. En el sitio de estudio, el daño es menor en la época en que las plantas presentan la mayor desecación (marzo y abril). Aunque no se tomaron datos al respecto, sí se observó una lenta recuperación de la población después de que las plantas recuperaron sus hojas. Esto podría indicar que esta especie estaría utilizando un hospedero alternativo, a pesar de eso en una búsqueda en los alrededores del sitio sólo se encontró la especie *Conostegia xalapensis* como

posible hospedero, pero en ésta no se reportó daño alguno. Esto podría ser diferente en los lugares donde *M. calvescens* se distribuye naturalmente en vista de que allí esta planta permanece siempre verde. Sin embargo, en algunos sitios visitados donde se encuentra *M. calvescens* no se registró la presencia del daño típico que provoca *A. lotanalis*.

Las diferencias significativas (5 días) encontradas entre la duración del ciclo de vida entre machos y hembras de *A. lotanalis* confirman un comportamiento común de desarrollo más rápido de los machos en la superfamilia Pyraloidea (por ejemplo Galway y Purcell 2005). Las diferencias que se reportan en este estudio se generarían durante el desarrollo larval, pues los datos no muestran diferencias significativas en el tiempo de emergencia entre pupas macho y hembra, y las diferencias en el rango de variación del tiempo de eclosión de los huevos es de solo 2 días,

Según Peterson (1963) la distribución de los huevos entre especies de un mismo género de Pyraloidea es similar, aunque no podemos confirmar esta afirmación en el género *Ategumia*, puesto que este es el primer trabajo que describe la oviposición en este género. La forma de los huevos y algunos patrones de oviposición de *A. lotanalis*, como por ejemplo poner los huevos alineados, en masas o solitarios, son compartidos con especies en varias familias y subfamilias de Pyraloidea (Peterson 1963).

El gregarismo que se observa en *A. lotanalis* representa un patrón de comportamiento observado en algunas especies del orden Lepidoptera y que a veces está limitado a los estadios larvarios iniciales (Fitzgerald 1993, Zalucki et al 2002, Costa 2006). El gregarismo puede otorgar varias ventajas a las larvas, entre ellas el incremento de la eficiencia al alimentarse, defensa contra enemigos naturales, y mejora de la regulación térmica (Fitzgerald 1993, Clark and Faeth 1997, Denno and Benry 1997). En *A. lotanalis*, la separación de larvas a partir del tercer estadio larvario va acompañada de la formación del rollo en el que la larva termina de desarrollarse. Estos mismos patrones de gregarismo en los primeros

estadios y la posterior separación en estadios maduros se han reportado tanto para otras especies constructoras y no constructoras de rollos en la superfamilia Pyraloidea (Hernández y Briceño 1999, McAuslane 2005), como en especies de otras superfamilias no relacionadas (De Vries 1987). Estos datos podrían indicar un comportamiento que evolucionó separadamente dentro del orden y que para *Alotanolis* se podría explicar por competencia intraespecífica, la cual llevaría a un descenso en la tasa de alimentación en estadios maduros si permanecieran juntos, por lo que alimentarse solitario cuando se requiere un grado mayor de alimentación resultaría más eficiente. Esta ha sido la principal razón que explica este comportamiento en especies no relacionadas como *Chlosyne poecile* (Lepidoptera: Nymphalidae) (Inouye y Johnson 2005). Además el proceso de separación coincide con el momento en el que se registra la mayor mortalidad. Hunter (2000) afirma que este último es un proceso por el que pasan las especies de Lepidoptera que inician su ciclo de vida gregaria y luego viven solitarias. Sin embargo, se necesitan más estudios para corroborar esta afirmación.

La reutilización de rollos en larvas jóvenes podría ser debido a la incapacidad de las larvas más jóvenes para construir un nuevo rollo. También podría ser un mecanismo para evitar el gasto de energía que implicaría construir un nuevo rollo al poco tiempo de eclosionar, cuando un rollo formado permite a las larvas más jóvenes disponer de inmediato de un sitio de protección contra depredadores. Sin embargo la presencia de heces de larvas desarrolladas anteriormente en el rollo podría representar un problema por atraer parasitoides. Además, a esto se debe agregar que las hojas arrolladas por las larvas presentan menor concentración de sustancias tóxicas, una menor dureza y una mayor concentración de nitrógeno que podría favorecer un crecimiento más rápido de las larvas (Fukui *et al* 2002). Otro aspecto importante es que la utilización de rollos formados también parece estar determinada por el comportamiento de la hembra adulta, pues fue más frecuente encontrar restos del corion de huevos en la periferia del rollo que en el resto de la hoja.

La alta tasa de supervivencia de los huevos en el laboratorio permitiría la crianza de esta especie en procesos de cuarentena y la posterior liberación a ambientes como Hawai. Sin embargo, en el campo, puede haber interferencia provocada por el ataque de parasitoides a las larvas, lo que podría disminuir el establecimiento de *A. lotanalis*. Reimer y Beardsley (1986) reportaron hasta un 43% de parasitismo sobre las larvas de *A. matutinalis*, que fue introducida en Hawai para controlar *Clidemia hirta* (Melastomataceae). Además en este estudio también se reporta una especie del género *Brachymeria* y otra del género *Meteorus* como parasitoides de *A. matutinalis*, géneros que también se encontraron parasitando a larvas de *A. lotanalis* colectadas del campo. A pesar de que no se tiene certeza de que las especies de parasitoides encontradas en este estudio sean las mismas reportadas en Hawaii, ya que no se pudieron identificar a ese nivel, es muy probable que las especies que reportan Reimer y Beardsley (1986) ataquen a larvas de *A. lotanalis* si esta especie fuese introducida en Hawai, primero porque son especies congéneres y segundo porque estos géneros de parasitoides son muy generalistas en cuanto a su hospedero (Shaw 2006, Delvare 2006). En el caso particular de *Meteorus* muchas de sus especies atacan tanto a larvas lepidópteras exóticas como a larvas que viven semiocultas, como en hojas enrolladas (Shaw 2006). Para contrarrestar este efecto, lo mejor sería utilizar *A. lotanalis* en combinación con otros agentes de control de *M. calvescens*. Cabe mencionar que todos los géneros *Meteorus*, *Bracon* y *Brachymeria*, son cosmopolitas y que incluyen dentro de su dieta varias especies de diferentes familias de Lepidoptera (Shaw 2006, Delvare 2006) y la especie *Leurus caeruliventris* se ha criado de especies de Pyralidae (Gauld 2002).

En el caso particular de *Brachymeria*, este es un género con especies tanto parasitoides de Lepidoptera como hiperparasitoides de larvas de especies de Tachinidae (Delvare 2006). Como en este trabajo se obtuvo también una especie de Tachinidae como parasitoide de *A. lotanalis*, no está claro si *Brachymeria* emergió directamente de larvas de la especie o si mas bien actuó

como hiperparasitoide y tampoco fue posible identificar la especie de *Brachymeria* para poder determinar si era una especie con este comportamiento o si era una especie parasitoide directo de *A. lotanalis*.

Cabe resaltar que a pesar de que los huevos tienen una alta tasa de supervivencia, no ocurre lo mismo cuando se analiza la supervivencia total de la especie hasta el adulto (solamente 19%). En el laboratorio se observó mucha mortalidad de larvas del quinto estadio, principalmente en la caja que fue puesta con agua debajo de la planta. Al parecer cuando éstas se mueven para buscar sitios para pupar, caen en la caja y se ahogan. Sin embargo, algunos autores como Galway y Purcell (2005) reportan bajos porcentajes de supervivencia en otras mariposas criadas en el laboratorio.

Por otra parte, se demostró que especies de plantas de la familia Melastomataceae representan el principal hospedero de *A. lotanalis*, pero también representa el principal hospedero dentro del género *Ategumia* (Janzen y Hallwachs 2005, Reimer y Beardsley 1986, Connat 2002). Además se ha demostrado que esta especie no utiliza especies de plantas de otras familias como hospedero (Badenes-Perez, en prep.).

7. Bibliografía

- Acatitla, C., N. Bautista, J. Vera, J. Romero y H.G. Calyecac. 2004. Ciclo biológico y tasa de supervivencia de *Copitarsia incommoda* Walter (Lepidoptera: Noctuidae) en cinco dietas artificiales. *Agrociencia* 38: 355-363.
- Allen, P. 2007. Demografía, patrón de supervivencia y efectos de tamaño de grupo en larvas gregarias de *Euselasia chrysippe* (Lepidoptera: Riodinidae), un potencial agente de control biológico de *Miconia calvescens* (Melastomataceae) en Hawai. Msc tesis. Escuela de biología. Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica, 51 pp.
- Amsel, H.G. 1956. Microlepidoptera Venezolana. *Bol. Ent. Venezolana* 10: 1-336.
- Baars, J-R. 2003. Geographic range, impact, and parasitism of lepidopteran species associated with the invasive weed *Lantana camara* in South Africa. *Biological Control* 28: 293-301.
- Badenes-Perez, F. R., and M. T. Johnson. 2007a. Ecology, host specificity and impact of *Atomacera petroa* Smith (Hymenoptera: Argidae) on *Miconia calvescens* DC (Melastomataceae). *Biol. Control* 43: 95-101.
- Badenes-Perez, F. R., and M. T. Johnson. 2007b. Ecology and impact of *Allorhogas* sp. (Hymenoptera: Braconidae) and *Apion* sp. (Coleoptera: Curculionoidea) on fruits of *Miconia calvescens* DC (Melastomataceae) in Brazil. *Biol. Control* 43: 317-322.
- Badenes-Perez, F. R., and M. T. Johnson. 2008. Biology, herbivory, and host specificity of *Antiblemma leucocyma* (Lepidoptera: Noctuidae) on *Miconia calvescens* DC. (Melastomataceae) in Brazil. *Biocontrol Science & Technology* 18: 183-192.
- Badenes-Perez, F. R., M. A. Alfaro-Alpizar, A. Castillo-Castillo, and M. T. Johnson. 2008. Biological control of *Miconia calvescens* with a suite of insect herbivores from Costa Rica and Brazil, pp. 129-132. In M. H. Julien, R. Sforza, M. C. Bon, H. C. Evans, P. E. Hatcher, H. L. Hinz and B. G. Rector [eds.], *Proceedings of the XII International Symposium on Biological Control of Weeds*. CAB International, Wallingford, UK., Montpellier, France.
- Burckhardt, D. P. Hanson y L. Madrigal. 2005. *Diclodophlebia lucens* (Hemiptera: Psyllidae) from Costa Rica, a potential control agent of *Miconia calvescens* (Melastomataceae) in Hawai. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 107: 741-749.

- Chacón, M. E.J. 2007. Historia natural de *Anthonomus monostigma* (Coleoptera: Curculionidae) y su potencial como agente de control biológico de *Miconia calvenscens* (Melastomataceae). Msc Tesis. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica, 85 pp
- Cheou, D. y E. Nauta. 1997. Control of *Miconia calvenscens* spread between islands in French Polynesia. Proceedings of the First Regional Conference on Miconia Control. 82 p.
- Clark, B., and S. Faeth. 1997. The consequences of larval aggregation in the butterfly *Chlosyne lacinia*. Ecological Entomology 22: 408-415.
- Conant, P. 2002. Classical biological control of *Clidemia hirta* (Melastomataceae) in Hawaii using multiple strategies. In: Smith, C.W., Denslow, J.S. y Hight, S. (eds) Workshop on biological control of invasive plants in native Hawaiian ecosystems. Technical Report 129. Pacific Cooperative studies Unit, University of Hawaii at Manoa, Honolulu, HI, pp 13-20.
- Costa, T.J. 2006. The other insect societies. The Belknap Press of Harvard University Press. Massachusetts. 767 p
- Csurhes, S.M. 1997. *Miconia calvenscens*, a potentially invasive plant in Australia's tropical and sub-tropical rainforests. Proceedings of the First Regional Conference on Miconia Control: 72-77.
- Delvare, G. 2006. Familia Chalcididae. In: Hanson, P.E. y Gauld, I.D. (eds). Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute. Vol 77: Gainesville, Florida
- Denno, R., and B. Benry. 1997. Aggregation facilitates larval growth in the neotropical nymphalid in the butterfly *Chlosyne janais*. Ecological Entomology 22: 133-141.
- DeVries, P. J. 1987. The Butterflies of Costa Rica and Their Natural History. Volume I: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. Princeton University Press, Princeton, N.J. 327 p
- Druce, H. 1899. Descriptions of some new species of Heterocera from tropical America, Africa and the eastern islands. Ann. Mag. Nat. Hist. (London), (7) 3: 228-236.
- Dyar, H. G. 1890. The number of moults of lepidopterous larvae. Psyche 4: 420-422.
- Ferrer, F. 2001. Biological control of agricultural insect pests in Venezuela; advances, achievements, and future perspectives. Biocontrol News and Information 22: 67-74.

- Figueroa, L. 2003. Dinámica poblacional de *Spoladea recurvalis* (F.) (Lepidoptera: Pyralidae) y sus relaciones tritróficas con variaciones en la densidad poblacional de la peseta, *Trianthema portulacastrum* (L.). Tesis de maestría, Universidad de Puerto Rico, Mayagüez. 98 p.
- Fitzgerald T.D., T Casey y B. Joos. 1988. Daily foraging schedule of field colonies of the eastern tent caterpillar *Malacosoma americanum*. *Oecologia*. 76:574-578
- Fitzgerald, T. 1993. Sociability in caterpillars, pp. 372-403. In N. Stamp and T. Casey [eds.], *Caterpillars, ecological and evolutionary constraints on foraging*. Chapman & Hall, New York.
- Flores, L.R, N. Bautista, J. Valdez, O. Morales y S. Quiñones. 2005. Comparación de dos técnicas de medición de cápsulas cefálicas para separar estadios larvales de *Copitarsia incommoda* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 21:109-113.
- Fukui, A, M. Murakami, K. Konno, M. Nakamura y T. Ohgushi. 2002. A leaf-rolling caterpillar improves leaf quality. *Entomological Science*. 5: 263-266
- Galway, K.E y M.F, Purcell. 2005. Laboratory life history and field observations of *Poliopaschia lithoclora* (Lower) (Lepidoptera: Pyralidae), a potential biological control agent for *Melaleuca quinquinerva* (Myrtaceae). *Aus. J. of Entomol.* 44: 77-82.
- García, E. 2006. Number of larval instars and sex-specific plasticity in the development of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Eur. J. Entomol.* 103: 47–53.
- Gauld, I. 2002 *The Ichneumonidae of Costa Rica*, 4. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 66: 1-768
- Godin, J., P. Maltias y S. Gaudet. 2002. Head capsule width as an instar indicator for larvae of the Cranberry Fruitworm (Lepidoptera: Pyralidae) in Southeastern New Brunswick. *Journal of Economic Entomology*. 95: 1308-1313.
- Hallman, G.J. y G. Sánchez. 1982. Possibilities for biological control of *Antigastra catalaunalis* [Lep.: Pyralidae], a new pest of sesame in the western hemisphere. *Entomophaga* 27:425-431.
- Hampson, G.F. 1913. Descriptions of new genera and species of Pyralidae of the subfamily Piraustinae. *Ann. Mag. Nat. Hist. (London)* 8:321-336.
- Hawaiian Ecosystem Risk Project. 1997. HNIS Report for *Miconia calvescens*. [[http://www.xxxx.org/HNIS Report for Miconia calvescens. pdf](http://www.xxxx.org/HNIS_Report_for_Miconia_calvescens.pdf)]. 8 pp.

- Hernández, F y A. Briceño. 1999. Ciclo de vida del Gusano Esqueletizador *Eulepte gastralis* (GN.) (Lepidoptera: Pyralidae), del Apamate (*Tabebuia rosea* (Bertol.), DC.). Rev. Forest. Venez 43: 43-52
- Hernández, R.A., C. Llanderal, L. E. Castillo, J. Valdez y R. Nieto. 2005. Identificación de instares larvales de *Comadia redtenbacheri* (Hamm) (Lepidoptera: Cossidae). Agrociencia 39: 539-544.
- Hunter, F.A. 2000. Gregariousness and repellent defences in the survival of phytophagous insects. Oikos. 91: 213-224
- Inouye, B.D y D.M., Johnson. 2005. Larval aggregations affects feeding rates in *Chlosyne poecile* (Lepidoptera: Nymphalidae). Florida Entomologist 88: 247-252
- Janzen, D. H. y Hallwachs, W. 2005. Dynamic database for an inventory of the macrocaterpillar fauna, and its food plants and parasitoids, of Area de Conservación Guanacaste (ACG), northwestern Costa Rica (nn-SRNP-nnnnn voucher codes) <<http://janzen.sas.upenn.edu>>.
- McAuslane, H. J. 2005. Lesser Canna Leafroller, *Geshna cannalis* (Quaintance) (Insecta: Lepidoptera: Pyralidae). Entomology and Nematology Department, Florida Cooperative Extension Service, Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida. 1-3 pp
- McEboy, P. y E. M. Coombs. 1999. Biological control of plants invaders: Regional patterns, field experiments, and structured population models. Ecological Applications. 9: 387-401
- Medeiros, A.C., L. L. Loope, P. Conant y S. McElvaney. 1997a. Status, ecology, and management of the invasive plant *Miconia calvenscens* DC (Melastomataceae) in the Hawaiian Islands. Bishop Museum Occasional Papers. 48: 22-36.
- Medeiros A.C., L.L. Loope, y R.W Hobdy. 1997b. Interagency efforts to combat *Miconia calvenscens* on the island of Maui, Hawaii. Proceedings of the first regional conference on Miconia control: 45-51.
- Meyer, J. -Y. 1997. Epidemiology of the invasion by *Miconia calvenscens* and reasons for spectacular success. Proceedings of the First Regional Conference on Miconia Control: 4-26
- Meyer, J.-Y. and J. Florence. 1996. Tahiti's native flora endangered by the invasion of *Miconia calvenscens* DC (Melastomataceae). Journal of Biogeography. 23: 775-781.

- Muniappan, R. 1989. Biological control of *Lantana camara* L. in Yap Micronesia Pacific Ocean. Proceedings of the Hawaiian Entomological Society. 29: 195-196.
- Munroe, E.G. 1995. Crambidae: Pyraustinae pp. 53-80. *In*: Heppner, J. B., ed., Atlas of Neotropical Lepidoptera Checklist: part 2, Hbbaeioidea-Pyraloidea-Tortricoidea. Association for Tropical Lepidoptera, Gainesville, Florida. pp 243.
- Nakahara, L. M., R. M. Burkhart, and G. Y. Funasaki. 1992. Review and Status of Biological control of *Clidemia* in Hawai'i. pp. 452-465, *In*: C.P. Stone, C. W. Smith and J.T. Tunison (eds.), Alien plant invasions in native ecosystems of Hawai'i: management and research. University of Hawai'i, Department of Botany, Cooperative National Park Resources Studies Unit, Honolulu.
- Nealis, V. 1987. The number of instars in Jack Pine Budworm, *Choristoneura pinus* Free. (Lepidoptera: Tortricidae), and the effect of parasitism on head capsule width and development time. The Canadian Entomologist. 119: 773-777.
- Pemberton, R.W. y H.A. Cordo. 2001. Potential and risks of biological control of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) in North America. Florida Entomologist. 84: 513-526.
- Peterson, A. 1963. Eggs types among moths of the Pyralidae and Phycitidae-Lepidoptera. The Florida Entomologist. 46: 1-14
- Picanço, M. C., R. W. Barreto, E. Gomes, A. A. Semeão, J.F Rosado, S. C. Moreno, E. Cristi de Barros, G. A. Silva and T. Johnson. 2005. Biological control of *Miconia calvescens* by phytophagous arthropods. Technical Report 134. Pacific Cooperative Studies Unit University of Hawaii at Manoa. 30 p.
- Podoler, H. and M. Klein. 1978. Distance between frontal setae: a new tool for determining caterpillar instars. J. Nat. Hist. 12: 341-347.
- Reichert, E. 2007. *Cryptorhynchus melastomae* (Coleoptera: Curculionidae) as a potential biocontrol agent for *Miconia calvescens* (Melastomataceae) in Hawaii. Msc Thesis. Department of Natural Resource Science, McGill University, Montreal, Canada. 66p
- Reimer, N.J y J.W, Beardsley. 1986. Some notes of parasitization of *Blepharomastix ebulealis* (Gunee) (Lepidoptera: Pyralidae) in Oahu forest. Proceedings, Hawaiian Entomological Society. 27: 91-93.

- Rosas, N.M.G, K. Arévalo, B. Pereyra, H. Medrano, L. J Galán, J.F. Pérez y L.H. Morales. 2003. Elaboración de un bioinsecticida contra el gusano barrenador de la caña de azúcar. Ciencia UANL. 6: 491-496.
- Shaw, S.R. 2006. Familia Braconidae. In: Hanson, P.E. y Gauld, I.D. (eds). Memoirs of the American Entomological Institute, Vol 77: Hymenoptera de la Región Neotropical. Gainesville, Florida.
- Solís, M. A. 2007. Phylogenetic studies and modern classification of the Pyraloidea (Lepidoptera). Revista Colombiana de Entomología. 33: 1-9
- Space, J C. y T, Flynn. 2002. Report to the Government of the Cook Islands on Invasive Plant Species of Environmental Concern. U.S.D.A. Forest Service Pacific Southwest Research Station Institute of Pacific Islands Forestry Honolulu, Hawai'i, USA. 146 p.
- Tavares, K. 1997. Big island melastome action committee: *Miconia calvescens* control program overview. Proceedings of the first regional conference on *Miconia* control: 52-64 pp.
- Underwood, D L.A. y A. M. Shapiro. 1999. Evidence for division of labor in the social caterpillar *Eucheira socialis* (Lepidoptera: Piendae). Behav Ecol Sociobiol. 46: 228-236.
- Valerio, C. E. 1998. Anotaciones sobre Historia Natural de Costa Rica. EUNED. San José, Costa Rica. 152 p.
- Zalucki, M. P., A. R. Clarke, and S. B. Malcolm. 2002. Ecology and behavior of first instar larval Lepidoptera. Annu. Rev. Entomol. 47: 361-393.