

**UNIVERSIDAD DE COSTA RICA**

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGÍA



Tesis presentada para optar por el grado de Licenciatura en Biología con énfasis en  
Zoología

**Efecto de las condiciones ambientales y el sexo en la longevidad de diez especies de mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea) en cautiverio en la Reserva Ecológica Leonelo Oviedo**

**Carmen Lorena Rojas-Ugalde**

B36141

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio

2021

## MIEMBROS DEL TRIBUNAL

M.Sc. Luis Ricardo Murillo Hiller.  
Director del trabajo final de graduación.

---

Ph.D. Paul Hanson Snortun.  
Miembro del comité asesor.

---

M.Sc. Eduardo Chacón Madrigal.  
Miembro del comité asesor.

---

M.Sc. Monika Springer,  
Miembro del tribunal.

---

Ph.D. Cindy Fernández García  
Director del tribunal.

---

Carmen Lorena Rojas Ugalde  
Postulante.

---

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, 7 de mayo de 2021.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a la vida, por acercarme al maravilloso mundo de las mariposas hace ya algunos años.

Quiero agradecer a mi mamá y a mi hermana, por su apoyo incondicional.

Quiero agradecer al Laboratorio de Cría de Mariposas de la Universidad de Costa Rica, por abrirme sus puertas y permitirme realizar este hermoso estudio.

A su fundador Ricardo Murillo, por ser mi tutor de tesis y mentor de vida.

A Viky, por su apoyo y acompañamiento en este proceso de aprendizaje.

A Noemi Canet, la primera mujer tica en estudiar mariposas, por su entusiasmo y por inspirarme.

A Paul Hanson y Eduardo Chacón por su apoyo en este proceso largo pero hermoso.

Y finalmente quiero agradecer a todos los que durante este proceso se interesaron por las mariposas; porque conforme aprendían, me hacían amar aún más a estos alados insectos.

## ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE FIGURAS Y CUADROS.....	5
RESUMEN.....	7
PALABRAS CLAVE. ....	7
OBJETIVOS.....	14
Objetivo general .....	14
Objetivos específicos .....	14
HIPÓTESIS Y PREDICCIONES.....	15
MATERIALES Y MÉTODOS .....	16
RESULTADOS .....	22
DISCUSIÓN.....	48
Longevidad por familia y especie .....	48
Longevidad por dieta .....	50
Longevidad por sexo .....	51
Condiciones ambientales.....	52
Longevidad por microhábitat .....	54
Longevidad por estación.....	55
CONCLUSIONES.....	57
BIBLIOGRAFÍA .....	58

## ÍNDICE DE FIGURAS Y CUADROS

Cuadro 1. Especies de mariposas utilizadas en este trabajo y familia a la que pertenecen. ....	12
Cuadro 2.....	13
Figura 1. Fotografía del invernadero utilizado como mariposario en el área abierta, idéntico al colocado en el sotobosque. ....	17
Cuadro 3. Fechas de muestreo para cada una de las especies y número de individuos analizados por especie, sexo, microhábitat y estacionalidad.....	17
Figura 2. Fotografía de un macho (superior) y una hembra (inferior) de <i>Greta morgane</i> identificadas con la fecha de eclosión del adulto; el día está escrito en números naturales y el mes en números romanos .....	18
Cuadro 4. Índices de correlación entre las variables ambientales de temperatura, humedad relativa y luminosidad promedio experimentadas por las mariposas .....	21
Figura 3. Distribución de la longevidad de las mariposas (individuos) de acuerdo a la familia. ....	22
Figura 4. Probabilidad de sobrevivencia en cien días en las diez especies de mariposas estudiadas. ....	23
Figura 5. Probabilidad de sobrevivencia en el tiempo (días) de las diez especies de mariposas estudiadas. ....	24
Cuadro 5. Longevidad media y máxima de las especies según el sexo. En la columna de la derecha se presenta el grupo al que pertenece la especie según comparaciones con pruebas de Nemenyi ( $p < 0.05$ ). ....	25
Cuadro 6. Longevidad promedio ( $\bar{x}$ ) y máxima en días obtenido en este estudio, en el Laboratorio de Cría de Mariposas de la Universidad de Costa Rica (LCM) y comunicación personal de Tomas Fox (2020) para las diez especies de mariposas seleccionadas. Ninguno de estos datos ha sido publicado con anterioridad. Las casillas con el símbolo “-” significa que no hay datos disponibles y el signo “?” significa que no se sabe cuál fue el tamaño de muestra utilizado para obtener el promedio .....	26
Figura 6. Distribución de la longevidad de las mariposas (individuos) de acuerdo a la dieta .....	27
Figura 7. Distribución de la longevidad observada de las mariposas en general según sexo (A), hábitat (B) y estación (C).....	28
Figura 8. Sobrevivencia en días por especie para ambos sexos .....	29
Cuadro 8. Variables promedio incluidas en el modelo, por especie, con su debido estimador, error estándar, valor de Z, probabilidad y significancia (mayor cantidad de asteriscos significa mayor significancia del factor en la longevidad). ....	31
Figura 9. Longevidad en días de <i>Caligo telamonius</i> y la desviación estándar según las variables ambientales. ....	33

Figura 11. Longevidad en días de <i>Greta morgane</i> y la desviación estándar según las variables ambientales. ....	35
Figura 12. Longevidad en días de <i>Siproeta epaphus</i> y la desviación estándar según las variables ambientales. ....	36
Figura 13. Longevidad en días de <i>Eurema xanthochlora</i> y la desviación estándar según las variables ambientales. ....	37
Figura 14. Longevidad en días de <i>Heliconius sara</i> y la desviación estándar según las variables ambientales. ....	38
Figura 15. Longevidad en días de <i>Siproeta stelenes</i> y la desviación estándar según las variables ambientales. ....	39
Figura 16. Longevidad en días de <i>Heraclides thoas</i> y la desviación estándar según las variables ambientales. ....	40
Figura 17. Longevidad en días de <i>Parides erithalion</i> y la desviación estándar según las variables ambientales. ....	41
Figura 18. Longevidad en días de <i>Morpho helenor</i> y la desviación estándar según las variables ambientales. ....	42
Figura 19. Distribución de los valores de temperatura (A, B), humedad relativa (C, D) y luminosidad (E, F) en los dos hábitats utilizados en el experimento y las dos estaciones climáticas muestreadas. ....	44
Figura 20. Supervivencia en días por especie en ambos microhábitats. ....	45
Figura 21. Supervivencia en días por especie separado por estación. ....	46
Cuadro 9. Longevidad máxima de las especies según el microhábitat.....	47

## RESUMEN

Las mariposas son un grupo de insectos relativamente bien estudiado, sin embargo, existe un faltante de información sobre cuál es la longevidad de ellas, y cuáles factores ambientales y ecológicos influyen en la longevidad de las mismas. Para ello, se montaron dos mariposarios, en dos microhábitats diferentes y se midió la longevidad de 259 individuos de diez especies diferentes. Se evaluó la longevidad según la familia a la que pertenecen, especie, dieta y sexo de los individuos. Asimismo, se evaluó, por especie, cómo se correlacionaba la longevidad con las variables ambientales temperatura, humedad relativa y luminosidad.

Las mariposas de la familia Nymphalidae fueron las más longevas. Asimismo, cada especie obtuvo diferentes valores de promedio de longevidad y de longevidad máxima; *Greta morgane*, *Caligo telamonius*, *Siproeta stelenes* y *Morpho helenor* fueron las especies más longevas. Por el contrario, *Eurema xanthochlora* fue la especie que presentó menor longevidad. Las especies de dieta mixta fueron las más longevas. Por el contrario, las mariposas de dieta nectarívora presentaron la menor longevidad. Esto posiblemente por la restringida disponibilidad de nutrientes en las flores en comparación con las frutas. Por el contrario, no hubo diferencia significativa entre la longevidad según el sexo, ni de manera general, ni en ninguna de las especies. Las mariposas presentaron mayor longevidad en el microhábitat de sotobosque, como consecuencia de variables ambientales más estables y menos estresantes. Asimismo, presentaron mayor longevidad en la estación lluviosa, como consecuencia de mayor disponibilidad de alimento y mayor humedad. La temperatura, humedad relativa y luminosidad estuvieron correlacionadas entre ellas. Sin embargo, la temperatura fue la que afectó en mayor medida la longevidad de *Eurema xanthochlora* y *Morpho helenor*. La humedad relativa afectó a *Parides erithalion*, *Heliconius sara*, *Siproeta epaphus* y *Siproeta stelenes*. La luminosidad fue la que tuvo una incidencia más clara en la longevidad de *Caligo telamonius*, *Catonephele mexicana*, *Greta morgane* y *Heraclides thoas*.

Existen pocos datos de longevidad en cautiverio para estas especies, con exigüidad en el monitoreo de las condiciones ambientales. Asimismo, entre estas especies, solamente existe un dato de longevidad en la naturaleza.

**PALABRAS CLAVE:** temperatura, humedad relativa, luminosidad, microhábitat, estación.

## INTRODUCCIÓN

En comparación a otros insectos, las mariposas son un grupo relativamente bien estudiado debido a su fácil metodología de muestreo (DeVries 1987), su taxonomía bien conocida (DeVries 1987), son vistosas y carismáticas (Carter 1992, Bonebrake et al. 2010), facilitan el rol en la educación ambiental (Costantino 2005, Boppré & Vane-Wright 2012), tienen valor comercial (Costantino 2005, Gómez 2010, Boppré & Vane-Wright 2012, Peña-Bermúdez & Rodríguez-Aguilar 2015); y pueden ser utilizadas como indicadores de calidad ambiental (Bonebrake et al. 2010, da Rocha et al. 2010). Se estima que la diversidad de lepidópteros en Costa Rica es de entre 12.000 y 14.000 especies (Chacón & Montero 2007); de éstas, alrededor de 1.550 especies corresponden a mariposas (Montero 2007; Murillo-Hiller en prep.).

El uso de mariposas para exhibiciones se extiende a nivel mundial como un medio clave en la educación ambiental y también como una fuente importante de desarrollo económico rural, tanto en Costa Rica como a nivel internacional (Clark & Landford 1991, Brinckerhoff 1999, Sánchez 2004, Constantino 2005, Montero 2007, Vásquez & Zárate 2017). Solo unas 70 especies de mariposas costarricenses son comercializadas, exhibidas localmente o exportadas a exhibiciones internacionales de mariposas; la mayoría de ellas pertenecientes a la superfamilia Papilionoidea (Cascante, com. per. 2020, Murillo-Hiller 2020). Con base a estas ventas, en el 2019 el ingreso a Costa Rica por la exportación de mariposas fue de \$ 3.161.830, el más alto registrado para este país (PROCOMER 2020) siendo la mayoría de estas mariposas exportadas a América del Norte y Europa.

La observación y estudio de las mariposas en la naturaleza es una práctica necesaria para comprender algunos de los procesos ecológicos en los que participan; sin embargo, no siempre es factible lograrlo debido a limitaciones económicas, logísticas o de seguridad. Una alternativa para realizar estas observaciones, son los mariposarios ya que son sitios construidos y acondicionados específicamente para la crianza de estos insectos, así como para la exhibición y educación. Las personas que manejan estos sitios requieren datos básicos, como las plantas hospederas de cada especie, los cuidados requeridos durante

todas sus etapas, la longevidad de los adultos y los requerimientos alimentarios; todo ello en condiciones controladas, para lograr un manejo seguro y una adecuada operación comercialmente competitiva. Todos estos datos permiten al personal administrar adecuadamente sus mariposarios; por ejemplo, podrían preferir las especies con la mayor longevidad, lo que resulta en una menor inversión en nuevos individuos.

La longevidad de las mariposas es bastante variable, ya que pueden vivir desde dos días hasta diez meses, excluyendo la diapausa en fase adulta (Beck & Fiedler 2009). La misma se ve afectada por su morfología (Beck & Fiedler 2009, Tufto et al. 2012), taxonomía (Beck & Fiedler 2009) y sexo (Crane 1955, Nieminen et al. 2001, Wiklund, Gotthard & Nylin 2003, Karl & Fischer 2009, Janowitz & Fischer 2010) Así mismo, la longevidad también se ve afectada por condiciones ambientales como la altitud (Karl y Fischer 2009), la latitud (Cook, Frank & Brower 1971, Turner 1971), la temperatura durante su estadio larval (Karl y Fischer 2009) y la del ambiente donde se desarrolla el adulto (Karlsson y Van Dick 2005; Beaulieu et al. 2015). Por otro lado, las relaciones inter e intraespecíficas juegan un papel importante en la vida de las mariposas adultas; por ejemplo, la reproducción (Svard & Wiklund 1988), la endogamia (Saccheri et al. 1998, Oosterhout et al. 2000), la dieta (Beck & Fiedler 2009, Karl & Fischer 2009, Cahenzli & Erhardt 2012, Gillespie & Wratten 2013), y la dispersión (Tufto et al. 2012). Pero, principalmente, la longevidad se ve afectada por efectos interactivos entre todas estas variables (Karl & Fischer 2009).

Se ha determinado que la diversidad de plantas en un sitio juega un papel fundamental en la presencia y longevidad de ciertas especies de mariposas (Tobar et al. 2010); como en los trópicos, donde hay mayor diversidad en ambientes boscosos, con respecto a pastizales; y que a su vez, los bosques tienen mayor humedad y menor luminosidad y temperatura, aunque no se ha determinado cómo estas condiciones afectan la longevidad de los adultos (Tobar et al. 2010).

Los estudios sobre la longevidad de las mariposas se han realizado de dos formas diferentes: en la naturaleza, siguiendo el método de marca-liberación-recaptura (MRR) (Cook, Frank & Brower 1971, Lederhouse 1983, Tufto et al. 2012) o en cautiverio. En

cautiverio hay dos modalidades para el muestreo: un mariposario, usualmente de varios metros cúbicos de tamaño, con plantas nectaríferas y hospederas sembradas (Constantino 2005, Montero 2007, Silva et al. 2013, Vásquez & Zárate 2017) o bajo condiciones de laboratorio, que consiste generalmente en un recipiente de vidrio o plástico no mayor de 0.8 metros x 0.8 m x 0.8 m (0.51 m<sup>3</sup>) (Crane 1955, Karlsson & Van Dick 2005, Karl & Fischer 2009, Beaulieu et al. 2015). En algunos casos, se ha comparado la longevidad entre la naturaleza y las condiciones de cautiverio (Turner 1971, Srygley & Penz 1999, Nieminen et al. 2001, Joron & Brakefield 2003, Beck & Fiedler 2009, Gillespie & Wratten 2013) aunque no para las especies utilizadas en este estudio.

Cada uno de estos métodos de muestreo tiene implicaciones negativas en la medición de la longevidad, por ejemplo, en el método MRR, la migración no se logra diferenciar numéricamente de la muerte (Cook, Frank & Brower 1971, Beck & Fiedler 2009), asimismo, en MRR la depredación afecta los resultados sin que se pueda cuantificar (Beck & Fiedler 2009). Por otro lado, en cautiverio, las condiciones ambientales naturales son difíciles de replicar; además, otros factores como el tamaño de la jaula (Joron & Brakefield 2003), la cantidad de individuos, las relaciones interespecíficas y los efectos interactivos de las variables (Joron & Brakefield 2003) afectan los datos de longevidad.

La mayoría de los mariposarios se han creado para exhibición de mariposas, sin dar mucha importancia a la investigación en estos sitios. Hay pocos estudios de longevidad en mariposarios (Sánchez 2004, Constantino 2005, Montero 2007, Woods et al. 2007, Silva et al. 2013, Paniagua & Murillo-Hiller 2015); ya que la mayoría de las investigaciones en condiciones de cautiverio fueron realizadas bajo la modalidad de laboratorio.

De los estudios en mariposarios, algunos incluyen las mariposas seleccionadas en este trabajo (Cuadros 1 y 2). Uno de los más significativos es este de Antioquia, Colombia, en un mariposario de 8 m x 15 m x 3 m con varias especies, entre ellas *Heraclides anchisiades*, *H. androgeus*, *H. thoas nealces*, *Parides childrenae latifasciata*, *P. erithalion erithalion*, *P. eurimedes arrhipus*, *Caligo oileus scamander*, *C. illioneus oberon*, *Heliconius cydno cydno*, *H. erato guarica* y *Siproeta epaphus*; con diez individuos medidos para cada

una de estas especies (Constantino 2005). Otro estudio, de los más recientes, fue realizado por Silva y colaboradores (2013) en Belo Horizonte, Brasil, donde se registró la longevidad, en días, de ocho especies de mariposas en cautiverio: *Anteos menippe*, *Biblis hyperia*, *C. brasiliensis*, *C. illioneus*, *Dryas iulia*, *Hamadryas februa*, *H. erato* y *S. stelenes*.

En Costa Rica, el único estudio que describe la longevidad de las mariposas en cautiverio fue realizado por Montero (2007) en 30 especies, incluyendo *H. rumiko*, *H. thoas nealces*, *P. iphidamas iphidamas*, *C. telamonius memnon*, *H. erato petiverana*, *H. hecale zuleika*, *H. sara fulgidus*, *Morpho helenor marinita*, *S. epaphus epaphus* y *S. stelenes biplagiata*.

Todos los datos analizados en estos estudios tenían un tamaño de muestra pequeño o no registrado; por ejemplo, en el caso de *H. erato* estudiado por Silva y colaboradores (2013) solo se registró datos de un individuo. En el caso de Montero (2007) no menciona si el dato suministrado es el promedio de la especie o la longevidad máxima de un individuo, ni reporta cuántos individuos analizó para obtener esta información. Existen otras investigaciones que mencionan la longevidad en mariposarios de algunas de las especies utilizadas en este estudio (Cuadro 2), aunque no todos tienen la información completa como desviación estándar del promedio o la cantidad de individuos muestreados.

Cada especie puede reaccionar de manera diferente ante las condiciones; esto se debe a que el hábitat natural de las mariposas varía entre dosel y sotobosque, interior, borde de bosque o área abierta, y, con esto, varían las condiciones de temperatura, humedad y luminosidad óptimas. Sin embargo, en ninguno de todos los estudios en mariposarios se analizó, la afectación de condiciones ambientales como temperatura, humedad, intensidad lumínica en la longevidad de las mariposas.

En esta investigación se midió la longevidad de los adultos de diez especies de mariposas en condiciones controladas, para evaluar si existen diferencias significativas entre las especies, tomando en cuenta sexo, dieta, estación del año y condiciones ambientales como microhábitat, temperatura, luminosidad y humedad. Estas variables fueron elegidas porque en la literatura se indican como los factores que más influyen en la

longevidad de las mariposas adultas (Karlsson & Van Dick 2005, Karlsson & Wiklund 2005, Karl & Fischer 2009, Gibbs & Van Dick 2010, Beaulieu et al. 2015). Las diez especies analizadas fueron las mencionadas en el Cuadro 1. Estas especies fueron elegidas para representar la mayor heterogeneidad posible: de ambos sexos, de tres familias de mariposas, dieta variable: dieta frugívora, nectarívora y mixta, así como de diferente preferencia de hábitat: área abierta y área boscosa. Asimismo, son especies comunes de encontrar en los mariposarios costarricenses.

Cuadro 1. Especies de mariposas utilizadas en este trabajo y familia a la que pertenecen.

Especie		Familia
<i>Heraclides thoas autocles</i>	(Rothschild & Jordan, 1906)	Papilionidae
<i>Parides erithalion smalli</i>	K. Brown, 1994	Papilionidae
<i>Eurema xanthochlora xanthochlora</i>	(Kollar, 1850)	Pieridae
<i>Caligo telamonius memnon</i>	(C. Felder & R. Felder, 1867)	Nymphalidae
<i>Catonephele mexicana</i>	Jenkins & R. G. Maza, 1985	Nymphalidae
<i>Greta morgane oto</i>	(Hewitson, [1855])	Nymphalidae
<i>Heliconius sara veraepacis</i>	H. Bates, 1864	Nymphalidae
<i>Morpho helenor narcissus</i>	Staudinger, 1887	Nymphalidae
<i>Siproeta epaphus epaphus</i>	(Latreille, [1813])	Nymphalidae
<i>Siproeta stelenes biplagiata</i>	(Fruhstorfer, 1907)	Nymphalidae

Cuadro 2. Longevidad promedio ( $\bar{x}$ ) y máxima en días en mariposarios de las especies incluidas en este estudio según diferentes fuentes bibliográficas. La línea intermitente divide los datos nacionales (izquierda) de los internacionales (derecha); las casillas con el símbolo “-” significa que no hay datos disponibles y el signo “?” significa que no se sabe cuál fue el tamaño de muestra utilizado para obtener el promedio.

	Paniagua & Murillo-Hiller (2015)	Montero (2007)	Máxima Hall (1996)	$\bar{x}$ - Máxima Kelson (2002)	$\bar{x}$ Constantino (2005)	$\bar{x}$ Brewster (2006)	$\bar{x}$ - Máxima Silva et al. (2013)
<i>Heraclides thoas</i>	-	7 (n=?)	-	- 12	25 (n=10)	18.2 ± 9.4 (n=9)	- -
<i>Parides erithalion</i>	-	-	-	- -	32 (n=10)	-	- -
<i>Eurema xanthochlora</i>	-	-	-	- -	-	-	- -
<i>Caligo telamonius</i>	-	26 (n=?)	-	19.5 (n=?) 109	-	-	- -
<i>Catonephele mexicana</i>	-	-	-	- -	-	17.5 ± 6.4 (n=14)	- -
<i>Greta morgane</i>	-	-	70 (n=?)	- 8	-	-	- -
<i>Heliconius sara</i>	-	39 (n=?)	-	- 56	-	-	- -
<i>Morpho helenor</i>	70	18 (n=?)	-	16 (n=?) 35	-	15.9 ± 2.6 (n=56)	- -
<i>Siproeta epaphus</i>	-	11 (n=?)	-	- 21	42 (n=10)	12.8 ± 5.3 (n=24)	- -
<i>Siproeta stelenes</i>	-	40 (n=?)	-	12 (n=?) 52	-	15.9 ± 8.3 (n=5)	17.8 ± 9.1 (n=31) 51

## OBJETIVOS

### **Objetivo general**

- Evaluar la longevidad de diez especies de mariposas bajo condiciones de cautiverio en la Reserva Ecológica Leonelo Oviedo.

### **Objetivos específicos**

-Registrar la longevidad promedio de diez especies de mariposas en condiciones de cautiverio.

-Comparar la longevidad de diez especies de mariposas en cautiverio según el sexo.

-Determinar el efecto de diferentes medidas de temperatura, luminosidad y humedad relativa sobre la longevidad de adultos de diez especies de mariposas en condiciones de cautiverio.

## HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

-Cada especie de mariposa tiene un promedio y punto máximo de longevidad diferente.

-La longevidad de los individuos presenta variación según el sexo (Crane 1955, Nieminen et al. 2001, Wiklund, Gotthard & Nylin 2003, Karl & Fischer 2009) en la medida en que la ecología varía entre sexos; se espera que sea mayor en las hembras (Karl & Fischer 2009, Nieminen et al. 2001).

-Las condiciones ambientales como temperatura, humedad relativa y luminosidad son diferentes entre el sitio área abierta y sotobosque, y de acuerdo a la estación; se espera que la temperatura y luminosidad sea mayor en área abierta y en estación seca y la humedad relativa sea mayor en sotobosque y estación lluviosa.

-Las mariposas presentan diferente longevidad dependiendo de la estación del año y el microhábitat, alcanzando mayor longevidad en estación lluviosa y en el mariposario en el microhábitat de sotobosque.

-Cada especie de mariposa responde de manera diferente a las condiciones ambientales; sin embargo, se espera que las mariposas tengan menor longevidad en el lugar con mayor temperatura y luminosidad (Joron & Brakefield 2003, Karlsson & Van Dick 2005, Karlsson & Wiklund 2005, Silva et al 2013); y se espera que la longevidad disminuya con menos humedad (Silva et al. 2013).

## MATERIALES Y MÉTODOS

El experimento se realizó en la Reserva Ecológica Leonelo Oviedo de la Universidad de Costa Rica, en San Pedro de Montes de Oca en las coordenadas geográficas: 09°56'02" Lat. N. / 84°03'16" Lon. O. La Reserva Leonelo Oviedo se encuentra dentro de la zona de vida del Bosque Húmedo Premontano (BP-H) (Holdridge 1976), con cinco meses de estación seca, entre diciembre y abril (Herrera & Gómez 1993); la temperatura mínima y máxima promedio anual es de 15 y 25 °C (Murillo-Hiller et al. 2019), con una altitud de 1160 m.s.n.m. (Nishida, Nakamura & Morales 2009). La extensión de la Reserva es de aproximadamente 2 hectáreas (Murillo-Hiller et al. 2019) y se encuentra en regeneración natural desde 1965 (DiStefano et al. 1996).

Se eligieron dos áreas diferentes para ejemplificar dos microhábitats; “sotobosque” que constaba de una zona bajo el dosel de árboles de crecimiento secundario, con una quebrada a 10 metros del sitio y, “área abierta” que era al borde de ese bosque, a unos 150 metros de distancia del otro sitio, en un área con mayor incidencia solar, pocos árboles cercanos y cobertura dominada por plantas pioneras de tamaño menor a 0.5 m. En cada una de las áreas se montó un invernadero portátil de 2 m x 2 m x 2 m, a modo de mariposario (Figura 1), de tela poliéster menor al 10 % sombra en los cuatro lados y serán de 30 % sombra en la parte superior. Los datos fueron medidos entre el 25 de setiembre de 2018 y el 27 de abril de 2020 (cuadro 3).

Se analizaron 259 individuos adultos en total, entre 13 y 42 individuos por especie (Cuadro 3). Las mariposas fueron criadas desde huevo y emergieron en un contenedor acondicionado para esto. Una vez emergidas, sus alas se dejaron secar y cuando los individuos estuvieran listos para volar se les escribió la fecha de eclosión en el área ventral del ala derecha de la mariposa (Figura 2), utilizando una pluma Artline de 0.5 mm, permanente contra agua. Cada mariposa fue liberada en uno de los mariposarios, alternando los individuos entre los sitios. No se tuvo simultáneamente más de tres individuos de la misma especie ni más de diez individuos en total en el mismo mariposario, para así evitar la competencia por alimento y espacio.



Figura 1. Fotografía del invernadero utilizado como mariposario en el área abierta, idéntico al colocado en el sotobosque.

Cuadro 3. Fechas de muestreo para cada una de las especies y número de individuos analizados por especie, sexo, microhábitat y estacionalidad.

	Inicio (d/m/a)	Fin (d/m/a)	Machos	Sotobosque	Lluviosa	Total
						24



Figura 2. Fotografía de un macho (superior) y una hembra (inferior) de *Greta morgane* identificadas con la fecha de eclosión del adulto; el día está escrito en números naturales y el mes en números romanos.

Las mariposas frugívoras (*C. telamonius*, *C. mexicana* y *M. helenor*) fueron alimentadas con dos rodajas de un centímetro de grosor de banano de una semana de maduración, y cada dos días se reemplazaban los trozos por unos frescos. Para aquellas mariposas con hábito nectarívoro (*H. thoas*, *P. erithalion*, *E. xanthochlora* y *H. sara*), había permanentemente cuatro plantas con flores en cada mariposario, de una o más de las siguientes especies: *Lantana urticifolia*, *Pentas lanceolata*, *Asclepias curassavica*, *Stachytarpheta mutabilis* y *Ageratum conyzoides*. Para cada especie se registró la dieta, de

acuerdo a la fuente de alimentación observada en los individuos. Las mariposas que se alimentaron tanto de néctar floral como del banano se clasificaron como de dieta mixta (*G. morgane*, *S. epaphus* y *S. stelenes*). Asimismo, se introdujo una planta hospedera de cada mariposa en cada mariposario.

La longevidad de la fase adulta, se cuantificó por la diferencia entre la fecha en que eclosionó el imago y el día en que murió. Para cada individuo se registró: fecha de eclosión, sexo, microhábitat y, posteriormente, fecha de muerte. Para determinar la fecha de muerte de cada individuo, se siguió la metodología descrita en Robson, Brewster y Otis (2009); donde las mariposas de los dos mariposarios eran registradas, por observación o captura según la visibilidad del marcaje, una vez diaria, tres a cuatro veces por semana. Se descartaron los datos de las mariposas que murieron el mismo día que fueron liberadas, ya que su muerte se debió a factores externos a los analizados. Se recogieron las alas de los individuos muertos para así llevar mejor el control, además se registraron los casos donde hubo depredación. Los valores extremos de longevidad se mantuvieron para todos los análisis y gráficos ya que fueron datos reales que muestran cuál es la longevidad máxima que puede alcanzar cada especie.

Se excluyeron del análisis aquellas mariposas con apariencia física anormal en la especie, como, por ejemplo, alas mal estiradas, tamaño muy pequeño con respecto al común, incapacidad para volar. Lo anterior para evitar que estos factores influyeran en la longevidad de las mariposas analizadas.

Para comparar ambos mariposarios, se tomaron datos de luminosidad, humedad relativa (HR) y temperatura; tres días a la semana a tres horas diferentes cada día: 9 a. m., 12 m. d. y 2 p. m. Las mediciones se realizaron sosteniendo el equipo en el centro de cada mariposario, a un metro del nivel del suelo y permitiendo cinco minutos para que las mediciones se estabilizaran antes de tomar las medidas. Se midió luminosidad (hlx), humedad relativa (%) y temperatura (°C). La luminosidad se registró con un medidor de luminosidad digital, modelo Mastech MS6612. La HR y la temperatura se midieron con un termohigrómetro para interiores y exteriores Extech modelo 445713, con el sensor exterior.

Todas estas condiciones ambientales fueron medidas durante los 19 meses que duró el muestreo.

Se comparó la longevidad de las mariposas en general (sin tomar en cuenta la especie) según familia, sexo, microhábitat y estación usando pruebas de U de Mann-Whitney o Kruskal-Wallis. Se comparó la longevidad entre especies con una prueba de Kruskal-Wallis. Se realizó una prueba de *post-hoc* de Nemenyi para realizar la comparación de la longevidad entre las especies. Para cada especie se comparó la supervivencia según las variables categóricas dieta, sexo, microhábitat y estación usando modelos de curvas de supervivencia de Kaplan-Meier. Para esta prueba se utilizó la función "survfit" del paquete "survival" dentro del programa R (R Core Team 2020). Para cada variable que se puso a prueba y cada especie de mariposa se hicieron gráficos describiendo los datos y los efectos. Para realizar los gráficos se usó el paquete ggplot2 para R. Se comparó las variables ambientales de luminosidad, temperatura y HR entre los dos mariposarios ubicados en diferente microhábitat utilizando pruebas de t de student. Se realizó una prueba de chi-cuadrado para comparar la longevidad máxima de los datos obtenidos con los reportados para un ambiente similar.

Para medir el efecto de las variables de ambientales (temperatura, HR y luminosidad) en la longevidad de las mariposas se calculó el promedio y la desviación estándar que experimentó cada mariposa durante su vida de cada una de esas variables. Se utilizaron los promedios y desviaciones estándar de esas variables ambientales en un modelo de regresión lineal generalizado con distribución de Poisson, con la longevidad de cada mariposa como variable respuesta. Sin embargo, para evitar los efectos de colinealidad, primero se calculó una correlación entre los promedios de temperatura, HR y luminosidad que experimentó cada mariposa y una correlación entre las desviaciones estándar de temperatura, HR y luminosidad que experimentó cada mariposa. No se encontró correlación entre las desviaciones estándar de las tres variables, sin embargo, los valores promedio de las tres variables ambientales estuvieron altamente correlacionadas (Cuadro 4), por lo que se decidió incluir solamente una de ellas en el modelo. Para seleccionar cuál de esas variables se utilizaba, se construyeron tres modelos, cada uno

incluyendo las desviaciones estándar de las tres variables ambientales más los promedios de una de las variables a la vez. Cada uno de esos modelos se corrió con la función ("stepwise") para seleccionar el que incluyera los factores que mejor explicaran la longevidad y; finalmente, se seleccionó entre los tres modelos usando el criterio de información de Akaike (AIC).

Cuadro 4. Índices de correlación entre las variables ambientales de temperatura, humedad relativa y luminosidad promedio experimentadas por las mariposas.

	Temperatura promedio	Humedad relativa promedio	Luminosidad promedio
Temperatura promedio	1	-0.75	0.86
Humedad relativa promedio	-0.75	1	-0.72
Luminosidad promedio	0.86	-0.72	1

## RESULTADOS

Las mariposas de la familia Nymphalidae vivieron  $20.09 \pm 18.75$  días, las de la familia Papilionidae  $8.09 \pm 5.90$  días y las de la familia Pieridae  $6.76 \pm 4.76$  días. Hubo diferencias significativas entre familias (KW = 50.954, g.l. = 2,  $p < 0.001$ , Figura 3).

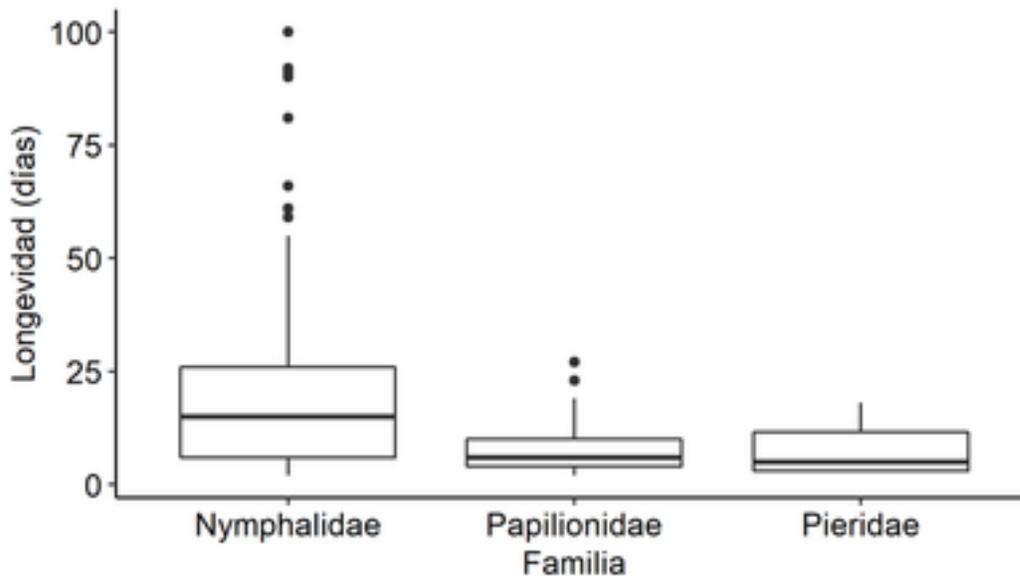


Figura 3. Distribución de la longevidad de las mariposas (individuos) de acuerdo a la familia.

La longevidad fue significativamente diferente entre las especies (KW = 64.082, g.l. = 9,  $p < 0.001$ ; Figura 4 y 5; Cuadro 5). Se formaron tres grupos de acuerdo a la longevidad de las mariposas según comparaciones *pos-hoc* de Nemenyi (Cuadro 5); en un grupo se encuentra *E. xanthochlora* que sería una especie de longevidad corta, en otro grupo está *C. telamonius*, *G. morgane*, *M. helenor* y *S. stelenes* que serían las especies más longevas de este estudio y el tercer grupo contiene al resto de especies con longevidades intermedias que no difieren estadísticamente de ninguno de los otros dos grupos. La longevidad máxima se observó en *G. morgane* con 100 días y *E. xanthochlora* fue la que presentó la longevidad más corta, con un máximo de 18 días (Cuadro 5).

En el cuadro 2 se presentó la longevidad registrada en otras investigaciones, para las especies utilizadas en este trabajo. Solamente para seis de las especies existen datos previos publicados para Costa Rica; y únicamente existen otras cinco fuentes para comparar a nivel

internacional. Todos los datos del Cuadro 2 fueron registrados en mariposarios; ya que para *G. morgane* es la única especie entre las analizadas de la que existe un dato de cuánto vive en la naturaleza, alcanzando un promedio de 11.33 días y un máximo de 25 días. Dicho dato fue obtenido como información adicional en un estudio de MRR en Costa Rica (Zumbado-Cambronero 2020).

Los datos del Laboratorio de Cría de Mariposas de la Universidad de Costa Rica (LCM) (Cuadro 6) son los que más se acercan a los obtenidos en este experimento (Cuadro 7), esto se debe a que es el mismo sitio en donde se realizó esta investigación, aunque en diferentes fechas.

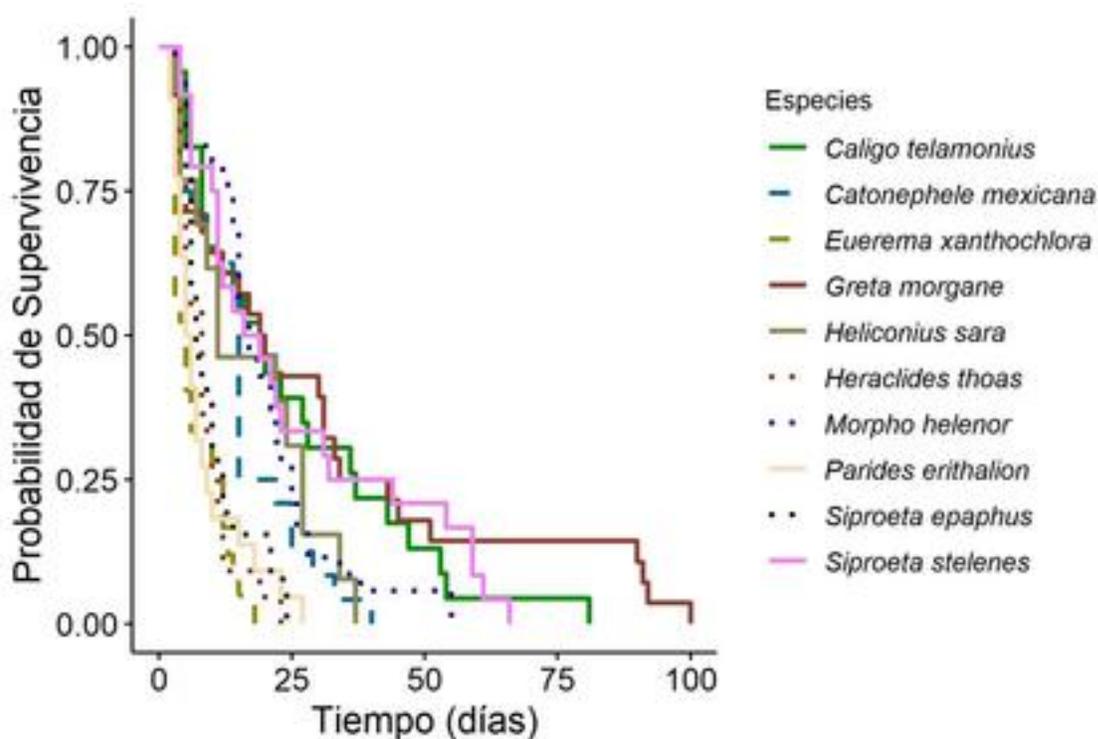


Figura 4. Probabilidad de supervivencia en cien días en las diez especies de mariposas estudiadas.

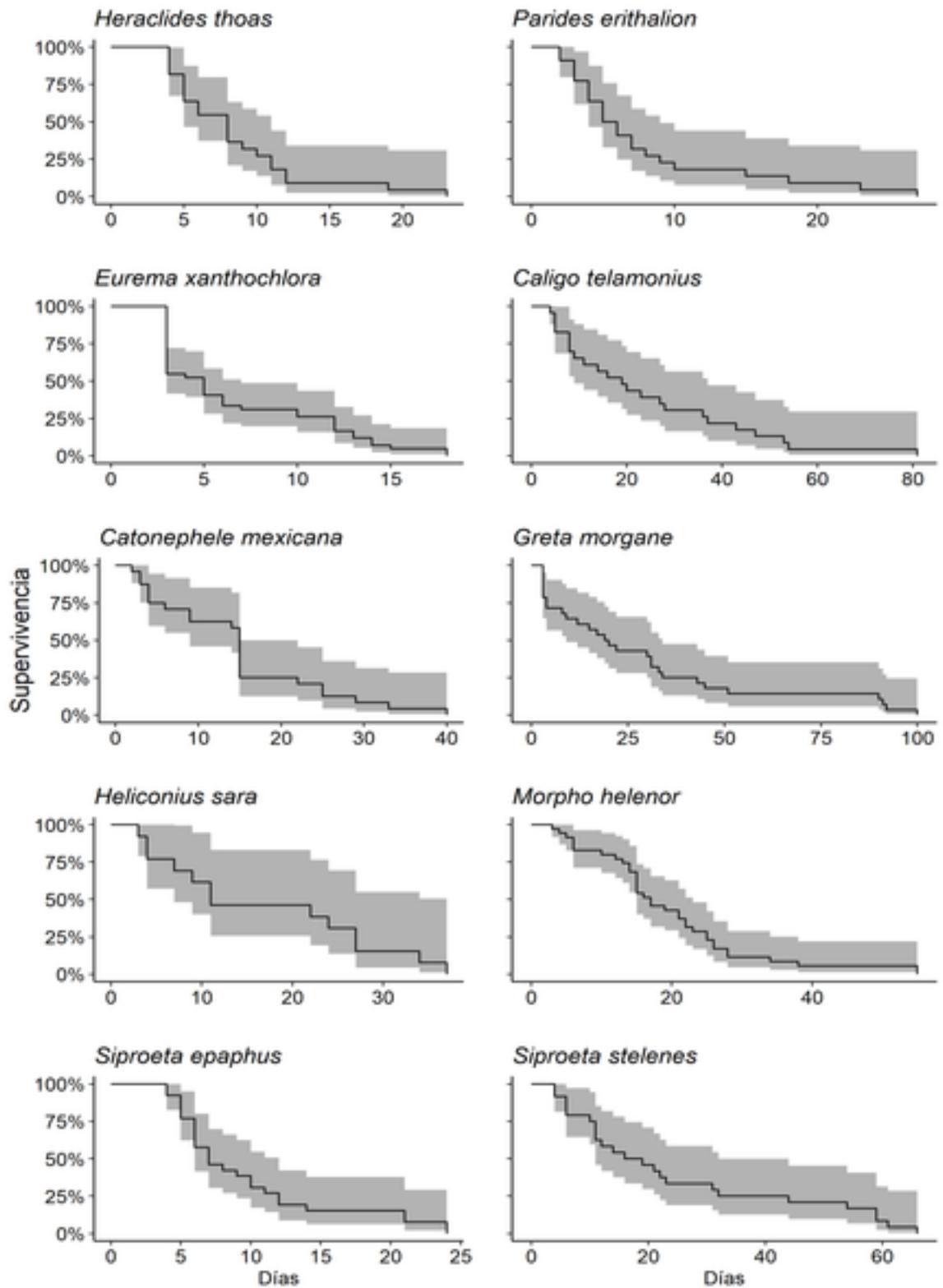


Figura 5. Probabilidad de supervivencia en el tiempo (días) de las diez especies de mariposas estudiadas.

Cuadro 5. Longevidad media y máxima de las especies según el sexo. En la columna de la derecha se presenta el grupo al que pertenece la especie según comparaciones con pruebas de Nemenyi ( $p < 0.05$ ).

Especie	Longevidad máxima (días)				Grupo
	Machos		Hembras		
	Mediana	Max.	Mediana	Max.	
<i>Heraclides thoas</i>	6	19	8	23	ab
<i>Parides erithalion</i>	6	10	5	27	ab
<i>Eurema xanthochlora</i>	5	18	3.5	18	a
<i>Caligo telamonius</i>	27	81	15	53	b
<i>Catonephele mexicana</i>	15	40	15	29	ab
<i>Greta morgane</i>	25	100	8	91	b
<i>Heliconius sara</i>	10	37	22	34	ab
<i>Morpho helenor</i>	21	55	16.5	38	b
<i>Siproeta epaphus</i>	7	24	9.5	14	ab
<i>Siproeta stelenes</i>	19	66	16	61	b

Cuadro 6. Longevidad promedio ( $\bar{x}$ ) y máxima en días obtenido en este estudio, en el Laboratorio de Cría de Mariposas de la Universidad de Costa Rica (LCM) y comunicación personal de Tomas Fox (2020) para las diez especies de mariposas seleccionadas. Ninguno de estos datos ha sido publicado con anterioridad. Las casillas con el símbolo “-” significa que no hay datos disponibles y el signo “?” significa que no se sabe cuál fue el tamaño de muestra utilizado para obtener el promedio y “n.p.” significa que esos datos no han sido publicados.

<b>Especie</b>	$\bar{x}$ Rojas (2021)	Máxima Rojas (2021)	$\bar{x}$ LCM (n.p.)	Máxima LCM (n.p.)	Máxima Fox (com. per., 2020)
<i>Heracles thoas</i>	8.5 ± 4.9	23	18.0 ± 4.9 (n=3)	24	-
<i>Parides erithalion</i>	8.8 ± 6.8	27	-	42	52
<i>Eurema xanthochlora</i>	6.8 ± 4.8	18	-	-	-
<i>Caligo telamonius</i>	24.4 ± 20.3	81	33.5 ± 18.8 (n=17)	87	-
<i>Catonephele mexicana</i>	14.7 ± 10.1	40	-	-	-
<i>Greta morgane</i>	29.3 ± 30.2	100	-	-	-
<i>Heliconius sara</i>	16.9 ± 12.0	37	-	-	-
<i>Morpho helenor</i>	19.6 ± 12.2	55	28.3 ± 15.8 (n=9)	58	-
<i>Siproeta epaphus</i>	9.8 ± 6.1	24	-	7	-
<i>Siproeta stelenes</i>	25.1 ± 20.6	66	54.5 ± 0.5 (n=2)	55	-

Cuadro 7. Prueba de Prueba de chi-cuadrado ( $\chi^2$ ) para la comparación de la longevidad máxima de las especies evaluadas en este trabajo con la obtenida en LCM y por Fox (com. per. 2020). Las especies que no aparecen es porque no existen datos para realizar la comparación.

	$\chi^2$	Probabilidad
Rojas (2021) - LCM UCR		
<i>H. thoas</i>	0.02	0.884
<i>P. erithalion</i>	3.26	0.071
<i>C. telamonius</i>	0.21	0.643
<i>M. helenor</i>	0.08	0.778
<i>S. epaphus</i>	9.32	0.002
<i>S. stelenes</i>	1.00	0.317
Rojas (2021) - Fox (2020)		
<i>P. erithalion</i>	7.91	0.005

Las mariposas con dieta frugívora vivieron en promedio  $19.28 \pm 14.78$  días, las de dieta mixta  $21.49 \pm 23.03$  días y las de dieta nectarívora vivieron  $8.68 \pm 7.28$  días. Hubo una diferencia entre ellos (KW = 42.69, g.l. = 2,  $p < 0.001$ , Figura 6).

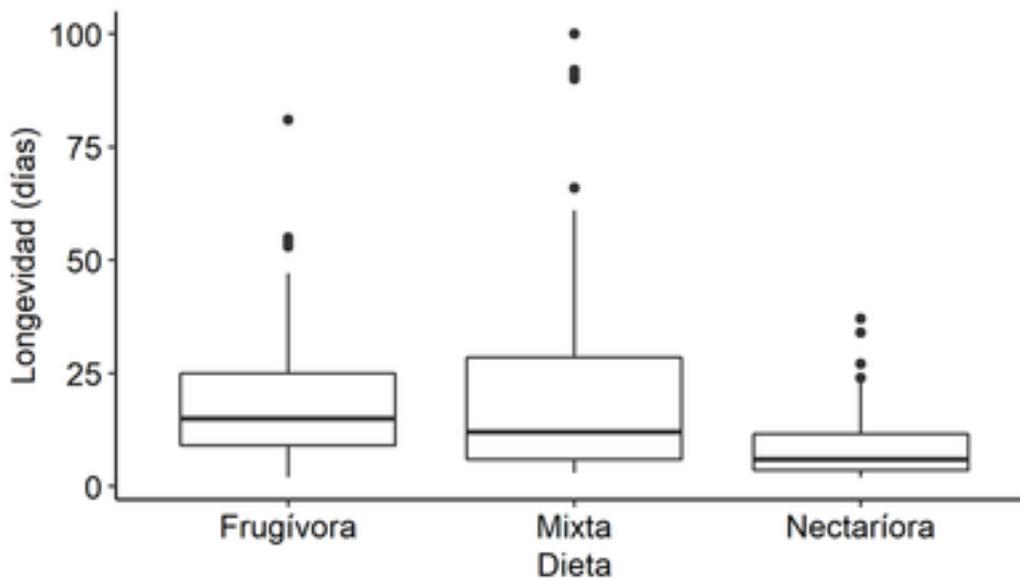


Figura 6. Distribución de la longevidad de las mariposas (individuos) de acuerdo a la dieta.

En general, sin tomar en cuenta la especie, no se observaron diferencias entre sexos ( $W = 7906$ ,  $p = 0.461$ ; Figura 7). Asimismo, en ninguna de las especies se observaron diferencias en la longevidad según el sexo (Figura 8). Sin embargo, en *P. erithalion*, aunque no fue significativo, fueron las hembras quienes presentaron la mayor longevidad individual. Por el contrario, en *C. telamonius*, *M. helenor* y *S. epaphus* los machos presentaron la mayor longevidad individual. En las demás especies, la diferencia no es observable.

En los machos, la longevidad promedio fue de  $16.91 \pm 18.21$  y hubo diferencias entre los machos de las diferentes especies ( $KW = 43.87$ , g.l. = 9,  $p < 0.001$ ), la mayor longevidad en los machos fue en *G. morgane* (Figura 8). En las hembras, la longevidad promedio fue de  $14.94 \pm 14.70$  y hubo diferencias entre las hembras de las diferentes especies ( $KW = 25.87$ , g.l. = 9,  $p < 0.001$ ), la mayor longevidad en las hembras fue en *S. stelenes* (Figura 8).

La longevidad individual más larga se midió en un macho de *G. morgane*, con 100 días de vida adulta. La hembra de la misma especie fue la hembra más larga reportada con 91 días (Cuadro 5). Llamó la atención que en *P. erithalion* el macho más longevo vivió solamente un 37 % de la longevidad máxima registrada por las hembras (Cuadro 5).

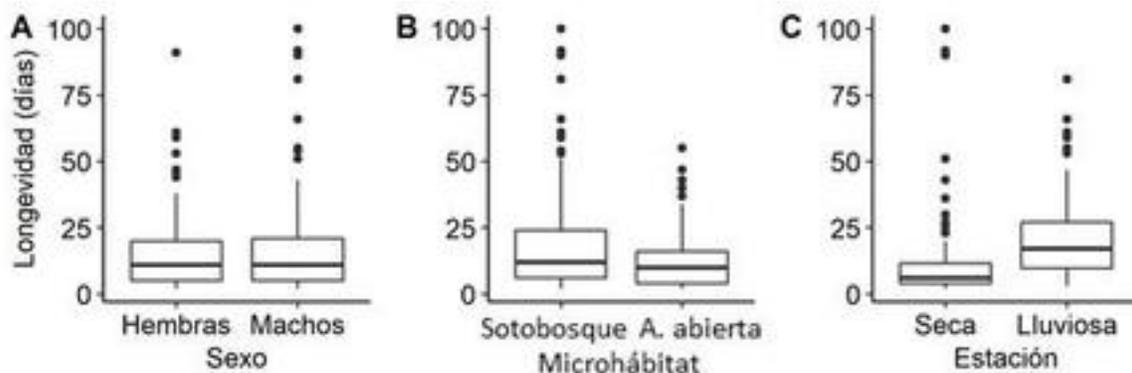


Figura 7. Distribución de la longevidad observada de las mariposas en general según sexo (A), hábitat (B) y estación (C).

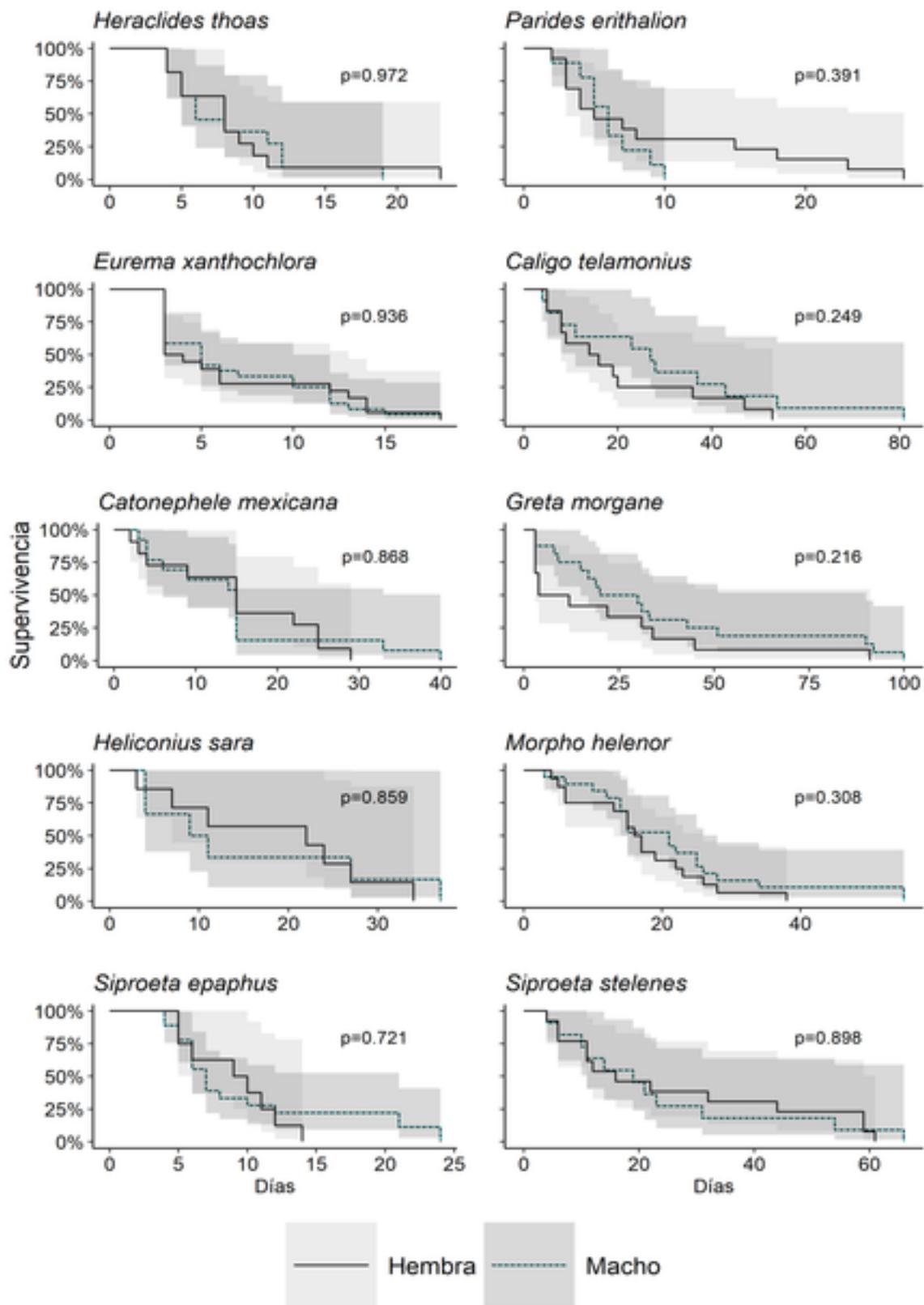


Figura 8. Supervivencia en días por especie para ambos sexos.

La variable ambiental promedio (temperatura, HR o luminosidad) incluida en el modelo siempre tuvo efecto en la longevidad de las mariposas. Sin embargo, únicamente la variable que mejor explica la tendencia en longevidad fue incluida en los modelos, excluyendo del mismo a las otras. Cuando la temperatura promedio fue la que tuvo una incidencia más clara en la longevidad, siempre tuvo un efecto positivo, a mayor temperatura mayor longevidad (Cuadro 8; Figuras 13, 18). Cuando la HR promedio fue la que tuvo una incidencia más clara en la longevidad, varió entre una afectación positiva y negativa (Cuadro 8; Figuras 12, 14, 15, 17). Cuando la luminosidad promedio fue la que tuvo una incidencia más clara en la longevidad, siempre tuvo un efecto negativo en ella; es decir a mayor luminosidad hubo menor longevidad (Cuadro 8; Figuras 9, 10, 11, 16). Es preciso observar el estimador en el cuadro 8, ya que cada gráfico muestra cuales variables tuvieron significancia, pero no específicamente si la correlación fue positiva o negativa.

Hubo una correlación significativa entre la desviación estándar de la temperatura y la longevidad en *C. telamonius*, *C. mexicana*, *G. morgane*, *S. epaphus*, *E. xanthochlora* y *P. erithalion* (Figuras 9, 10, 11, 12, 13 y 17). También hubo una correlación significativa entre la desviación estándar de la HR y la longevidad *C. mexicana*, *E. xanthochlora*, *H. sara*, *S. stelenes* y *M. helenor* (Figuras 10, 13, 14, 15 y 18). Igualmente, hubo una correlación significativa entre la desviación estándar de la luminosidad y longevidad en *G. morgane*, *H. sara*, *S. stelenes*, *H. thoas* y *M. helenor* (Figuras 10, 14, 15, 16 y 18).

Cuadro 8. Variables promedio incluidas en el modelo, por especie, con su debido estimador, error estándar, valor de Z, probabilidad y significancia (mayor cantidad de asteriscos significa mayor significancia del factor en la longevidad).

Especie	Factor	Estimador	Error Est.	Valor Z	Pr(> z )	Significancia
<i>Caligo telamonius</i>						
	Intercepto	3.047	0.198	15.37	<0.001	***
	Luminosidad promedio	-0.009	0.001	-6.34	<0.001	***
	Desv. Est. temperatura	0.178	0.078	2.29	0.022	*
	Desv. Est. HR	0.069	0.02	3.5	<0.001	***
	Desv. Est. luminosidad	0.003	0.002	1.98	0.0482	*
<i>Catonephele mexicana</i>						
	Intercepto	2.757	0.175	15.79	<0.001	***
	Luminosidad promedio	-0.007	0.002	-3.38	<0.001	***
	Desv. Est. temperatura	-0.287	0.11	-2.61	<0.001	**
	Desv. Est. HR	0.086	0.017	5.12	<0.001	***
	Desv. Est. luminosidad	0.005	0.003	1.76	0.0784	.
<i>Siproeta epaphus</i>						
	Intercepto	4.872	0.717	6.79	<0.001	***
	HR promedio	-0.033	0.01	-3.22	0.0013	**
	Desv. Est. temperatura	-0.641	0.145	-4.41	<0.001	***
	Desv. Est. HR	0.135	0.03	4.46	<0.001	***
	Desv. Est. luminosidad	-0.003	0.001	-2.54	0.011	*
<i>Eurema xanthochlora</i>						
	Intercepto	-6.309	3.2	-1.97	0.0487	*
	Temperatura promedio	0.346	0.146	2.36	0.0181	*
	Desv. Est. temperatura	-0.405	0.175	-2.32	0.0204	*
	Desv. Est. HR	0.073	0.016	4.65	<0.001	***
	Desv. Est. luminosidad	0.003	0.002	1.88	0.0596	.
<i>Greta morgane</i>						
	Intercepto	2.571	0.176	14.61	<0.001	***
	Luminosidad promedio	-0.025	0.002	-13.01	<0.001	***
	Desv. Est. temperatura	0.96	0.088	10.86	<0.001	***
	Desv. Est. HR	-0.036	0.018	-1.96	0.05	.
	Desv. Est. luminosidad	0.014	0.002	8.83	<2e-16	***
<i>Morpho helenor</i>						
	Intercepto	-0.369	1.397	-0.26	0.7915	.
	Temperatura promedio	0.173	0.066	2.62	0.0089	**
	Desv. Est. temperatura	-0.161	0.101	-1.6	0.1104	.

	Desv. Est. HR	0.082	0.023	3.57	<0.001	***
	Desv. Est. luminosidad	-0.009	0.002	-4.39	<0.001	***
<i>Parides erithalion</i>						
	Intercepto	-0.896	0.702	-1.28	0.2016	
	HR promedio	0.062	0.013	4.65	<0.001	***
	Desv. Est. temperatura	0.347	0.157	2.21	0.0272	*
	Desv. Est. HR	-0.082	0.043	-1.94	0.0527	.
<i>Heliconius sara</i>						
	Intercepto	6.27	0.867	7.23	<0.001	***
	HR promedio	-0.061	0.012	-5.32	<0.001	***
	Desv. Est. HR	0.215	0.039	5.51	<0.001	***
	Desv. Est. luminosidad	-0.015	0.002	-8.13	<0.001	***
<i>Siproeta stelenes</i>						
	Intercepto	-0.831	0.391	-2.13	0.0333	*
	HR promedio	0.088	0.007	12.51	<0.001	***
	Desv. Est. temperatura	0.161	0.089	1.81	0.0707	.
	Desv. Est. HR	-0.167	0.019	-8.84	<0.001	***
	Desv. Est. luminosidad	0.003	0.001	2.89	0.0038	**
<i>Heraclides thoas</i>						
	Intercepto	2.425	0.127	19.08	<0.001	***
	Luminosidad promedio	-0.009	0.002	-5.04	<0.001	***
	Desv. Est. luminosidad	0.01	0.002	4.37	<0.001	***

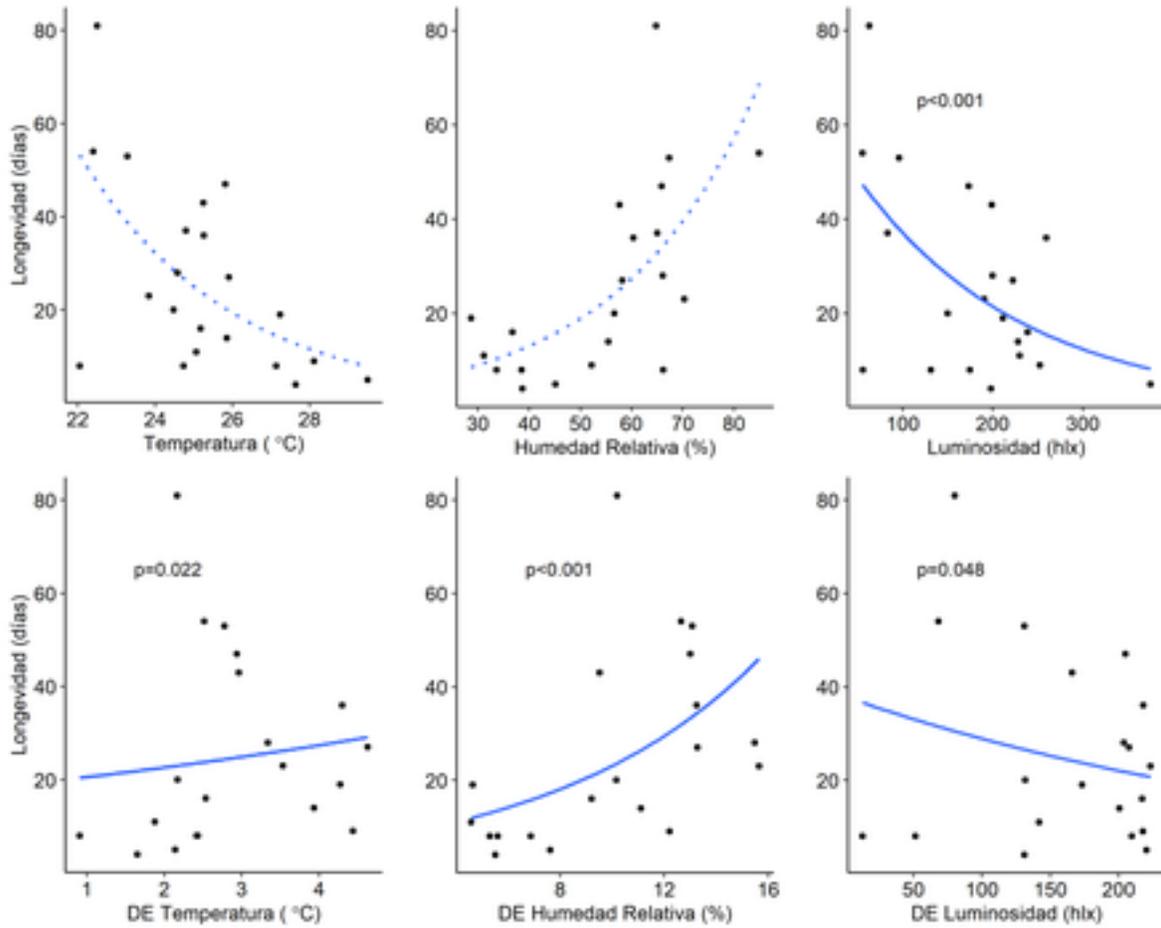


Figura 9. Longevidad en días de *Caligo telamonius* y la desviación estándar según las variables ambientales.

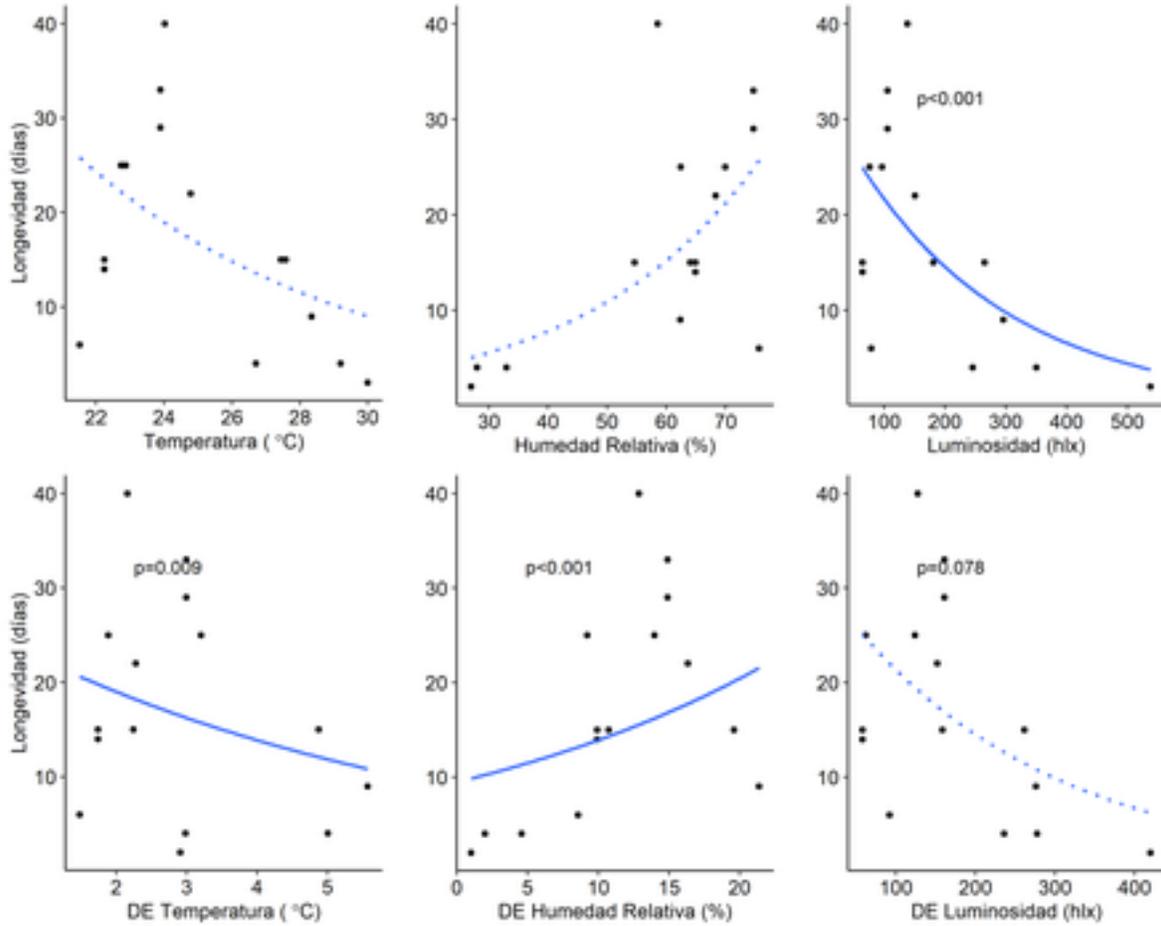


Figura 10. Longevidad en días de *Catonephele mexicana* y la desviación estándar según las variables ambientales.

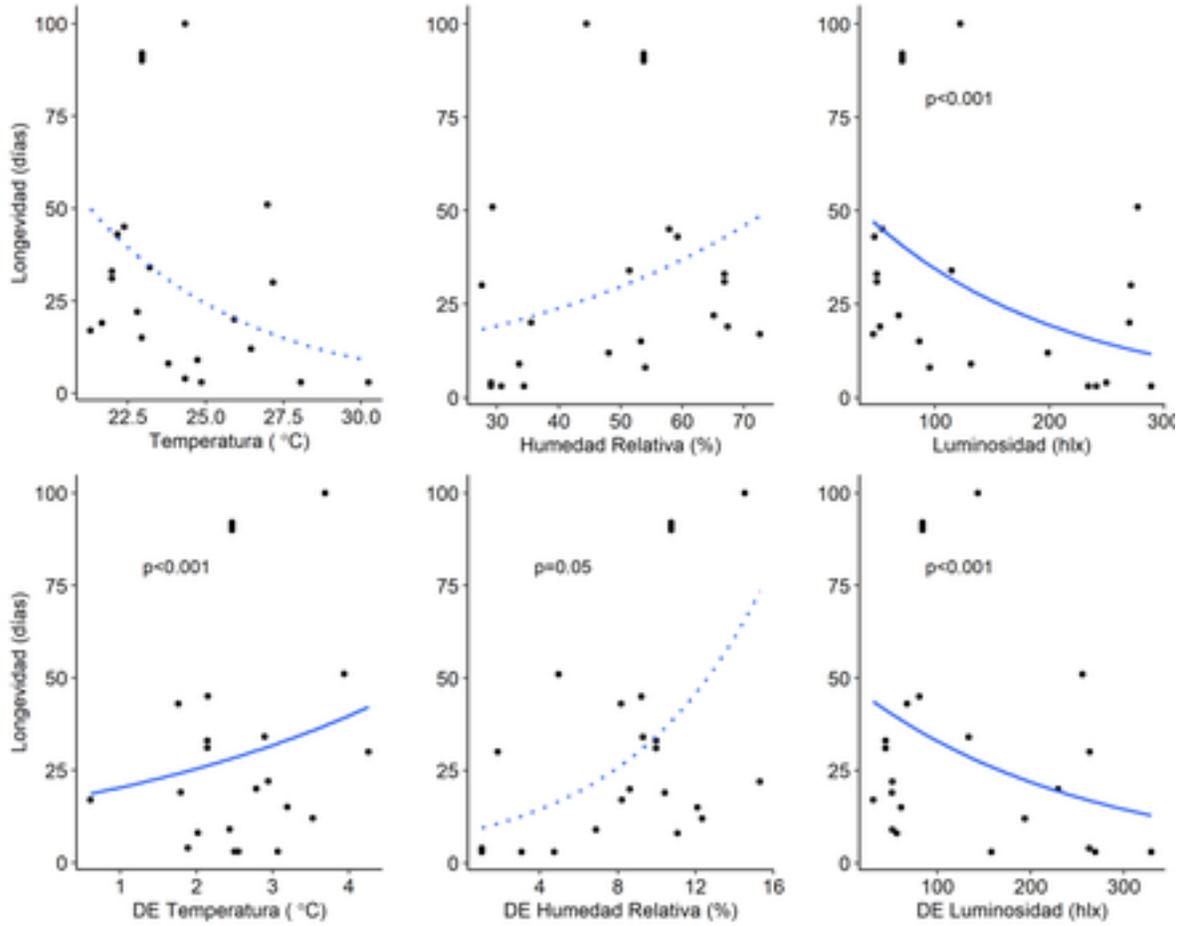


Figura 11. Longevidad en días de *Greta morgane* y la desviación estándar según las variables ambientales.

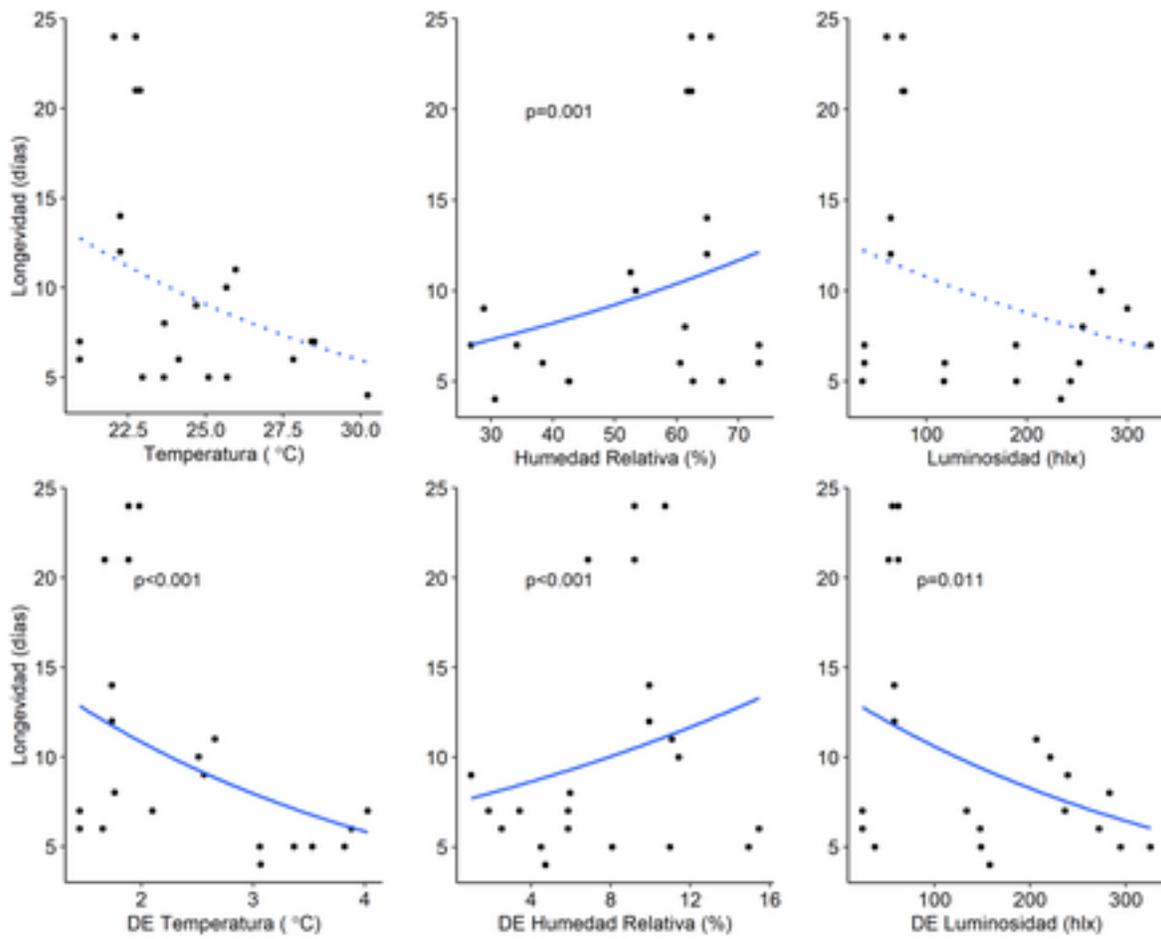


Figura 12. Longevidad en días de *Siproeta epaphus* y la desviación estándar según las variables ambientales.

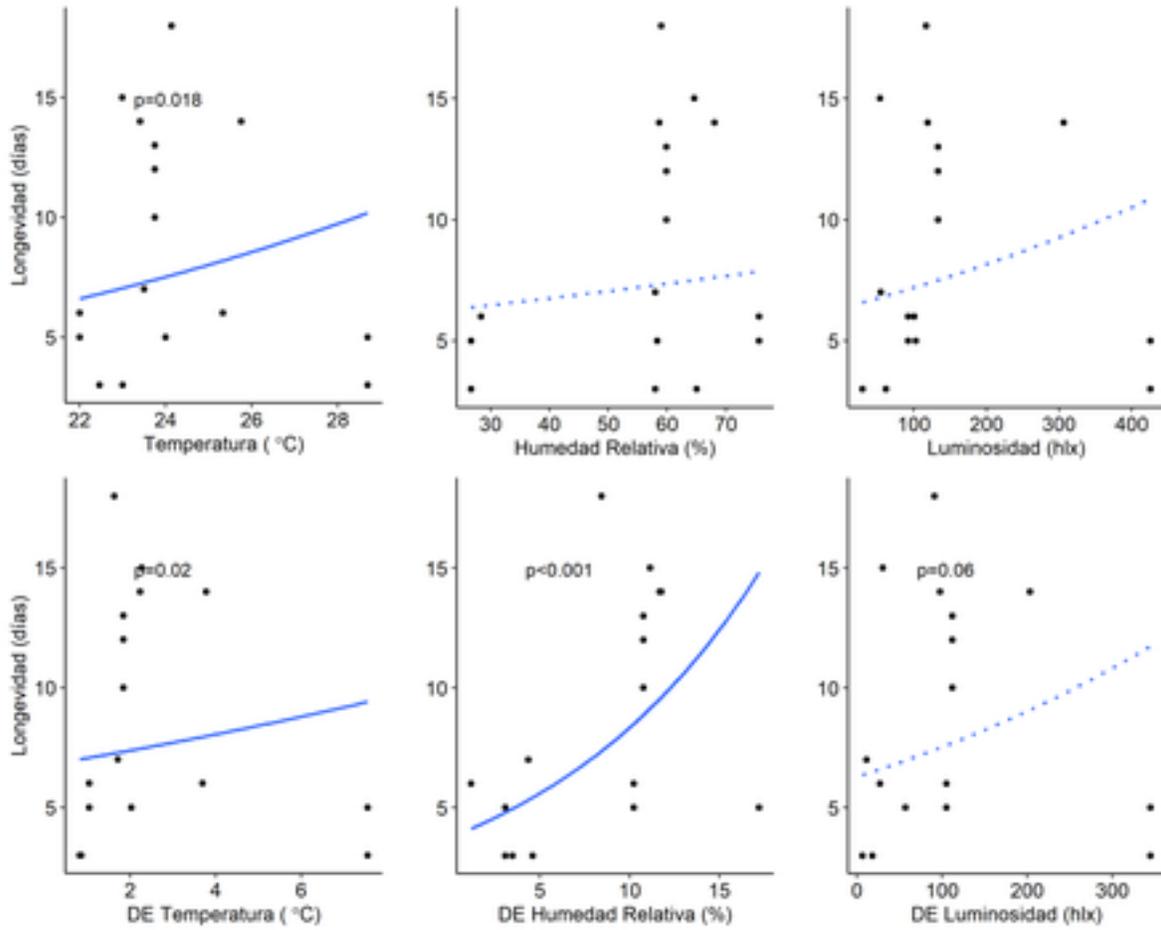


Figura 13. Longevidad en días de *Eurema xanthochlora* y la desviación estándar según las variables ambientales.

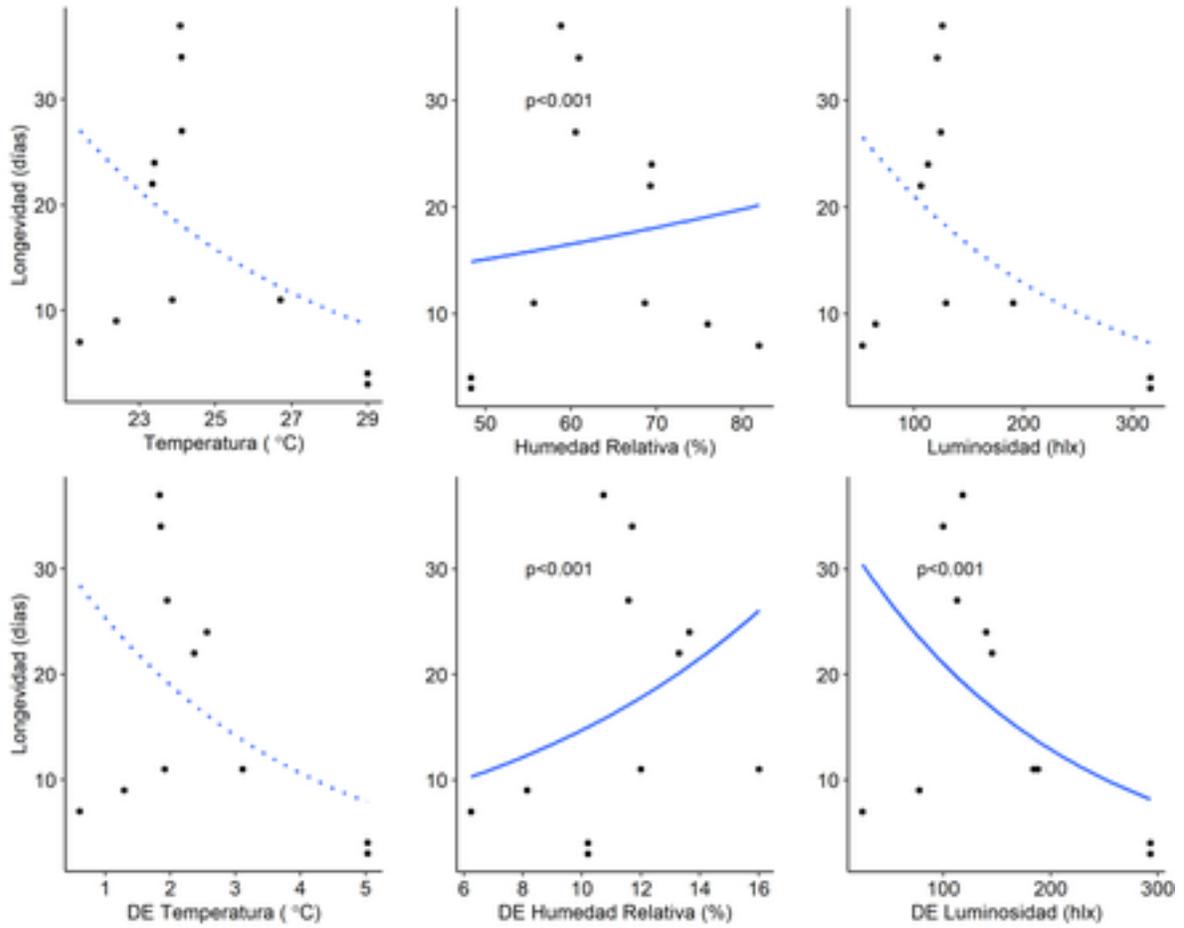


Figura 14. Longevidad en días de *Heliconius sara* y la desviación estándar según las variables ambientales.

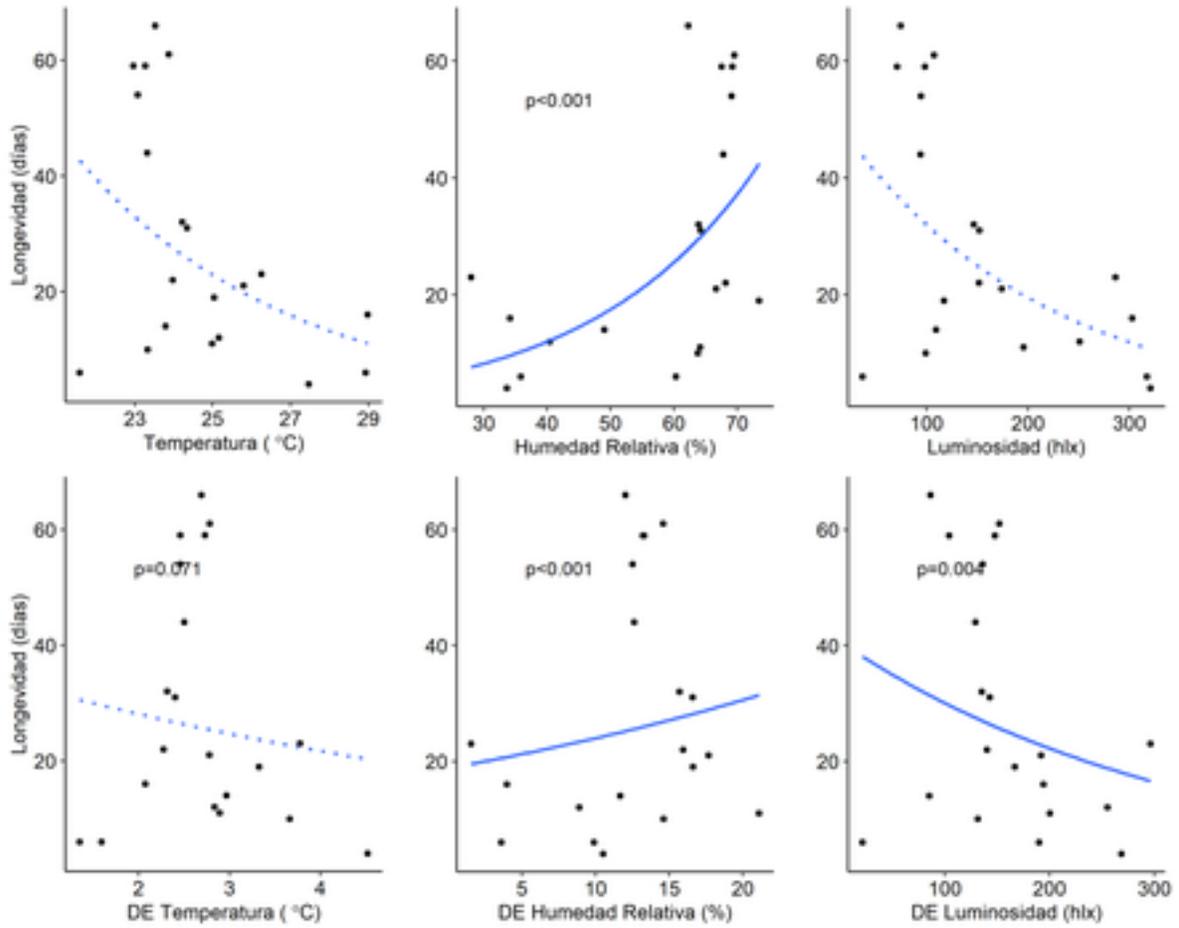


Figura 15. Longevidad en días de *Siproeta stelenes* y la desviación estándar según las variables ambientales.

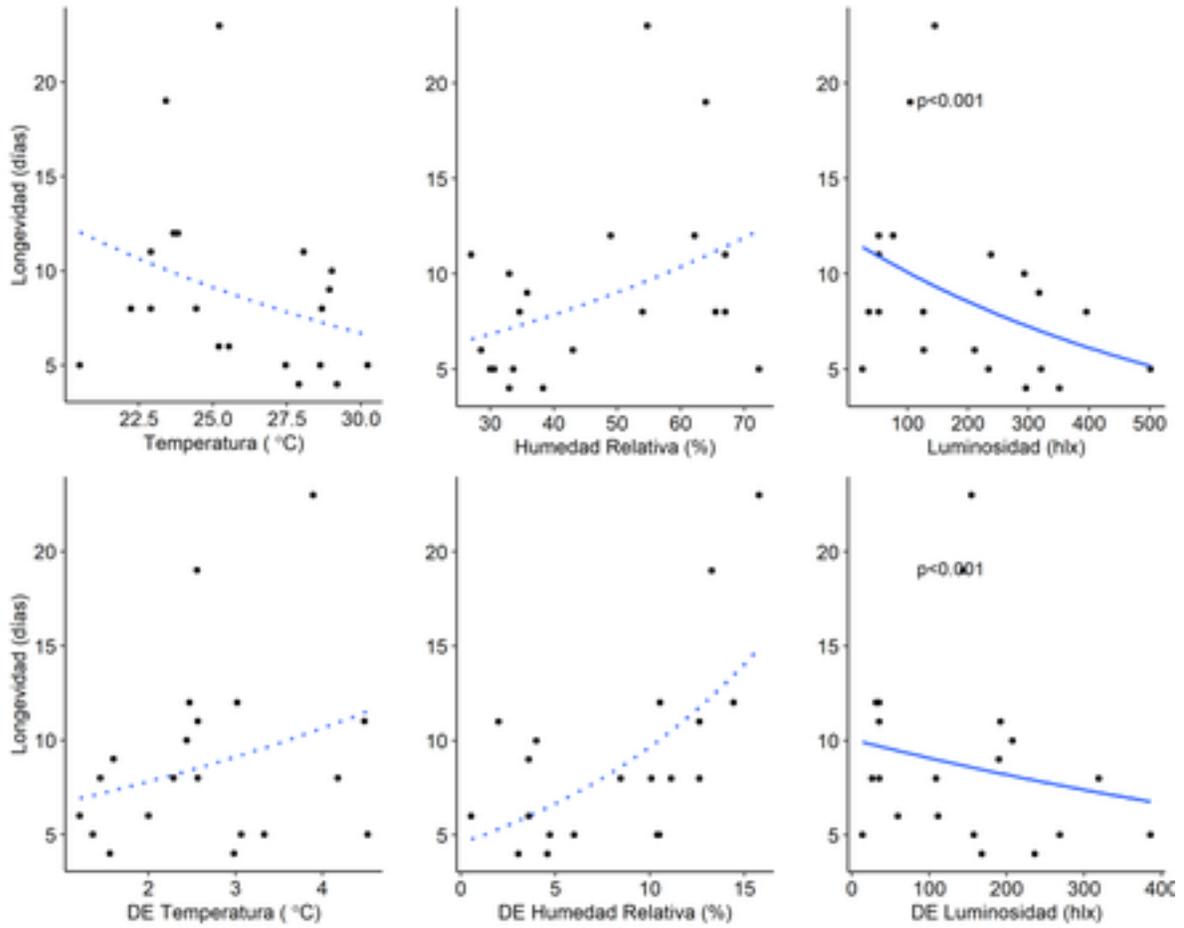


Figura 16. Longevidad en días de *Heraclides thoas* y la desviación estándar según las variables ambientales.

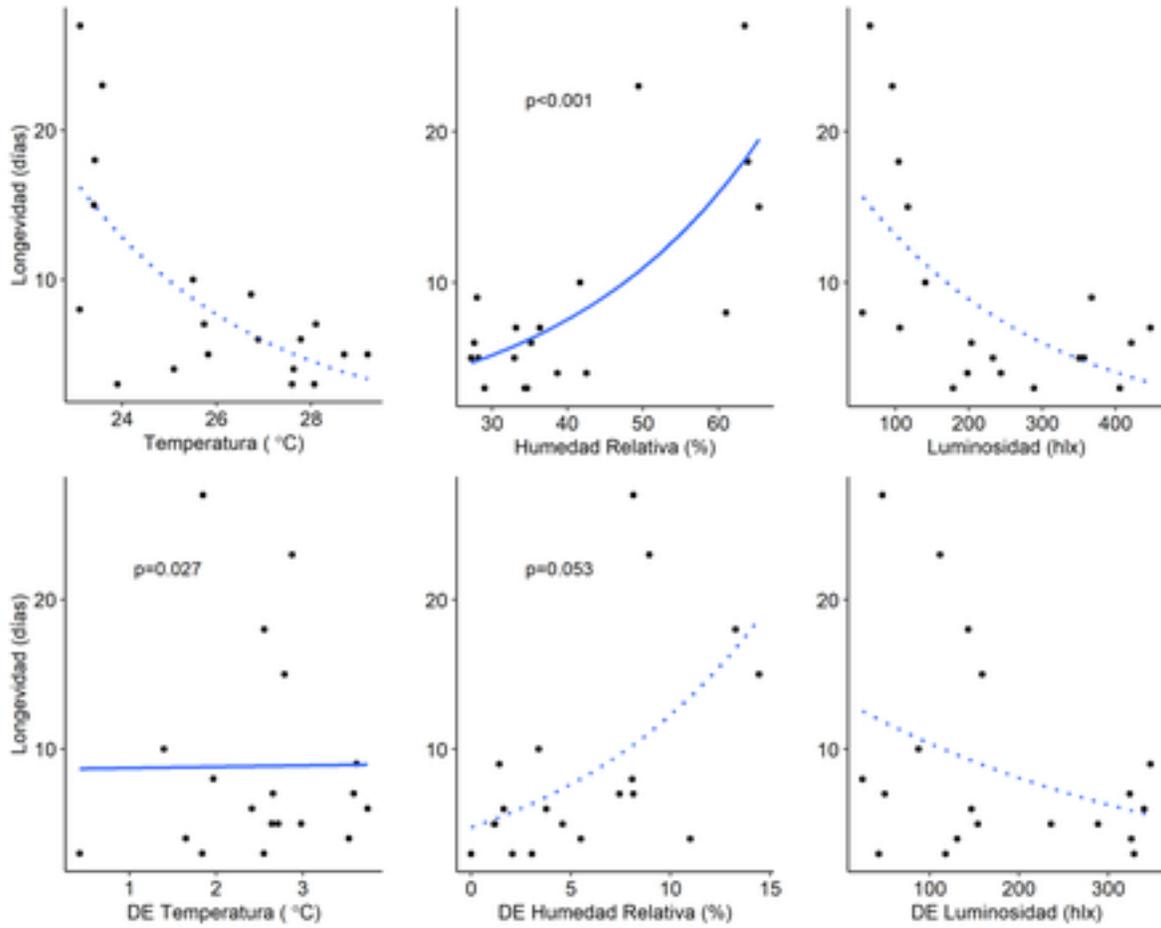


Figura 17. Longevidad en días de *Parides erithalion* y la desviación estándar según las variables ambientales.

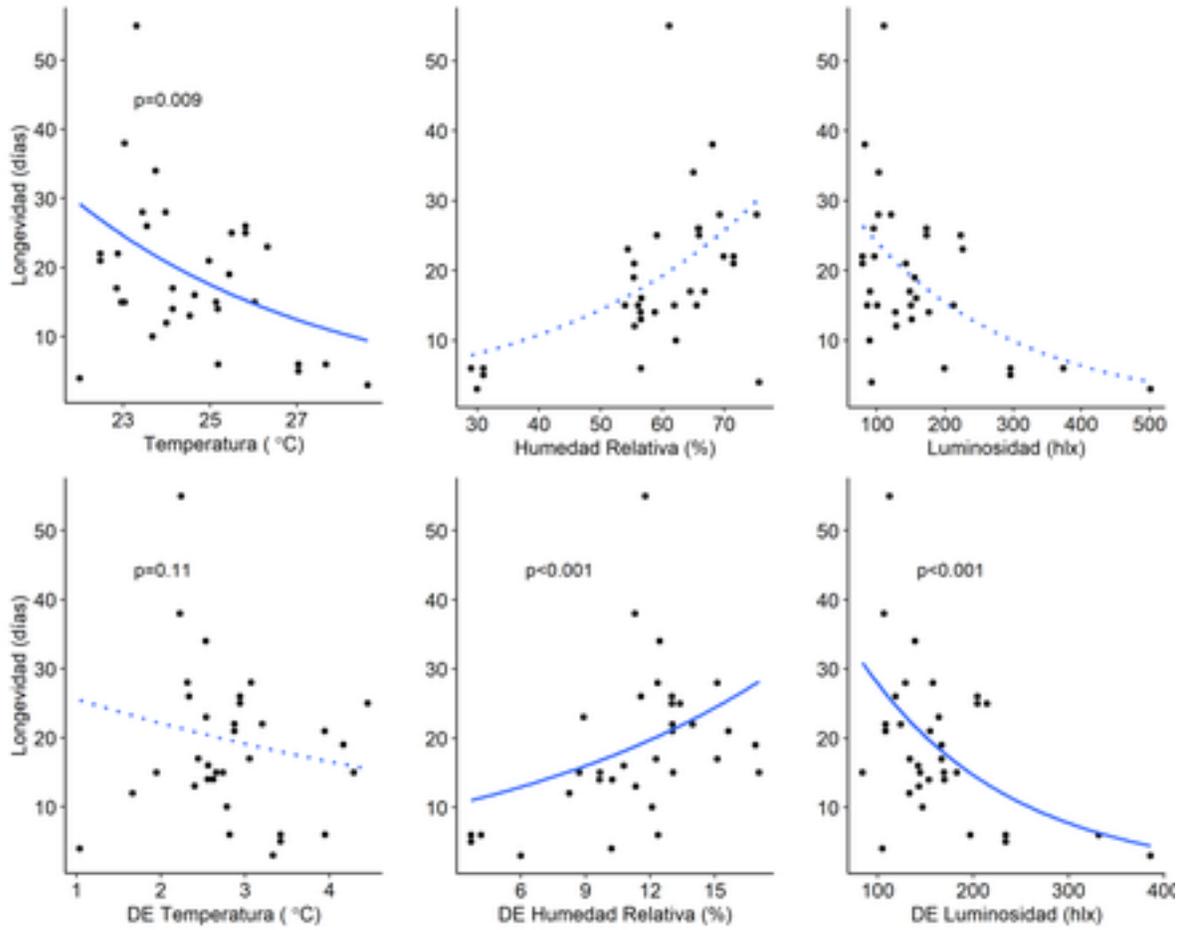


Figura 18. Longevidad en días de *Morpho helenor* y la desviación estándar según las variables ambientales.

Las condiciones ambientales temperatura, HR y luminosidad fueron significativamente diferentes al comparar entre hábitats (área abierta y sotobosque) y estaciones (seca y lluviosa) (Figura 19). El área abierta tuvo mayor temperatura y luminosidad y menor HR en comparación con el sotobosque (Figura 19). Por otra parte, la estación seca tuvo mayor luminosidad y temperatura y menor HR en comparación con la estación lluviosa (Figura 19). Durante todo el tiempo de muestreo, la temperatura ambiental mínima registrada en la Reserva Leonelo Oviedo fue de 18.2 °C el 14 de enero de 2019 y la máxima de 33.8 °C el 29 de marzo de 2019.

Se observaron diferencias según el microhábitat ( $W = 9864$ ,  $p = 0.013$ ); en el sotobosque se observó mayor longevidad que el área abierta (Figura 7). La longevidad promedio fue mayor en el microhábitat de sotobosque para *P. erithalion*, *G. morgane*, *S. epaphus*, *S. stelenes* y *C. telamonius*, sin embargo, solo en las primeras tres especies el resultado fue significativo (Figura 20). Por el contrario, solo en *H. sara* la longevidad fue significativamente mayor en el microhábitat de área abierta (Figura 20).

La longevidad individual más larga medida en área abierta fue de 55 días en *M. helenor* y en sotobosque fue de *G. morgane*, con 100 días (Cuadro 9). En el área abierta *H. thoas*, *E. xanthochlora*, *C. mexicana*, *H. sara* y *M. helenor* tuvieron la mayor longevidad individual (Cuadro 9). Por otro lado, para *P. erithalion*, *C. telamonius*, *G. morgane*, *S. epaphus* y *S. stelenes* tuvieron la longevidad individual más larga en sotobosque (Cuadro 9).

Se observaron diferencias según la estación ( $W = 4251$ ,  $p < 0.001$ ); en la estación lluviosa se observó mayor longevidad que en la estación seca (Figura 7). En *P. erithalion*, *C. telamonius*, *C. mexicana*, *H. sara*, *M. helenor*, *S. epaphus* y *S. stelenes* se observó una variación en la longevidad de acuerdo a la estación, donde los individuos muestreados en estación lluviosa tuvieron una mayor longevidad que en estación seca (Figura 21). En *H. thoas*, *E. xanthochlora* y *G. morgane* no hubo una diferencia significativa entre ambas estaciones (Figura 21). Sin embargo, *G. morgane* fue la única especie en donde la longevidad máxima fue mayor en estación seca que en la lluviosa (Figura 21).

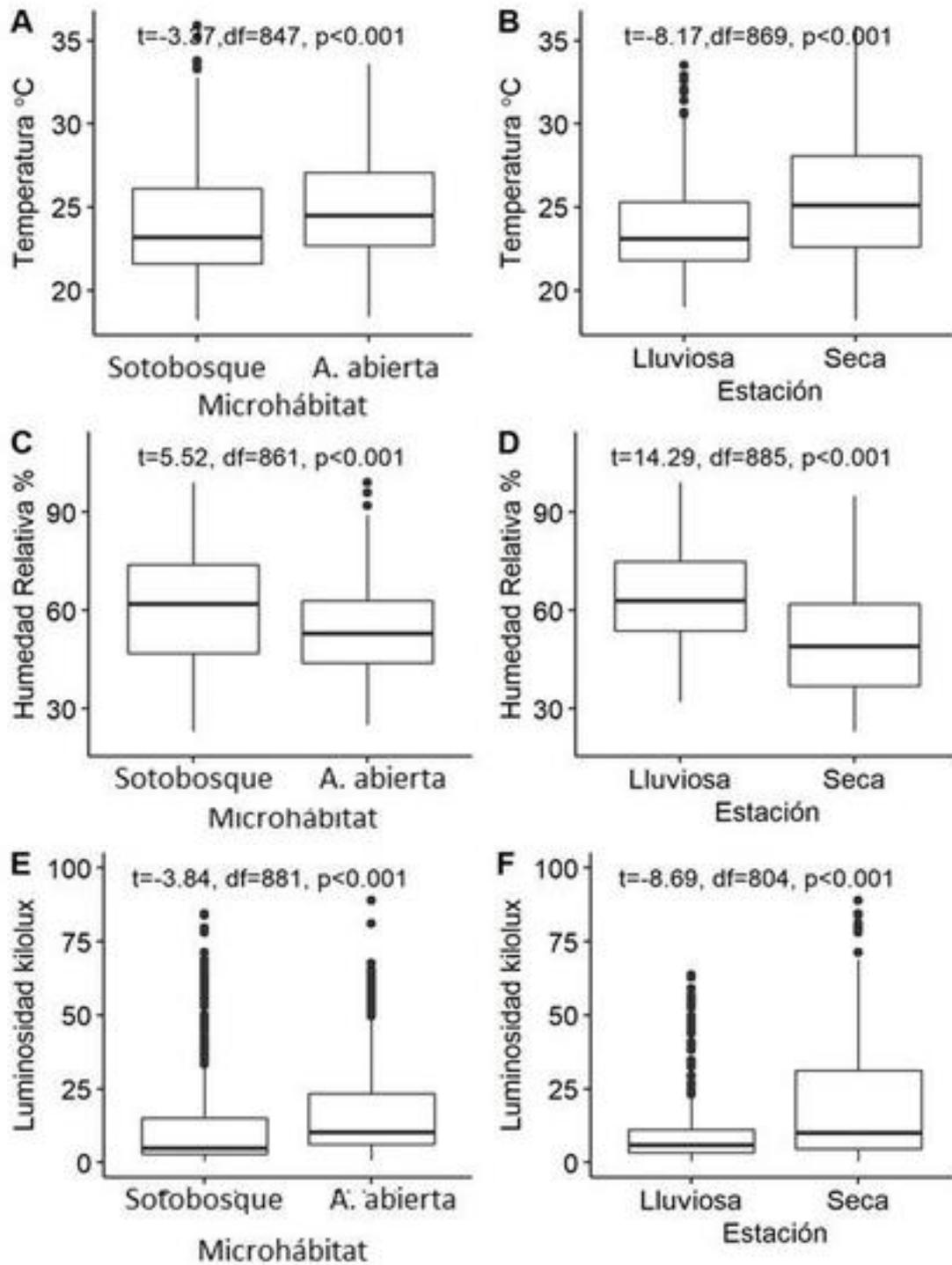


Figura 19. Distribución de los valores de temperatura (A, B), humedad relativa (C, D) y luminosidad (E, F) en los dos hábitats utilizados en el experimento y las dos estaciones climáticas muestreadas.

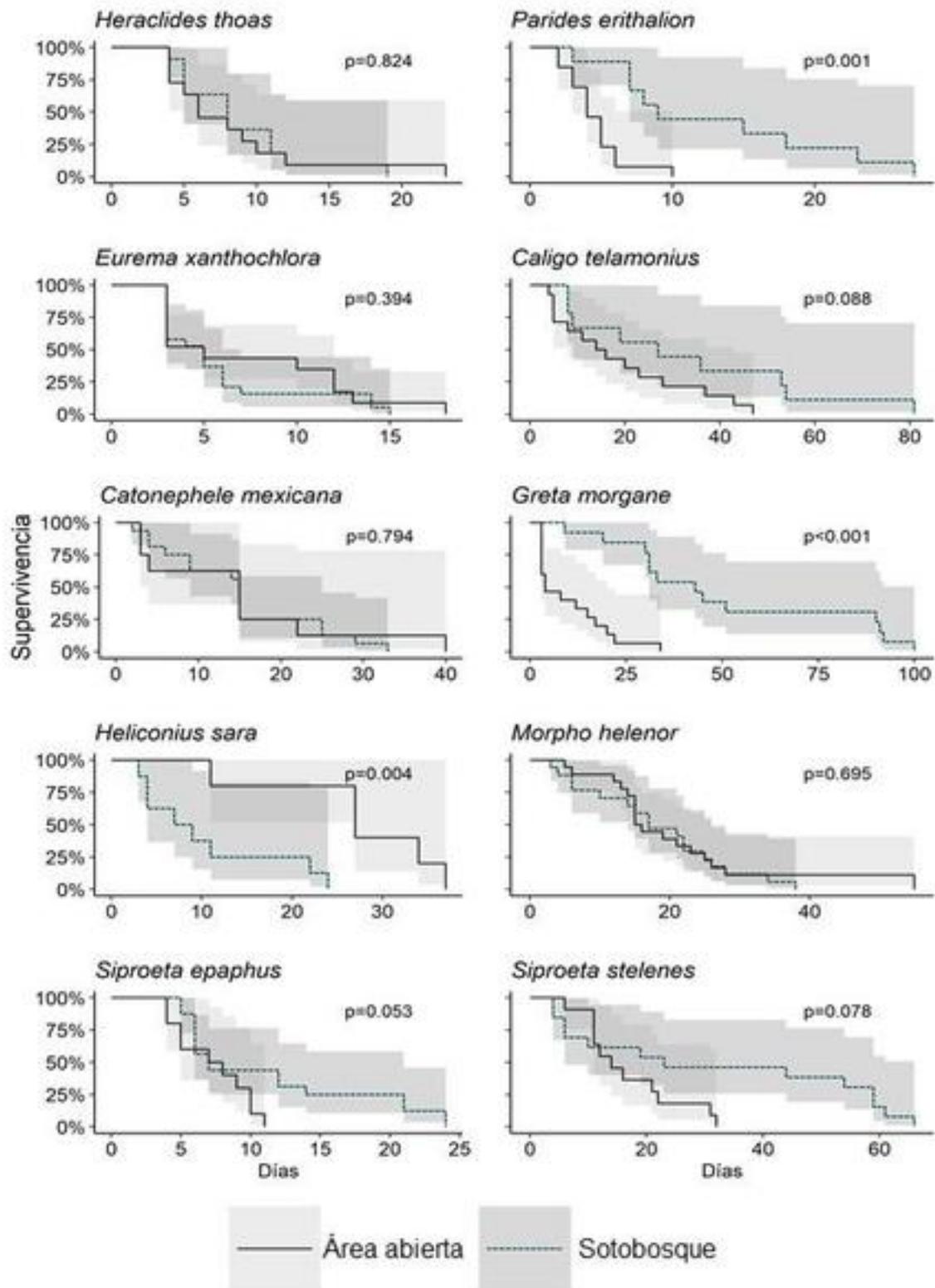


Figura 20. Supervivencia en días por especie en ambos microhábitats.

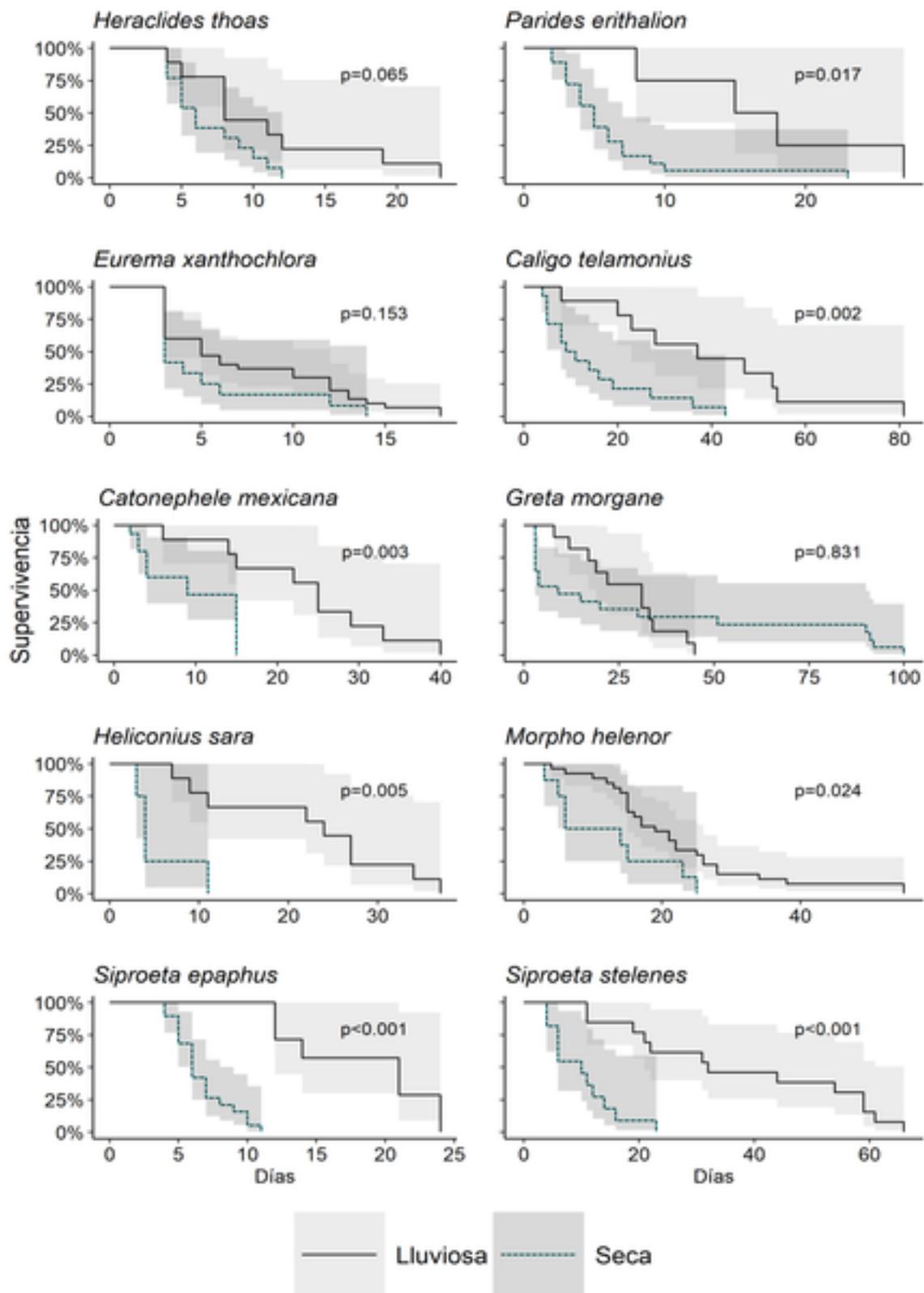


Figura 21. Supervivencia en días por especie separado por estación.

Cuadro 9. Longevidad máxima de las especies según el microhábitat.

Especie	Longevidad máxima (días)	
	Área abierta	Sotobosque
<i>Heraclides thoas</i>	23	19
<i>Parides erithalion</i>	10	27
<i>Eurema xanthochlora</i>	18	15
<i>Caligo telamonius</i>	47	81
<i>Catonephele mexicana</i>	40	33
<i>Greta morgane</i>	34	100
<i>Heliconius sara</i>	37	24
<i>Morpho helenor</i>	55	38
<i>Siproeta epaphus</i>	11	24
<i>Siproeta stelenes</i>	32	66

De los 259 individuos muestreados, se encontraron las alas de 233 especímenes, los otros se dieron por muertos el día que fueron vistos por última vez. Para 24 individuos, 9 % del total, se pudo determinar que la muerte fue por depredación: siete por aves, tres por ortópteros, dos por arácnidos, uno por hemíptero y los otros 11 no se logró identificar el depredador. Del total de las depredaciones, 19 sucedieron en el área abierta mientras que solamente cinco fueron registradas en el sotobosque. Las especies medianas, como *S. epaphus*, *S. stelenes* y *C. mexicana* fueron las más depredadas. Otro 10 % de los individuos escaparon de los mariposarios, por agujeros realizados por mamíferos como ardillas y ratones que entraban en búsqueda de las rodajas de banano. Las mariposas de poca actividad de vuelo durante el día, como *G. morgane* y *C. telamonius* fueron las que menos escaparon.

## DISCUSIÓN

### **Longevidad por familia y especie**

Este estudio analizó tres familias de mariposas diurnas: Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae; hubo diferencias entre la longevidad de ellas (Figura 3), lo cual, concuerda con Beck y Fiedler (2009) quienes mencionan que la longevidad está relacionada a la filogenia. De las tres familias, Nymphalidae fue la más longeva; esto puede deberse a características propias de muchas de las especies de esta familia, por ejemplo, la dieta mixta y frugívora que presentan (Figura 6) les permite tener una mayor longevidad (Beck 2008). Asimismo, en muchas de estas especies se presenta manchas simulando ojos en sus alas, característica que según Beck y Fiedler (2009), se relaciona con una mayor longevidad. Otra razón para su extensa longevidad podría ser que su vuelo, en muchos casos, suele ser pausado, lo que puede evitar un deterioro alar que reduciría el tiempo de vida (Constantino 2005).

Por el contrario, la baja longevidad expresada en Pieridae es, según Beck y Fiedler (2009) se relaciona a su origen filogenético. Asimismo, las mariposas de esta familia, como en el caso de *E. xanthochlora* son comunes en áreas abiertas (De Vries 1987), lo cual hace que, en este ambiente, estén expuestas a mayor deshidratación y puedan ser encontradas fácilmente por depredadores. Además, su dieta estrictamente nectarívora (De Vries 1987) las obliga a depender de la disponibilidad de néctar en las plantas, lo cual puede afectar negativamente su longevidad. La difícil manipulación de estos individuos para su marcaje y muestreo, también pudieron comprometer la supervivencia de estos individuos (Constantino 2005, Beck & Fiedler 2009).

La esperanza de vida también varió entre las diez especies analizadas (Figuras 4 y 5), especialmente porque cada una presenta adaptaciones ecológicas y al medio diferentes (Karlsson & Wiklund 2005, Beck 2008, Beck & Fiedler 2009, Robson, Brewster & Otis 2009). *G. morgane*, fue la especie más longeva; la ausencia de escamas coloridas en sus alas le permiten pasar desapercibida para los depredadores, por lo que no fue depredada en este experimento. Igualmente, su dieta mixta le facilita obtener nutrientes tanto de flores como

de frutas fermentadas y hasta de productos animales en descomposición, por lo que difícilmente tendrá escases de alimento y, por tanto, no tiene ese factor limitante en su metabolismo.

En *C. telamonius* y *M. helenor*, también se observó alta longevidad, lo que puede deberse a que presentan manchas simulando ojos en sus alas, las que Beck y Fiedler (2009) mencionan que reducen su susceptibilidad a los depredadores. Igualmente, la coloración críptica en la cara ventral de las alas de *C. telamonius*, *M. helenor* y *S. stelenes*, les permite camuflarse en su entorno cuando se encuentran en reposo. Asimismo, la dieta mixta de *S. stelenes* y la dieta frugívora de las primeras dos especies pudieron favorecer su longevidad. Estas tres especies de mariposas también presentaron una actividad de vuelo similar, volaban poco tiempo durante el día, usualmente solo lo necesario para buscar alimento y refugio.

Se pudo observar que algunas mariposas se adaptaron al ambiente en cautiverio de manera más fácil que otras. Por ejemplo, *H. thoas*, *C. telamonius*, *G. morgane*, *M. helenor*, *S. epaphus* y *S. stelenes* ovipositaron, tanto en el mariposario de sotobosque como en el del área abierta. Las otras cuatro especies, aunque también tenían disponibles sus plantas hospederas y pareja para copular, no tuvieron postura.

En algunas especies, como en *S. stelenes*, se pudo denotar un cambio en la coloración de las alas conforme aumentaba su edad, pasando de un verde limón a un verde amarillento. Igualmente, en *C. telamonius* hubo decoloración en las alas debido a la pérdida de las escamas. Otro signo de envejecimiento fue notado en *M. helenor*, especie que presenta actividad de vuelo errático; conforme pasaban los días iba quebrando sus alas al chocarlas contra las paredes y las plantas, lo que limitaba su desplazamiento.

*H. thoas*, *M. helenor* y *S. stelenes* fueron especies con cinco o más datos de comparación (Cuadros 1 y 2), eso quiere decir que son especies más estudiadas en cautiverio. Por el contrario, de *E. xanthochlora* no hay ninguna referencia que mencione su longevidad. Asimismo, en estos experimentos; tanto en los realizados en Costa Rica, como en otros países, existe un vacío de información, como la descripción del espacio físico donde

vivieron las mariposas y factores ambientales como temperatura o humedad durante el periodo de muestreo.

Al comparar los datos obtenidos en este trabajo con los registrados anteriormente en el LCM (Cuadro 6), se puede observar que los promedios y longevidades máximas comparables no son significativamente diferentes entre sitios (Cuadro 7), esto puede ser un indicador de que el tamaño del mariposario (4m<sup>2</sup> y 2m de altura en este experimento vs 102m<sup>2</sup> y 6m de altura del mariposario LCM) no afecta la longevidad registrada para estas diez especies de mariposas. En el caso de la diferencia en la longevidad en la comparación de *S. epaphus* en LCM y *P. erithalion* reportado por Fox, pudo deberse a que solamente había información de un individuo muestreado en cada uno de estos casos.

Cuando los estudios en cautiverio se comparan con los desarrollados en condiciones silvestres, algunos autores exponen que existen diferencias en la longevidad entre ellos (Lederhouse 1983, Hall 1996, Wiklund, Gotthard & Nylin 2003, Molleman et al. 2007, Beck & Fiedler 2009), siendo menor en cautiverio que en los estudios de MRR en la naturaleza (Lederhouse 1983, Molleman et al. 2007, Beck & Fiedler 2009) pero otros no mostraron diferencias (Turner 1971, Braby & Jones 1995, Gillespie & Wratten 2013). Sin embargo, en este caso, cuando se compara los datos de *G. morgane* obtenidos en este trabajo y el reportado por Zumbado-Cambronero (2020) se obtiene mayor longevidad en cautiverio, lo cual puede deberse, como se mencionó anteriormente, a que ese dato obtenido por MRR fue complemento a la investigación central y, por tanto, no se midió la longevidad de los especímenes fuera del tiempo de muestreo estipulado para la investigación.

### **Longevidad por dieta**

Las mariposas con dieta mixta obtuvieron la mayor longevidad (Figura 6). Contrariamente, las mariposas de dieta estrictamente nectarívora presentaron la menor longevidad. Esto puede deberse a que, en la dieta mixta se presenta mayor variedad de azúcares y minerales como potasio, hierro y magnesio. Además, la abundancia y variedad de recursos alimenticios disminuye el riesgo de sufrir por inanición y desnutrición.

Igualmente, las de dieta frugívora también presentaron una longevidad mayor que las nectarívoras, lo cual concuerda con lo encontrado en otras investigaciones (Beck 2008, Molleman et al 2007). Esto puede ser consecuencia de la disponibilidad de azúcares (Braby & Jones 1995, Cahenzli & Erhardt 2012), ya sea debido a las especies de plantas nectaríferas utilizadas (Gillespie & Wratten 2013) o a la variación en la producción de néctar debido a la estacionalidad (Karl & Fischer 2009). Se debe resaltar que las flores visitadas por mariposas son más longevas que aquellas visitadas por otros polinizadores (Primack 1985), existiendo pruebas de coevolución entre estas plantas y las mariposas nectarívoras (Cahenzli & Erhardt 2012).

### **Longevidad por sexo**

En los promedios de longevidad no hay diferencias por sexo en ninguna especie, lo cual concuerda con lo reportado por varios autores, donde señalan que no existe diferencia en la longevidad según el sexo, ni por factores reproductivos como cortejo o copulación (Turner 1971, Svard & Wiklund 1988, Beck & Fiedler 2009, Janowitz & Fisher 2010, Esfandi, Zhao & Wang 2015).

Sin embargo, la longevidad máxima sí puede variar entre sexos. Al comparar la longevidad máxima (Cuadro 5), de *C. telamonius*, *M. helenor* y *S. epaphus* hay una diferencia importante entre los machos y las hembras, siendo hasta un tercio mayor en los machos. Esto puede deberse al estrés por la captividad y a la mayor disponibilidad de su planta hospedera; que impulsa a las hembras a colocar muchos huevos en periodos cortos de tiempo. Lo anterior, conlleva a una aceleración en el desgaste metabólico por reproducción (Karl & Fischer 2009) que podría disminuir considerablemente su longevidad.

Caso contrario, en *P. erithalion* fueron las hembras quienes tuvieron mayor longevidad. En esta especie, el macho más longevo vivió solamente un 37 % de la longevidad máxima registrada por las hembras. Esto puede deberse a que, cada cópula tiene un costo metabólico muy alto para los machos (Prudic et al 2011) ya que, después de cada

apareamiento, transfieren una estructura de alto costo energético, para evitar cópulas posteriores de la hembra (DeVries 1987).

### **Condiciones ambientales**

En los animales ectotérmicos, la longevidad se ve fuertemente afectada por las condiciones ambientales (Karl & Fischer 2009). Igualmente, la corta vida de los insectos fitófagos aumenta su vulnerabilidad a los cambios ambientales como la estructura de la luz y la humedad (Brown 1997). De igual manera, varios estudios señalan que la temperatura afecta la longevidad de las mariposas en condiciones de laboratorio (Joron & Brakefield 2003, Karlsson & Van Dick 2005, Karlsson & Wiklund 2005, Bonebrake & Deutsch 2012, Beaulieu et al. 2015); sin embargo, no hay un consenso si la longevidad aumenta o disminuye con respecto a la temperatura. En estos estudios, no se tomaron en cuenta factores como la humedad y la luminosidad, los cuales, según este trabajo, pueden ser más importantes en la determinación de la longevidad de algunas especies de mariposas.

Cada especie analizada en este estudio, ha evolucionado para adaptarse a un ambiente diferente, y dado que ha adquirido sus propias modificaciones, se esperaba que tuviera una respuesta diferente a los factores ambientales. Esto se puede observar en los gráficos de las figuras 9-18 y en el Cuadro 8, donde ninguna de las especies reaccionó de la misma manera a todas las condiciones ambientales y las desviaciones de esas variables.

Cuando se toma en cuenta las tres variables ambientales medidas sin tener en cuenta la desviación estándar de esas variables, se observa que en nueve de las diez especies estudiadas la longevidad disminuyó cuando aumentó la temperatura; sin embargo, solamente en dos especies fue la temperatura el factor que más influyó sus longevidades (*E. xanthochlora* y *M. helenor*). Lo anterior, se puede deber a que en este experimento no hubo variaciones muy marcadas de temperatura, ya que, aunque hubo diferencias de temperatura promedio entre los sitios de muestreo; por encontrarse los sitios relativamente cercanos entre sí, era una diferencia poco significativa a nivel ecológico. En trabajos donde sí se encontró diferencias, como Karlsson y Wiklund (2005) que trabajaron cuatro mariposas de la subfamilia Satyrinae utilizaron temperaturas entre 20 y 40 °C; Joron

y Brakefield (2003) en *Lycaena tityrus* y también Karlsson y Van Dick (2005) en *Pararge aegeria* se enfocaron en temperaturas entre 20 y 35 °C.

En las dos especies que sí fueron afectadas por la temperatura, *M. helenor* y *E. xanthochlora*, la longevidad aumentó con la mayor temperatura. En cuanto a *M. helenor* la afectación positiva se puede deber a que esta especie tiene la capacidad de vivir en variedad de hábitats (DeVries 1987) lo que le permite ser resiliente a diversas condiciones climáticas. *E. xanthochlora*, por el contrario, requiere específicamente de altas temperaturas para sobrevivir, lo que ejemplifica su evolución restringida a hábitats de áreas abiertas (DeVries 1987).

Silva y colaboradores (2013) mencionan que la humedad puede ser el principal factor que incide en la longevidad. En *P. erithalion* y *S. stelenes* tuvieron una correlación positiva entre longevidad y HR. Esta correlación se puede deber a la dieta de las mariposas; ya que, aunque *S. stelenes* es de dieta mixta, gran parte de su alimentación fue nectarívora, al igual que en *P. erithalion*. Y, las plantas en sitios con mayor humedad se correlacionan positivamente con alta concentración de néctar (Corbet, Unwin & Oliver 1979), por lo que pudo haber limitación de alimentos y nutrientes para estas especies cuando hubo baja HR. De igual manera, un estudio muestra que *Manduca sexta* prefiere visitar flores con un microhábitat circundante con alta HR (Wolfen et al. 2018). Sin embargo, en *H. sara* y *S. epaphus* la correlación entre HR y longevidad fue negativa. Esto puede deberse a que un exceso de humedad provocado por lluvias, puede restringir su capacidad de vuelo y con ello la capacidad de encontrar alimento.

Igualmente, se sabe que la baja HR y la alta temperatura afectan negativamente el desarrollo de etapas tempranas (Peña-Bermúdez & Rodríguez-Aguilar 2015), reducen las tasas de oviposición (Peña-Bermúdez & Rodríguez-Aguilar 2015) y también pueden producir la muerte de los ejemplares recién capturados (Peña-Bermúdez & Rodríguez-Aguilar 2015). Lo anterior igualmente apunta a que la humedad es un factor que afecta fuertemente la longevidad de las mariposas. Sin embargo, García (2014) menciona que la temperatura y la HR para las mariposas no está restringida a un rango pequeño; lo que puede significar que

la humedad durante el periodo y sitios de muestreo se encontraba entre el rango de humedad soportada por las mariposas y que dicho rango no se salió de la capacidad de asimilación para las seis especies que no tuvieron correlación con la HR.

También se encontró que cuatro de las especies (*H. thoas*, *C. telamonius*, *C. mexicana* y *G. morgane*) tuvieron una correlación negativa entre longevidad y luminosidad; sin embargo, ningún estudio sobre mariposas ha medido la luminosidad ni se han analizado las consecuencias en la longevidad de los imagos o en otro estadio de su vida. Solamente Constantino (2005) y Brown (1997) mencionan que la estructura de la luz y la humedad afectan la densidad de insectos fitófagos, y, por tanto, son indicadores de las fluctuaciones de estas variables en su entorno. Esta correlación negativa se puede deber a que la alta intensidad lumínica genera un mayor gasto metabólico, lo que implica un costo reductivo en la longevidad (Hanski et al 2006).

En todas las especies menos en *E. xanthochlora* hubo una tendencia a disminuir la supervivencia conforme aumentaba la luminosidad y conforme aumentaba la desviación estándar de la luminosidad, esto puede deberse a que, en muchas de las mariposas, principalmente en las de ambientes de sotobosque, requieren de alta temperatura, acompañada de alto porcentaje de humedad, para poder vivir adecuadamente; sin embargo, no requieren en igual medida, de alta intensidad lumínica.

### **Longevidad por microhábitat**

Las especies que no presentaron correlación con microhábitat puede ser porque su nicho ecológico abarca tanto hábitats abiertos como cerrados y, por tanto, tienen mayor adaptabilidad a las variaciones de las condiciones ambientales. Asimismo, la tendencia encontrada en varias especies que típicamente se encuentran en áreas abiertas, a vivir más en el microhábitat de sotobosque, aunque ese no sea su nicho ecológico en su estado silvestre, puede ser un indicador de que las mariposas de hábitat abierto se adaptan a sitios de sotobosque, pero las mariposas de sitios de sotobosque no pueden vivir en áreas abiertas.

La mayor longevidad general en el microhábitat sotobosque también se pudo deber a que las condiciones ambientales fueron más estables en este espacio, donde se observó que las condiciones no variaban mucho durante el día. Según Montejo-Kovacevich y colaboradores (2020), esto se debe a que la temperatura y la humedad del sotobosque son amortiguados por el bosque. Igualmente, una menor luminosidad acarrea en menor actividad física y por tanto menor pérdida energética y menor desgaste. Otro factor relevante es que en el área abierta hubo mayor presencia de depredadores en comparación con el sotobosque, por lo que era más difícil que las mariposas alcanzaran su longevidad máxima.

### **Longevidad por estación**

Turner (1971) menciona que el clima en las zonas tropicales es más favorable para los insectos que en las zonas templadas. Se podría pensar que el hecho que las mariposas presenten mayor longevidad en ambientes tropicales se debe a que son sitios con condiciones climáticas más estables, con una alta humedad, alta luminosidad y con el promedio de temperatura relativamente alto. Lo anterior, aunado a que en las zonas tropicales hay mayor diversidad de recursos alimenticios (Bonebrake 2010), propicia un ambiente más apropiado para los lepidópteros.

Al igual a como lo mencionó Scott (1973) el clima cálido, propio de la estación seca costarricense, provocó que las mariposas de la mayoría de las especies no pudieran alcanzar su longevidad máxima durante estos meses secos. De hecho, exceptuando a *G. morgane*, todas las especies tuvieron su longevidad máxima en estación lluviosa. Sin embargo, otros estudios señalan que condiciones, como los periodos prolongados de lluvia y viento reducen la longevidad (Crane 1955, Cook, Frank & Brower 1971), afectan su capacidad de alimentarse y volar correctamente (Oosterhout et al. 2000) e incrementan la depredación en sitios dormitorio (Lederhouse 1983); sin embargo, no se registraron muertes causadas directamente por el mal clima, aunque si se observó que, durante los días más fríos, las mariposas casi no volaban.

Es claro que existe un compendio de condiciones que sobresalen en cada estación (Figuras 7-9). La alta HR durante todo el día, así como mayor disponibilidad de alimento y de planta hospedera pudieron ser los factores que favorecieron el aumento de la longevidad en la estación lluviosa. Contrariamente, en la estación seca, cuando había escasas de humedad en el ambiente y la fruta se deshidrató muy rápido, fue común encontrar que las mariposas *C. telamonius* tenían los ojos colapsados, una característica que denota deshidratación. Y aunque esta característica no se observó en las otras especies, es probable que también fueran afectadas negativamente por la deshidratación. Los ojos colapsados presentados en la época más seca coinciden con el gráfico de la Figura 7, donde se denota cómo la longevidad de *C. telamonius* disminuye cuando disminuye la HR.

Algo interesante ocurrió con *G. morgane*, quienes tuvieron la mayor longevidad cuando la HR fue baja y la temperatura y la luminosidad fueron altas, es decir, presentaron la mayor longevidad aquellas que nacieron a finales de año y que podría haber entrado en una diapausa estacional, que inició a finales de la época lluviosa y se prolongó durante varios meses en la estación seca. Bonebrake y colaboradores (2010) mencionan que la prolongación de la vida, así como la diapausa reproductiva, son mecanismos para enfrentar los ambientes estacionales y los cambios que estos implican. Y aunque está reportado que esta especie migra durante la estación seca, al igual a como lo realizan la mayoría de los itómidos (DeVries & Stiles 1990), en el sitio de estudio se encontraron individuos en la naturaleza durante todo el año, aunque con menor abundancia en la época seca. Su mayor longevidad durante estos patrones ambientales puede ser un método de adaptación a la época seca, donde reduce su metabolismo para sobrevivir hasta cuando las condiciones ambientales sean adecuadas para la reproducción. Sin embargo, lo esperado sería que *G. morgane* no presentara oviposición durante este periodo seco, pero se encontraron huevos y larvas en su ambiente natural durante todos los meses del año en plantas de *Cestrum* dentro de la Reserva. Aunque, Hall (1996) menciona que *G. morgane* tiene un comportamiento en cautiverio muy diferente al observado en la naturaleza, no se observó diferencia entre los individuos evaluados en este estudio y aquellos observados en la naturaleza, por lo menos en el vuelo o en su patrón reproductivo.

## CONCLUSIONES

- Entre las mariposas estudiadas, las de la familia Nymphalidae fueron las más longevas.
- La longevidad varía entre las especies de mariposas muestreadas, ya que cada especie es afectada de diferente manera por las condiciones ambientales.
- G. morgane* presenta los individuos más longevos, seguida por *S. stelenes* y *C. telamonius*.
- Las especies de mariposas estudiadas con dieta mixta fueron más longevas que las mariposas con otras dietas.
- No hay diferencia en la longevidad entre sexos en las mariposas estudiadas.
- Las condiciones ambientales de temperatura, humedad relativa y luminosidad varían según la estación, y esto afectó la longevidad de las especies.
- La longevidad de las especies estudiadas varía según el microhábitat, ya que las condiciones ambientales y el riesgo de depredación varía entre microhábitats.
- Solamente para una de las diez especies analizadas se encontró un dato en la naturaleza, por lo que es preciso realizar mediciones de la longevidad de estas especies mediante MRR.
- Observar el comportamiento de cada especie de mariposa frente a cambios en las condiciones ambientales puede servir de indicador para predecir la afectación del cambio climático en la vida de estas mariposas.

## BIBLIOGRAFÍA

- Beaulieu, M., Geiger, R. E., Reim, E., Zielke, L., & K., Fischer. 2015. Reproduction alters oxidative status when it is traded-off against longevity. *Evolution*, 69 (7), 1786-1796.
- Beck, J. 2008. Phylogenetic and ecological correlates with male adult life span of rainforest butterflies. *Evol. Ecol.*, 22, 507-517.
- Beck, J., & K., Fiedler. 2009. Adult life spans of butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea + Hesperioidea): broadscale contingencies with adult and larval traits in multi-species comparisons. *Biological Journal of the Linnean Society*, 96, 166-184.
- Bonebrake, T. C., Ponisio, L. C., Boggs C. L. & P. R., Ehrlich. 2010. More than just indicators: A review of tropical butterfly ecology and conservation. *Biological Conservation*, 143, 1831-1841.
- Bonebrake, T. C. & C. A. Deutsch. 2012. Climate heterogeneity modulates impact of warming on tropical insects. *Ecology*, 93(3), 449-455.
- Boppré, M. & R. I., Vane-Wright. 2012. The butterfly house industry conservation risks and education opportunities. *Conservation and Society*, 10(3), 285-303.
- Braby, M. F. & M. E. Jones. 1995. Reproductive patterns and resource allocation in tropical butterflies: influence of adult diet and seasonal phenotype on fecundity, longevity and egg size. *Oikos*, 72(2), 189-204.
- Brewster, A. E. 2006. Studies to estimate the cost-effectiveness and increase longevity of butterflies in live exhibits. Thesis of Master of Sciences, University of Guelph, Canada.
- Brinckerhoff, J. A. 1999. La cría de mariposas: una industria agrícola maravillosa en papel. In 11. Congreso Nacional Agronómico y de Recursos Naturales; 5. Congreso Nacional de Entomología; 4. Congreso Nacional de Fitopatología; 3. Congreso Nacional de Suelos; I. Congreso Nacional de Extensión Agrícola y Forestal San José, Costa Rica. 19-23 pp.

- Brown, K. J. 1997. Diversity, disturbance, and sustainable use of Neotropical forests: insects as indicators for conservation monitoring. *Journal of Insect Conservation*, 1, 25-42.
- Cahenzli, F., & A., Erhardt. 2012. Nectar sugars enhance fitness in male *Coenonympha pamphilus* butterflies by increasing longevity or realized reproduction. *Oikos*, 121(9), 1417-1423.
- Carter, D. 1992. Mariposas diurnas y nocturnas. Ediciones Omega S.A. Barcelona. 304pp.
- Chacón, I. A. & J., Montero. 2007. Mariposas de Costa Rica. INBio, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica, 624 pp.
- Clark, P., & A., Landford. 1991. Farming Insects in Papua New Guinea. *International Zoological Yearbook*, 30, 127-131.
- Corbet, S. A., Unwin, D. M., & E., Oliver. 1979. Humidity, nectar and insect visits to flowers, with special reference to *Crataegus*, *Tilia* and *Echium*. *Ecological Entomology*, 4, 9-22.
- Constantino, L. M. 2005. Zoocría de mariposas diurnas Rhopalocera en bosques húmedos tropicales del oriente antioqueño. CORNARE. San Luis, Antioquia. 25pp.
- Cook, L.M.; Frank, K.; & L.P., Brower. 1971. Experiments on the demography of tropical butterflies. I. Survival rate and density in two species of *Parides*. *Biotropica*, 3(1), 17-20.
- Crane, J. 1955. Imaginal behavior of a Trinidad butterfly, *Heliconius erato hydara* Hewitson, with special reference to the social use of color. *Zoologica* 40, 167-196.

- Da Rocha, J.R., Almeida, J. R., Lins, G. A., & A., Durval, 2010. Insects as indicators of environmental changing and pollution: a review of appropriate species and their monitoring. *HOLOS Environment*, 10(2), 250-263.
- DeVries, P. J. & Stiles, F. G. 1990. Attraction of pyrrolizidine alkaloid seeking Lepidoptera to *Epidendrum paniculatum* orchids. *Biotropica*, 22(3), 290-297.
- DeVries, P. J. 1987. The butterflies of Costa Rica and their natural history. Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. Princeton University Press. New Jersey. 327pp.
- DiStefano, J. F., Nielsen, V., Hoomans, J., & L. A., Fournier, 1996. Regeneración de la vegetación arbórea en una pequeña reserva forestal urbana del nivel premontano húmedo, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 44(2), 575-580.
- Esfandi, K., H. X., Zhao, & Q. Wang, 2015. Flirtation reduces males' fecundity but not longevity. *Evolution*, 69 (8), 2118-2128.
- García, H. A. 2014. Cría de la mariposa monarca *Danaus plexippus* (Linnaeus, 1785), bajo condiciones de laboratorio y su uso como modelo experimental en educación. Tesis de Master, Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia.
- Gibbs, M. & H. Van Dyck. Butterfly flight activity affects reproductive performance and longevity relative to landscape structure. *Oecología*, 163(2), 341-350.
- Gillespie, M. & S. D., Wratten. 2013. Enhancing nectar provision in vineyard habitats for the endemic New Zealand butterfly, *Lycaena salustius*. *New Zealand Journal of Ecology*, 37, 67-74.

- Gómez, S. M. 2010. ¿Criando mariposas o enfermedades?: Proyectos de conservación y desarrollo con comunidades indígenas en la Amazonía colombiana. Ediciones Uniandes. Bogotá.
- Hall, S. K. 1996. Behaviour and natural history of *Greta oto* in captivity (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae). *Tropical Lepidoptera*, 7(2): 161-165.
- Hall, J. M. & D. A. Warner. 2019. Thermal tolerance in the urban heat island: thermal sensitivity varies ontogenetically and differs between embryos of two sympatric ectotherms, 222, doi:10.1242/jeb.210708.
- Hanski, I., Saastamoinen, M., & O., Ovaskainen. 2006. Dispersal-related life-history trade-offs in a butterfly metapopulation. *Ecology*, 75, 91-100.
- Herrera S., & P., Gómez. 1993. Mapa de Unidades Bióticas de Costa Rica. Escala 1:685.000. US Fish & Wildlife Service - TNC - INCAFO - CBCCR - INBio - Fundación Gómez - Dueñas. San José, Costa Rica.
- Holdridge, L. R. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center, San José, Costa Rica. 206 pp.
- Janowitz, S. A. & K., Fischer. 2010. Costing reproduction: effects of mating opportunity on mating success in male *Bicyclus anynana* butterflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64 (12), 1999-2006.
- Joron, M., & P. M., Brakefield. 2003. Captivity masks inbreeding effects on male mating success in butterflies. *Nature*, 424, 191-194.
- Karl, I., & K., Fischer. 2009. Altitudinal and environmental variation in lifespan in the Copper butterfly *Lycaena tityrus*. *Functional Ecology*, 23(6), 1132-1138.
- Karlsson, B. & H., Van Dick. 2005. Does habitat fragmentation affect temperature-related life-history traits? A laboratory test with a woodland butterfly. *Proceedings: Biological Sciences*, 272, 1257-1263.

- Karlsson, B. & C., Wiklund 2005. Butterfly life history and temperature adaptations; dry open habitats select for increased fecundity and longevity. *Journal of Animal Ecology*, 74, 99-107.
- Kelson, R. 2002. Longevity of tropical butterflies in a butterfly house in California. *Proceedings of the Invertebrates in Captivity Conference, 2002*: 169-177. En: Beck, J., & K., Fiedler. 2009. Adult life spans of butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea + Hesperioidea): broadscale contingencies with adult and larval traits in multi-species comparisons. *Biological Journal of the Linnean Society*, 96, 166-184.
- Lederhouse, R. C. 1983. Population structure, residency and weather related mortality in the black swallowtail butterfly, *Papilio polyxenes*. *Oecologia*, 59(2), 307-311.
- Lewis, O. T. & C. D., Thomas. 2001. Adaptation to captivity in the butterfly *Pieris brassicae* (L.) and the implications for *ex situ* conservation. *Journal of Insect Conservation*, 5, 55-63.
- Molleman, F., Zwaan, B. J., Brakefield, P. M., J. R., Carey. 2007. Extraordinary long life spans in fruit-feeding butterflies can provide window in evolution of life span and aging. *Exp. Gerontol.* 42(6), 472-482.
- Montejo-Kovacevich, G., Martin, S. H., Meier, J. I., Bacquet, C. N., Monllor, M., Jiggins, C. D. & N. J., Nadeau. Microclimate buffering and thermal tolerance across elevations in a tropical butterfly. *Journal of Experimental Biology*, 223, doi:10.1242/jeb.220426.
- Montero, R. J. 2007. Manual para el manejo de mariposarios. INBio. Heredia, Costa Rica. 204pp.
- Murillo-Hiller, L. R., Segura-Bermúdez O. A., Barquero, J. D. & F. Bolaños. 2019. The skipper butterflies (Lepidoptera: Hesperioidea) of the Reserva Ecológica Leonelo Oviedo, San José, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 67(2), 228-248.
- Murillo-Hiller, L. R. 2020. ¿Por qué cambian los nombres científicos de las mariposas? Actualización de algunos nombres de mariposas de Costa Rica que se comercializan

- junto con la lista de las especies que regularmente se exportan en el país. Revista de la Asociación Costarricense de Lepidopterología, 2, 15-22.
- Nieminen, M., Singer, M. C., Fortelius, W., Schops, K., & I., Hanski. 2001. Experimental confirmation that inbreeding depression increases extinction risk in butterfly populations. *The American Naturalist*, 157(2), 237-244.
- Nishida, K., Nakamura, I. & C. O., Morales. 2009. Plants and butterflies of a small urban preserve in the Central Valley of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 57, 31-67.
- Oosterhout, C. V., Zijlstra, W. G., Van Heuven, M. K., & P.M., Brakefield. 2000. Inbreeding depression and genetic load in laboratory metapopulations of the butterfly *Bicyclus anynana*. *Evolution*, 54 (1), 218-225.
- Paniagua, M. & L. R., Murillo-Hiller. 2015. Ciclo de vida de la mariposa *Morpho helenor narcisus* en Costa Rica. *INAGROP*, 5, 3-4.
- Peña-Bermúdez, Y. A. & D., Rodríguez-Aguilar. 2015. Algunos aspectos sobre la cría controlada de *Ascia monuste monuste* (Lepidoptera: Pieridea: Pierinae) en el municipio de Arbeláez (Cundinamarca). *Rev. Med. Vet. Zoot.*, 62(3), 58-74.
- PROCOMER, (2020). Portal estadístico de comercio exterior. Available from: <http://sistemas.procomer.go.cr/estadisticas/inicio.aspx>.
- Primack, R. B. 1985. Longevity of individual flowers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 15-37.
- Prudic, K. L., Jeon, C., Cao, H. & A. Monteiro. 2011. Developmental plasticity in sexual roles of butterfly species drives mutual. *Science*, 331, 73-75.
- Robson, L. J., Brewster, A., Otis, G. 2009. Cost-effectiveness of Philippine butterfly species used in live exhibits: an assessment of longevity, encounter rate and behaviour. *J. Res. Lepid.*, 41: 17-23.
- Saccheri, I., Kuussaari, M., Kankare, M., Vikman, P., Fortelius, W., & I., Hanski. 1998. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature*, 392, 491-494.

- Sánchez, L.R. 2004. Protocolo de cría para dos especies de mariposas, *Ascia monuste* y *Leptophobia aripa* (Lepidoptera: Pieridae) bajo condiciones controladas en el municipio de la Mesa. Tesis de Grado de la Universidad Pontificia Javeriana. Cundinamarca. Bogotá. 159pp.
- Scott, J. A. 1973. Lifespan of butterflies. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 12(4), 225-230.
- Silva, A. R., Pimenta, I. A., Campos-Neto, F. C., & R. F., Vitalino. 2013. Longevidade de adultos de oito espécies de borboletas (Lepidoptera: Papilionoidea) criadas em cativeiro. *Lundiana*, 11, 65-67.
- Sorto, R. E. 2013. Catálogo de especies de mariposas diurnas miméticas y con coloración críptica de la quebrada “La Chanseñora” del parque nacional Walter Thilo Deininger, El Salvador. *Bioma*, ?, 29-36.
- Srygley, R. B. & C., Penz. 1999. Lekking in Neotropical Owl Butterflies, *Caligo illioneus* and *C. oileus* (Lepidoptera: Brassolini). *Journal of Insect Behavior*, 12, 81-103.
- Svard, L. & C., Wiklund. 1988. Fecundity, egg weight and longevity in relation to multiple matings in females of the monarch butterfly. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 23(1), 39-43.
- Therneau, T. 2021. A Package for Survival Analysis in R. R package version 3.2-10, <https://CRAN.R-project.org/package=survival>.
- Tobar, L. D. & M., Ibrahim. 2010. ¿Las cercas vivas ayudan a la conservación de la diversidad de mariposas en paisajes agropecuarios?. *Rev. Biol. Trop.*, 58(1), 447-463.
- Tufto, R., Lande, R., Ringsby, T., Engen, S., Saether, B., Walla, T. R., & P. J., DeVries. 2012. Estimating Brownian motion dispersal rate, longevity and population density from spatially explicit mark-recapture data on tropical butterflies. *Journal of Animal Ecology*, 81(4), 756-769.

- Turner, J. R. 1971. Experiments on the demography of tropical butterflies. II. Longevity and home-range behavior in *Heliconius erato*. *Biotropica*, 3(1), 21-31.
- Vásquez, J.; & G. R., Zárate. 2017. Manual para la crianza de diez especies de mariposas amazónicas. Instituto de Investigaciones de la Amazonía peruana. Lima, Perú. 81pp.
- Wiklund, C.; Gotthard, K.; & S., Nylin. 2003. Mating system and the evolution of sex-specific mortality rates in two nymphalid butterflies. *Proceedings: Biological Sciences*, 270 (1526), 1823-1828.
- Woods, W. A., Wood, A. L., Ebersole, J., & R. D., Stevenson 2010. Metabolic rate variation over adult lifetime in the butterfly *Vanessa cardui* (Nymphalidae: Nymphalinae): aging, feeding, and repeatability. *Physiological and Biochemical Zoology: Ecological and Evolutionary Approaches*, 83 (5), 858-868.
- Wolfen, M. S., Raguso, R. A., Davidwitz, G., & J., Goyret. 2018. Context dependency of in-flight responses by *Manduca sexta* moths to ambient differences in relative humidity. *Journal of Experimental Biology*, 221, doi:10.1242/jeb.177774.
- Zumbado-Cambronero, M. I., 2020. Especies de lepidópteros (Papilionoidea) como bioindicadoras del grado de perturbación humana en dos localidades del cantón de Belén. Tesis de grado, Universidad Estatal a Distancia. San José, Costa Rica. 186pp.