

**UNIVERSIDAD DE COSTA RICA**

**SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**Aspectos de la biología y la ecología de las poblaciones de la escama coma Lepidosaphes beckii (Newmann) y la escama fina L. gloveri (Packard) (Homoptera: Diaspididae), plagas de los cultivos de cítricos en Costa Rica**

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

**Julio Miguel Arias Reverón**

**CIUDAD UNIVERSITARIA "RODRIGO FACIO"**

*COSTA RICA*

1988

A Gabriel

## AGRADECIMIENTOS


Agradezco al Dr. William Eberhard, por su guía y sus críticas en la realización de este trabajo, y por su paciencia. A los otros miembros del tribunal, Dr. Luko Hilje Q., Dr. F. Gary Stiles y Dr. Paul Hanson por la revisión del manuscrito y sus acertadas observaciones.

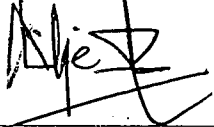
A don Guillermo Aguilar e hijos, agricultores de Piedades de Santa Ana, los que soportaron mis intromisiones en su propiedad por espacio de casi dos años, y que colaboraron conmigo en todo lo que pudieron. A mis compañeros estudiantes, principalmente Federico Bolaños V., Hernán Camacho V., Loreta Roselli y Mauricio García, que me dieron apoyo "logístico" en materia de transporte, tiempo de computador e ilustración de esta tesis.

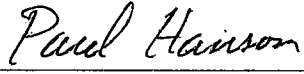
Tres personas merecen mención especial, me apoyaron con su afecto y me ayudaron económicamente en la realización de este trabajo y de toda mi formación profesional, Priscilla Cordero Bogantes y mis padres Julio Arias Arguedas e Isabel Reverón de Arias.

Esta tesis fue financiada parcialmente por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICIT).

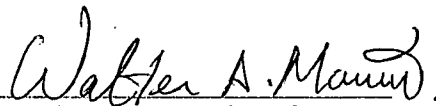
"Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de Magister Scientiae".

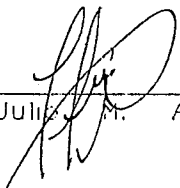
  
\_\_\_\_\_  
Dr. William Eberhard Crabtree      Profesor consejero

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Luko Hilje Quirós      Miembro del tribunal

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Paul Hanson Snorden      Miembro del tribunal

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Carlos A. Murillo Viquez      Representante del Decano del Sistema de Estudios de Posgrado.

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Walter A. Marín Méndez      Director del Programa de Estudios de Posgrado en Biología.

  
\_\_\_\_\_  
Julio M. Arias Reverón      Candidato

## INDICE

Dedicatoria.....	ii
Agradecimientos.....	iii
Hoja de Aprobación.....	iv
Índice.....	v
Resumen.....	vi
Lista de Cuadros.....	viii
Lista de Figuras.....	ix
Introducción.....	1
Materiales y Métodos	
I- Ciclo de Vida.....	12
II- Dispersión, fecundidad y alimentación.....	17
III- Tablas de vida.....	21
Resultados	
I- Ciclo de Vida.....	25
II- Dispersión, fecundidad y alimentación.....	38
III- Tablas de vida.....	50
Discusión	
I- Ciclo de Vida.....	71
II- Dispersión, fecundidad y alimentación.....	76
III- Tablas de vida.....	86
Bibliografía citada.....	95
Apéndice.....	A1

## RESUMEN

Se estudió la biología de dos especies de escamas que atacan a los cítricos, Lepidosaphes beckii (Newm.) y L. gloveri (Pack.) (Homoptera: Diaspididae) la escama coma y la escama fina. Se estudió el ciclo de vida en el laboratorio, especialmente la duración de los estadios larvales, y se investigaron aspectos de la dispersión de los primeros estadios, de la fecundidad y de la alimentación.

En el campo se establecieron cohortes artificiales de cada especie y se observaron a través del tiempo, registrándose las causas de mortalidad.

De los experimentos de laboratorio se encontró que existe diferencias en la duración de los estadios entre sexos, siendo menor en los machos. Esto se explica en base a la diferencia en el número de estadios en ambos sexos y la necesidad de sincronización en la maduración. Los resultados obtenidos se compararon bajo dos escalas de tiempo, calendario y fisiológico, y se encontró que no existen diferencias en el clima de nuestro país, pero que en escala de tiempo fisiológico los datos presentan menor variabilidad. Al comparar la duración del estadio de acuerdo al lugar de la hoja donde se asentó, se encontró que el área más favorable parece ser las venas laterales.

En los experimentos de dispersión se encontró que las hembras se desplazan más lejos que los machos, favoreciendo esto el encontrar mejores sitios de asentamiento

para su descendencia. En los experimentos de fecundidad se encontró promedios aproximados de 76 huevos por hembra para ambas especies pero valores extremos de 127 y 160 huevos por hembra para L. beckii y L. gloveri respectivamente y se encontró relación entre el tamaño de la cubierta y el número de huevos puestos. Puede ser que el tamaño de la cubierta esté determinado por la calidad del alimento, al igual que el número de huevos que se pueden poner.

De los estudios de las cohortes en el campo, se encontró un parasitoide, Aphytis lepidosaphes (Hymenoptera: Aphelinidae) y dos especies de Coccinellidae (Coleoptera) alimentándose sobre ambas especies de escamas. Gran parte de la mortalidad de los primeros estadíos permaneció sin determinar sus causas. La mortalidad producida por parasitoides fue muy baja por lo que se descarta como factor clave, la mortalidad por depredadores fue mayor, pero todavía baja. También se estableció un patrón entre clima y sobrevivencia, en el que ésta se ve aumentada cuando los primeros estadíos ocurren durante la época seca.

No se descarta que A. lepidosaphes sea un factor que llevara las poblaciones a sus niveles bajos actuales, pero se cree que actualmente son otros factores los que determinan las fluctuaciones de la población, probablemente un complejo de enemigos naturales y la acción del clima.

## LISTA DE CUADROS

- Cuadro 1. Duración en días de cada estadio en ambos sexos de Lepidosaphes beckii y Lepidosaphes gloveri.
- Cuadro 2. Duración de cada estadio para ambos sexos en las especies estudiadas. Datos transformados a grados-día.
- Cuadro 3. Promedio, desviación estándar y máximos y mínimos de la duración en días para cada estadio de las especies estudiadas, separadas por ubicación en la hoja donde se hallaban asentadas.
- Cuadro 4. Valores de correlación entre la duración del estadio y el número de individuos presentes en la hoja, a la fecha de asentamiento y a la fecha de muerte.
- Cuadro 5. Promedio y desviación estándar de la distancia recorrida por la descendencia de 6 hembras de Lepidosaphes beckii y L. gloveri. (mm).
- Cuadro 6. Número máximo de huevos ovipositados por Lepidosaphes spp.
- Cuadro 7. Clasificación de las causas de mortalidad observadas.
- Cuadro 8. Tabla de vida de Lepidosaphes beckii.
- Cuadro 9. Tabla de vida de Lepidosaphes gloveri.
- Cuadro 10. Clasificación de las cohortes estudiadas, según la ocurrencia de precipitación (en días de lluvia) a través de la duración de cada una.



## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Temperatura promedio mensual dentro de las bolsas.
- Figura 2. Forma de las cubiertas de ambos sexos y estructura de la hembra de: a) Lepidosaphes beckii (Newm.) y b) L. gloveri (Pack.).
- Figura 3. Medidas hechas sobre la cubierta de ambas especies de Lepidosaphes. a) largo de la secreción; b) largo de la exuvia.
- Figura 4. Medidas hechas sobre el pigidio de ambas especies de Lepidosaphes.
- Figura 5. Distribución de la duración del primer estadio de los machos de Lepidosaphes beckii. Tiempo calendario.
- Figura 6. Distribución de la duración del primer estadio de las hembras de Lepidosaphes beckii. Tiempo calendario.
- Figura 7. Distribución de la duración del primer estadio de los machos de Lepidosaphes gloveri. Tiempo calendario.
- Figura 8. Distribución de la duración del primer estadio de las hembras de Lepidosaphes gloveri. Tiempo calendario.
- Figura 9. Distribución de la duración del primer estadio de los machos de Lepidosaphes beckii. Tiempo fisiológico.
- Figura 10. Distribución de la duración del primer estadio de las hembras de Lepidosaphes beckii. Tiempo fisiológico.
- Figura 11. Distribución de la duración del primer estadio de los machos de Lepidosaphes gloveri. Tiempo fisiológico.
- Figura 12. Distribución de la duración del primer estadio de las hembras de Lepidosaphes gloveri. Tiempo fisiológico.
- Figura 13. Comparación de la duración del primer estadio en machos de Lepidosaphes beckii.

- Figura 14. Comparación de la duración del primer estadio en machos de Lepidosaphes gloveri.
- Figura 15. Comparación de la duración del primer estadio en hembras de Lepidosaphes gloveri.
- Figura 16. Distancia recorrida por machos de Lepidosaphes beckii desde el lugar de nacimiento hasta el sitio de asentamiento.
- Figura 17. Distancia recorrida por hembras de Lepidosaphes beckii desde el lugar de nacimiento hasta el sitio de asentamiento.
- Figura 18. Distancia recorrida por machos de Lepidosaphes gloveri desde el lugar de nacimiento hasta el sitio de asentamiento.
- Figura 19. Distancia recorrida por hembras de Lepidosaphes gloveri desde el lugar de nacimiento hasta el sitio de asentamiento.
- Figura 20. Distribución de la dirección desde el lugar de nacimiento hasta el sitio de asentamiento de la descendencia de Lepidosaphes beckii.
- Figura 21. Distribución de la dirección desde el lugar de nacimiento hasta el sitio de asentamiento de la descendencia de Lepidosaphes gloveri.
- Figura 22. Distribución de Lepidosaphes beckii sobre la superficie de las hojas.
- Figura 23. Distribución de Lepidosaphes gloveri sobre la superficie de las hojas.
- Figura 24. Fecundidad máxima alcanzada por Lepidosaphes beckii.
- Figura 25. Fecundidad máxima alcanzada por Lepidosaphes gloveri.
- Figura 26. Dispersión de la fecundidad con respecto a la longitud la secreción depositada por Lepidosaphes beckii.
- Figura 27. Dispersión de la longitud de la secreción con respecto a la longitud la segunda exuvia en Lepidosaphes beckii.
- Figura 28. Dispersión del área clorótica con respecto a la edad, en Lepidosaphes beckii.

- Figura 29. Dispersión del área clorótica con respecto a la edad, en Lepidosaphes gloveri.
- Figura 30. Dispersión del área clorótica con respecto a la edad, para machos de Lepidosaphes beckii.
- Figura 31. Dispersión del área clorótica con respecto a la edad, para hembras de Lepidosaphes beckii.
- Figura 32. Curvas de sobrevivencia y mortalidad específica de la edad para Lepidosaphes beckii. Tiempo calendario y tiempo fisiológico.
- Figura 33. Curvas de sobrevivencia y mortalidad específica de la edad para Lepidosaphes gloveri. Tiempo calendario y tiempo fisiológico.
- Figura 34. Curvas de sobrevivencia y mortalidad específica de la edad para cada cohorte estudiada de Lepidosaphes beckii. Tiempo calendario y tiempo fisiológico.
- Figura 35. Curvas de sobrevivencia y mortalidad específica de la edad para cada cohorte estudiada de Lepidosaphes gloveri. Tiempo calendario y tiempo fisiológico.
- Figura 36. Análisis gráfico de factores de mortalidad para ambas especies estudiadas.
- Figura 37. Mortalidad desglosada por causas para Lepidosaphes beckii.
- Figura 38. Mortalidad desglosada por causas para Lepidosaphes gloveri.

## Introducción:

Los frutos cítricos son una parte muy importante de la dieta de muchos pueblos en todo el mundo, tanto de países desarrollados como en el tercer mundo. Se cultivan en todo el mundo en climas tropicales y subtropicales, donde existan climas y suelos aptos. Las regiones productoras del mundo se distribuyen en un cinturón que cubre una latitud entre 35°N y 35°S aproximadamente.

Todas las especies de Citrus son nativas de las regiones tropicales y subtropicales de Asia y el Archipiélago Malayo (Webber, 1967); más precisamente, el centro de origen principal ocuparía el sudeste de los Himalaya, Assam y el norte de Birmania (Praloran, 1977).

En los climas subtropicales, donde existen estaciones definidas, el ritmo de floración y crecimiento está controlado por la temperatura. Aquí ocurren variaciones amplias de la temperatura a través del día, especialmente durante la primavera y el otoño. Ocasionalmente ocurren escarchas locales y heladas severas. Los árboles están en latencia durante el invierno y florecen y crecen durante la primavera. Algunas de la mejores naranjas y los limones ácidos de mayor calidad se obtienen de zonas subtropicales y tropicales secas con irrigación.

En las zonas tropicales se producen cítricos principalmente para el consumo interno. En estas áreas

prevalecen temperaturas cálidas todo el año que se asocian a una maduración más rápida del fruto y un período de cosecha muy corto para obtener la calidad máxima. La pérdida de estacionalidad en la temperatura se asocia con la tendencia de muchas especies a producir varias cosechas al año, con los picos de floración que generalmente ocurren luego de la reposición de la humedad del suelo tras un período de sequía. En muchas variedades de naranjas y mandarinas, el desarrollo de la coloración de la cáscara se asocia a una baja estacional de la temperatura al final del período de maduración. La ausencia de este período frío produce frutas maduras de color verde o de coloración irregular, no aptas para la comercialización. Estas razones hacen la recolecta de fruta más difícil en los trópicos y frecuentemente resulta en cosechas donde se mezclan frutas de maduración óptima con frutos verdes o muy maduros, lo que hace que la producción en estas áreas sea destinada más a la elaboración de concentrados que a la comercialización de fruta (Burke, 1967).

Entre las plagas que afectan el cultivo de los cítricos, las más importantes son las moscas de las frutas (Familia Tephritidae, orden Diptera) y las escamas y cochinillas (Superfamilia Coccoidea, orden Homoptera). Los insectos escama no solo han sido muy destructivos en cítricos, sino que son las principales plagas de muchos otros cultivos tropicales y subtropicales (Marlatt, 1900).

Las escamas son pequeñas e inconspicuas, pero se multiplican rápidamente, llegando a infestar en poco tiempo una planta en su totalidad, el crecimiento del árbol aminora y disminuye el volumen de su producción. La mayoría de las especies importantes que atacan a los cítricos pertenecen a la familia Diaspididae (Marlatt, 1900). Esta familia es la más grande y especializada de toda la superfamilia y constituye uno de los grupos más importantes de plagas en la agricultura (Beardsley y González, 1975; Borror et al, 1978; Miller y Kostarab, 1979; Rosen y DeBach, 1978).

Algunas especies de escamas son oligófagas o monófagas, pero muchas son extremadamente polífagas; infestan con más frecuencia plantas perennes, afectando todas las partes aéreas. Debido a su alta capacidad reproductiva, su habilidad de sobrevivencia y su resistencia al control químico, muchas especies son destructivas de frutales y ornamentales.

El daño a la planta puede ocurrir por el efecto de la extracción de sustancias o por el efecto de la saliva inyectada por el insecto. Los ataques fuertes sobre las ramas, brotes y tronco pueden causar decoloración, deformación y fisuras, reducción del crecimiento y debilidad general de la planta, así como el resecamiento de ramas, pérdida de la cosecha y eventual muerte del árbol (Rosen y DeBach, 1978). Las hojas infestadas pueden mostrar pérdida de clorofila, abscisión y hasta puede ocurrir la defoliación

total de la planta, resultando en la pérdida de la cosecha y en la muerte del árbol. La fruta infestada se nota manchada y disminuye su valor comercial, sobre todo en los mercados exigentes de fruta fresca. Si la fruta es atacada temprano en su desarrollo, puede resultar deformada o reducida en tamaño y puede caer prematuramente (Rosen y DeBach, 1978).

Entre las escamas que atacan a los cítricos, la escama coma, Lepidosaphes beckii (Newmann) es una de las plagas más importantes en todo el mundo, debido a que es afectada fuertemente en más áreas cítricas diferentes que cualquier otra especie. Ha sido una plaga mayor de los cítricos en ciertas áreas costeras del sur de California, el área del Golfo de México (English y Turnipseed, 1940), Florida (Simanton, 1976), Irán, Sudáfrica, el área del Mediterráneo y países productores de Sudamérica (Clausen, 1978). Alcanza su máximo desarrollo en las áreas húmedas. Se cree que el área de origen de este insecto está en el Lejano Oriente, donde también existen sus enemigos naturales más eficaces. Se han descrito 49 hospederos de esta escama (Merrill, 1953) pero sus hospederos más importantes son los cítricos; los otros reportes son dudosos (Rosen y DeBach, 1978).

La escama coma se encuentra asociada con frecuencia a la escama fina, Lepidosaphes gloveri (Packard), la cual se supone que se originó en China. Se encontró por primera vez en Florida en 1838 y rápidamente se convirtió en una plaga

seria en este estado y en la región del Golfo de México. Posteriormente su importancia disminuyó tal vez debido a la acción de los enemigos naturales (Marlatt, 1900). En 1889 ó 1890 entró en California, pero no se desarrolló como plaga seria. Actualmente está distribuida por todas las regiones cítricas del mundo como una plaga menor (Clausen, 1978; Marlatt, 1900; Rosen y DeBach, 1978). Se ha reportado como polífaga en los trópicos, pero en el Mediterráneo y otras regiones solo se ha registrado en cítricos (Rosen y DeBach, 1978).

Aunque ambas especies se encuentran en Costa Rica y han sido reportadas como plagas en cítricos (Corrales, 1980), con muy poca frecuencia se encuentran brotes importantes que causen pérdidas a los citricultores.

#### Características del ciclo de vida:

El desarrollo de las escamas diaspinas comprende cinco estadios para los machos y solo tres estadios para las hembras, debido a que estas son neoténicas, o sea, alcanza la madurez sexual en un estadio larval (Beardsley y González, 1975). El primer estadio en ambos sexos es activo, posee patas, antenas y ojos funcionales y es capaz de desplazarse cortas distancias buscando un lugar apropiado donde asentarse. Una vez localizado, el insecto inserta sus piezas bucales chupadoras en el tejido de la planta y comienza a alimentarse. En este momento, el insecto se hace



sedentario y no vuelve a desplazarse durante el resto de su vida. Una vez asentado, los túbulos de Malpighi y las glándulas que cubren el cuerpo del insecto, producen una secreción serosa, en forma de filamentos (Gómez-Menor, 1940, Rosen y DeBach, 1978).

Llegado el momento de la primera muda, el exoesqueleto se abre entre las antenas y el rostro, muy cerca de este y la exuvia resultante se mantiene unida a la parte anterior del animal. El aspecto del segundo estadio es diferente, carece de patas y ocelos y las antenas se han reducido considerablemente (Gómez-Menor, 1940). El insecto comienza ya a secretar el material que constituirá su cubierta o escudo a través de una serie de glándulas que se encuentran en el pigidio.

Hacia el final de este estadio se evidencia dimorfismo sexual, los machos son más alargados y aparece pigmentación ocular e histoblastos que originaran las patas y las alas. El tercer y cuarto estadio de los machos se conoce como la prepupa y la pupa respectivamente. Durante estos estadios los machos ya no se alimentan. En la prepupa el pigidio no es evidente y las yemas de los apéndices aumentan de tamaño; el estadio pupal posee apéndices rudimentarios pero bien definidos, una "lanceta" genital, manchas oculares y el inicio de escleritos torácicos imaginales. Finalmente, luego de la última muda, los machos emergen de la escama en forma de insectos alados, con un par de alas, ojos, antenas.

largas, tres pares de patas y sin piezas bucales. La metamorfosis de los machos de *Coccoidea* es esencialmente similar a la metamorfosis completa que caracteriza a los órdenes de insectos holometábolos (Beardsley y González, 1975).

La hembra, solo sufre una muda más, el aspecto del tercer estadio es similar al segundo estadio. La exuvia de la segunda muda se libera del mismo modo que la primera muda y se acumula delante del animal, inmediatamente después de la primera exuvia, constituyéndose en parte de la cubierta o escudo del insecto (Rosen y DeBach, 1978). Así, el escudo de la hembra madura está formado por los restos de dos mudas y la secreción producida por sus glándulas, en tanto que el escudo del macho lo forma solo la exuvia de la primera muda y la secreción del segundo estadio.

La hembra es copulada poco después de la segunda muda y sigue depositando material en su cubierta, probablemente hasta que llega el momento en que empieza a depositar los huevos; estos se acumulan debajo de la cubierta, quedando los más viejos en el extremo distal, y los más jóvenes junto al cuerpo de la madre.

En *L. beckii* los huevos son de color blanco, y se encuentran sin un orden regular debajo de la cubierta, que es bastante ancha. En *L. gloveri* son de color blanco cuando están recién puestos pero se tornan violeta a medida que maduran. En esta especie los huevos son puestos en dos

hileras ordenadas bajo la cubierta, que es más estrecha.

Los machos adultos, al emerger, buscan a las hembras para copularlas, probablemente guiados por feromonas. La producción de éstas solo ha sido demostrada en dos especies de la familia. En la escama roja de California, Aonidiella aurantij, se ha encontrado que un macho es capaz de copular hasta 30 hembras, con un promedio de 12 (Beardsley y González, 1975).

Las escamas se dispersan naturalmente durante el primer estadio, pero la distancia que pueden recorrer es bastante limitada (Hulley, 1957). Se pueden dejar llevar por el viento para dispersarse de una planta a otra, pero probablemente el modo más eficaz de transporte es a través de la acción del hombre, mediante el trasiego de material infestado de una región a otra sin las apropiadas medidas cuarentenarias (Beardsley y González, 1975).

#### Control:

El control químico de las escamas es bastante difícil, debido a sus hábitos chupadores y a la cubierta que les protege de los insecticidas de contacto. Inicialmente su control se llevaba a cabo por medio de exposición a gas cianhídrico (Lelong, 1906; Marlatt, 1900), con este método era necesario encerrar el árbol en una especie de tienda de tela y liberar el gas adentro. Dosis excesivas del gas pueden causar daños en la planta y la fruta (Klotz, 1973),

además de riesgos a la salud de los trabajadores.

Los primeros intentos de control biológico de L. beckii registrados en la literatura se efectuaron en California. Inicialmente se introdujeron dos especies de Coccinellidae (Coleoptera) desde Australia en 1891, una de Nitidulidae (Coleoptera) del sur de China en 1932 y otra de Coccinellidae desde Brasil en 1934. Todos fueron reportados como establecidos, pero en la actualidad solo es común Lindorus lophonthae (Coccinellidae) de Australia. En 1948 se introdujo desde China y Formosa una especie de Thysanoptera y otra de Coccinellidae, pero ninguna de estas se estableció.

Aphytis lepidosaphes (Hymenoptera: Aphelinidae) fue introducido desde China en 1948-1949 y liberado en una parcela experimental, donde las colonias iniciales fueron diezmadas por un invierno muy frío que ocurrió entre 1949-1950. Se hicieron liberaciones adicionales en los años subsiguientes, así como nuevas introducciones desde Hawaii y Burma en 1958 y desde Turquía en 1960 (DeBach y Landi, 1961; Rosen y DeBach, 1978).

En 1950 se introdujo también Physcus fulvus (Aphelinidae), en 1954 Prospaltella sp. c. elongata (Aphelinidae) obtenidas de Irán y en 1957 Chilochorus discoideus (Coccinellidae) desde Kenya; ninguno de estos logró establecerse (Rosen y DeBach, 1978).

A. lepidosaphes se estableció en California y

produjo un control parcial de la escama coma, que fue necesario reforzar con un programa de manejo integrado usando plaguicidas de un modo racional, que permitió la sobrevivencia del parasitoide (DeBach y Landi, 1961). Posteriormente, la avispa fue llevada desde California a otras partes del mundo, como Texas, Florida, México, Chile, Italia, Ecuador, Chipre, Brasil y Grecia (Rosen y DeBach, 1978); sin embargo, también se observó su ingreso espontáneo (ecesis) a muchos lugares. En Florida, se descubrió su presencia poco antes de hacer la liberación del material enviado desde California (DeBach 1971; DeBach y Landi, 1961; Rosen y DeBach, 1978; Simanton, 1976). Se le descubrió en Israel, Argentina y otros países. En el área del Caribe ha sido reportado en Puerto Rico, Jamaica, Guadalupe y El Salvador (DeBach, 1971).

De las importaciones que ha hecho el hombre, ha ocurrido una tasa muy alta de éxitos, 9 establecimientos en 13 importaciones, y en cada país donde ha sido registrada se ha encontrado control biológico completo o sustancial. Existe poca o ninguna documentación y menos comprensión del control biológico que ha ocurrido en muchos de los países donde ha ocurrido ecesis (DeBach, 1971).

La historia del control de la escama fina es menos extensa, debido quizás a que siempre ha sido una plaga menor. En 1948 se introdujo Prospaltella elongata (Aphelinidae) desde China; Aphytis immaculatus (Aphelinidae) fue criado de

material de Lepidosaphes sp. importado de Formosa en 1952 y liberado en California. Se reportó establecimiento de la primera especie, pero no de la segunda.

Posteriormente, Muma y Selhime (1966) reportaron la presencia de Aphytis lepidosaphes sobre L. gloveri. En relación con la eciosis de A. lepidosaphes en Florida, a finales de los años 50, Simanton (1976) reportó una reducción dramática en las poblaciones de L. beckii, y un aumento repentino de las poblaciones de L. gloveri y Parlatoria pergandii, que posteriormente se estabilizaron a los niveles previos a 1960.

Con el presente estudio, se pretende profundizar acerca de la biología de L. beckii y L. gloveri en Costa Rica. Para esto, se intentó estudiar el ciclo biológico de estas especies en nuestro clima tropical, considerando su dependencia de la temperatura, y considerando también su fecundidad y su capacidad de dispersión. Además se estudiaron cohortes en el campo, tratando de medir la mortalidad y de identificar los agentes causantes de esta. Todo esto se hizo con la intención de aclarar y documentar por qué razón L. beckii y L. gloveri, a pesar de que nunca se ha hecho un programa de lucha biológica, no constituyen plagas importantes en las plantaciones de cítricos de Costa Rica y si estas especies tienen el potencial de convertirse en tales.

## Materiales y Métodos:

### I. Ciclo de vida:

Se sembraron 16 árboles de naranja dulce (Citrus sinensis var Valencia) injertadas sobre patrones de naranja agria (Citrus aurantium) en envases plásticos de aproximadamente 6 litros, en una mezcla de tierra de cafetal y cascarilla de arroz. Cada planta fue cubierta con una bolsa hecha de tela de nylon, para evitar la entrada de insectos u otros organismos no deseados en el estudio. Además, los envases plásticos se colocaron sobre platos de aluminio llenos de agua, con el fin de mantener el suelo dentro de los envases húmedo y formar una barrera contra la entrada de hormigas. Este sistema se instaló en un invernadero de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica; ubicado en el campus universitario de San Pedro de Montes de Oca a una altitud de aproximadamente 1100 m.s.n.m., en una hilera orientada de suroeste a noreste.

Se llevó un registro diario de la temperatura del aire dentro del invernadero mediante un termógrafo y se tomó la temperatura del aire afuera y adentro de las bolsas con termómetros de mercurio; luego se calculó una recta de regresión con estas medidas y con dicha ecuación se estimó la temperatura dentro de las bolsas en todo momento a partir de la lectura de la temperatura del aire que se obtuvo con

el termógrafo. En la Figura 1 se muestra la temperatura promedio dentro de las bolsas durante cada mes que duró el estudio.

Una vez instalado el sistema se trajo hojas de cítricos colectadas en Piedades de Santa Ana y Sabanilla de Montes de Oca, Provincia de San José infestadas con hembras grávidas de Lepidosaphes beckii y de Lepidosaphes gloveri, las cuales llamaremos "hojas infestantes". Cada hoja infestante se lavó previamente con abundante agua, para eliminar cualquier individuo de primer estadio que se encontrara caminando sobre la hoja y luego se prendió con un alfiler a una hoja escogida al azar de una de las plantas dentro del invernadero, también escogida al azar, y se mantuvieron así durante 24 horas aproximadamente, para permitir que las ninfas recién eclosionadas durante ese período, pudieran establecerse en la hoja de la planta experimental.

Transcurridas 24 horas, se retiraron todas las hojas infestantes, y con ayuda de un lente de aumento 10X se ubicaron todos los primeros estadios asentados que fue posible encontrar; su posición relativa con respecto a otros individuos y a las venas de la hoja, así como la especie, se registraron en un mapa que se hizo para cada hoja infestada, las cuales fueron etiquetadas, al igual que la planta donde se encontraban. Cada 48 horas se observó la condición de cada individuo y se registró la fecha en que se observó



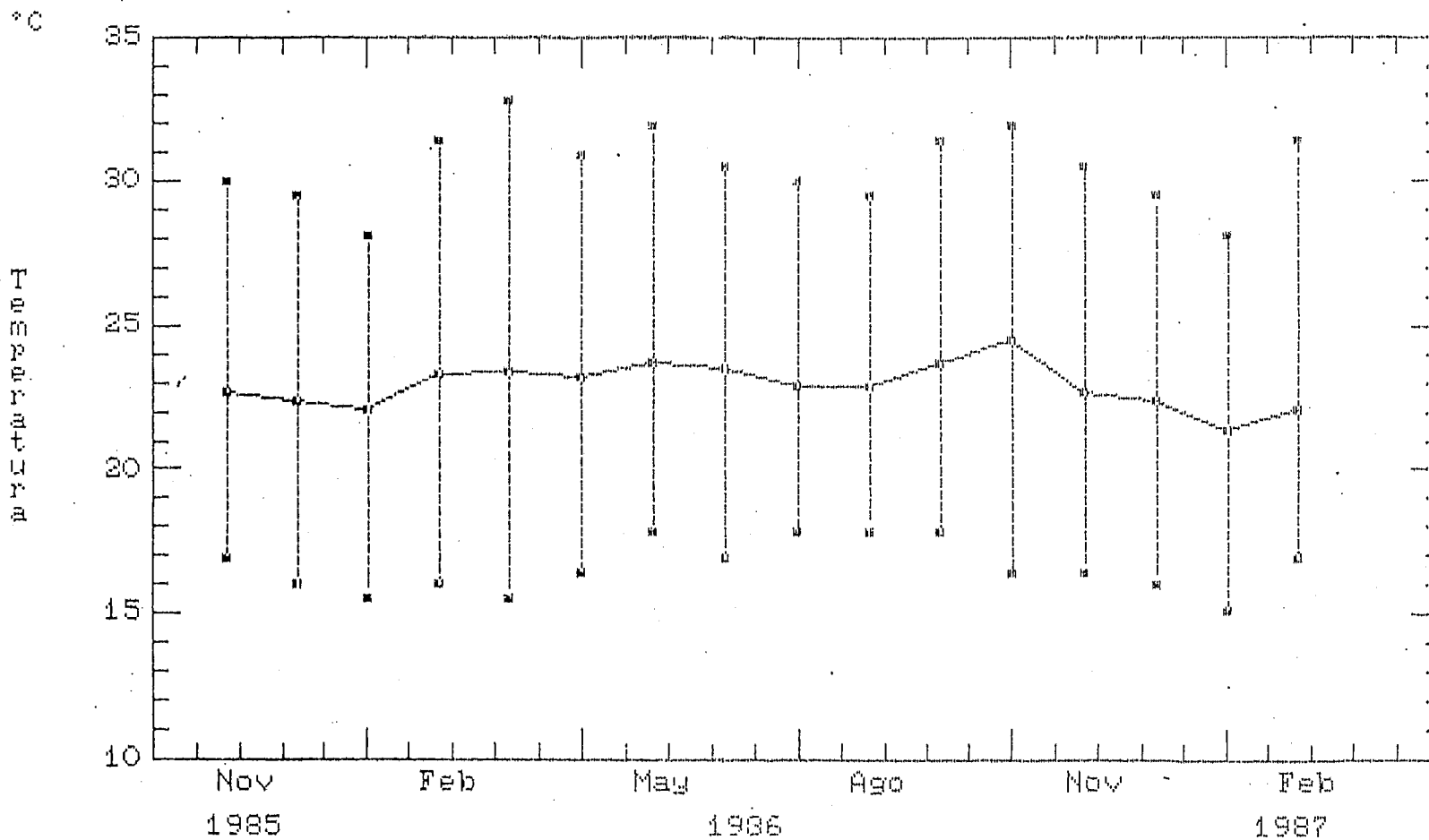
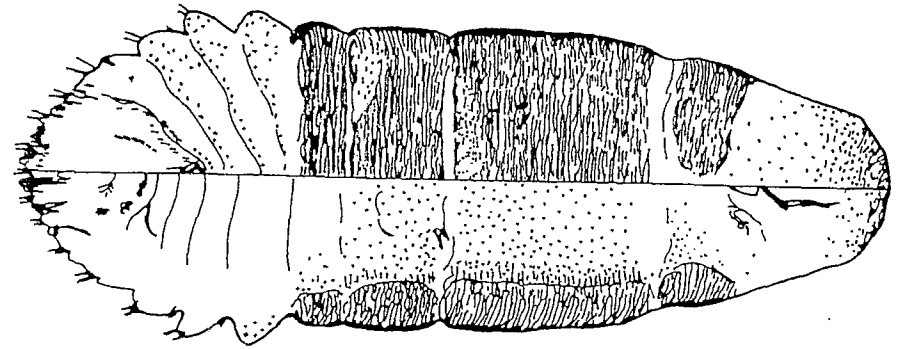
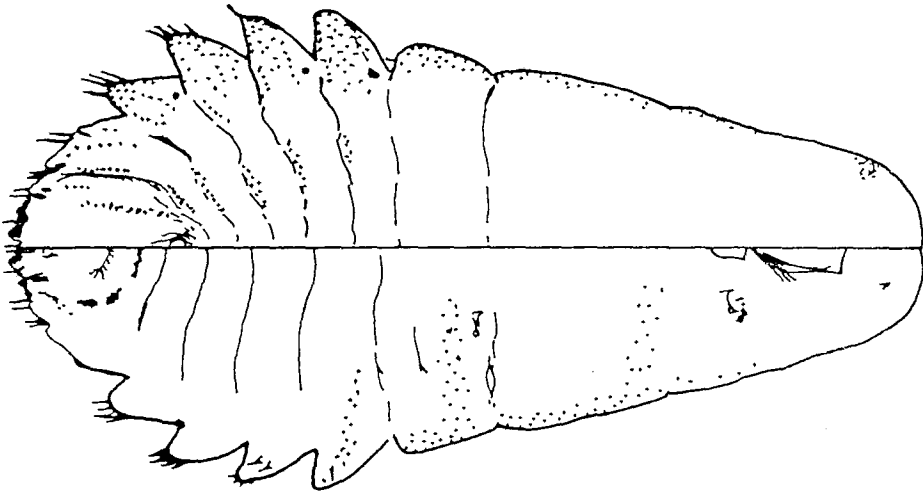
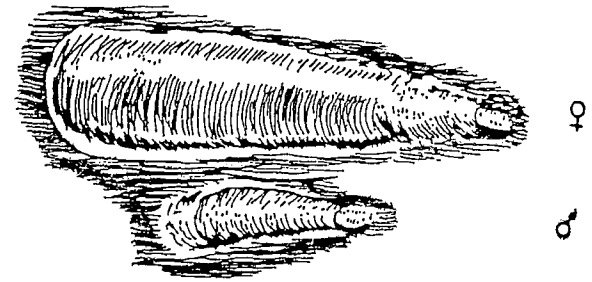
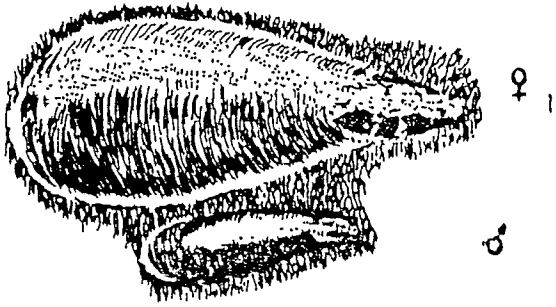


Figura 1. Temperatura promedio mensual dentro de las bolsas.  
Las barras indican maximos y minimos mensuales.

mudas, reproducción o muerte y el sexo de cada individuo.

Se consideró como fecha de la primera muda el momento en que se observó la deposición de secreción detrás de la exuvia; fecha de la segunda muda, cuando se vió al individuo separado de su siguiente exuvia; fecha de reproducción como la fecha en que se observó emergencia de nuevos primeros estadios y fecha de muerte el momento en que dejó de verse el individuo en cuestión. No se tomó en cuenta las mudas de los estadios segundo y pupales de machos, debido a que no ocurre ningún cambio observable en la cubierta, ni la muerte por vejez de las hembras que alcanzaban la reproducción ni de los machos que alcanzaban la primera muda, pues no fue posible determinar si emergieron como adultos o murieron durante los estadios pupales; así mismo no fue posible registrar una fecha exacta de muerte de algunos individuos que detenían su desarrollo, debido a que en estos casos la cubierta del animal podía permanecer adherida a la hoja, aunque estuviera muerto. El sexo se determinó con facilidad después de la primera muda, gracias al dimorfismo que se observa en la deposición de la cubierta (figura 2).

Una vez que se obtuvo una población de densidad aceptable en algunos de los árboles del invernadero, las siguientes infestaciones se efectuaron con hojas infestantes tomadas de dichos árboles. A pesar de que este procedimiento no debe dar una idea de la variabilidad



A

B

Figura 2. Forma de las cubiertas de ambos sexos y anatomía de la hembra de a) *Lepidosaphes beckii* (Newm.) y b) *L. gloveri* (Pack.). (tomado de Davidson, 1980).

genética real de las poblaciones en el campo, se decidió usarlo debido a que en la mayor parte del año estas escamas son relativamente escasas en el huerto donde se colectaron.

Usando los datos de temperatura calculados a partir del registro del termógrafo, se transformó la duración de cada estadio de cada individuo en grados-día, usando el método descrito por Barkesville y Emin (1969). Arbitrariamente se escogió como umbral de desarrollo la temperatura mínima menor experimentada por los insectos (15,1°C), ya que no existen suficientes datos de desarrollo a temperatura constante como para calcular una función de tasa de desarrollo como la descrita por Taylor (1981), ni se contó con el equipo necesario para obtener estos datos.

El experimento se llevó a cabo entre noviembre de 1985 y febrero de 1987.

## II. Dispersión, fecundidad y alimentación:

### a.- Dispersión:

Se escogieron hojas de los mismos arbolitos de naranja dulce usados en los estudios de ciclo de vida, en las cuales se había asentado en el haz una sola hembra de Lepidosaphes beckii o de Lepidosaphes gloveri, o en las cuales se eliminaron todos los individuos asentados, excepto una hembra. Las hojas se mantuvieron unidas al árbol. Se permitió que las hembras fueran copuladas y que su descendencia eclosionara, se dispersara y asentara

libremente.

Una vez que la mayoría de la descendencia había alcanzado el segundo estadio, cuando es posible diferenciar sexos, se midió con un calibrador la distancia más corta entre el lugar donde estaba la madre y el lugar donde estaba el individuo en cuestión. Se anotó la superficie sobre la cual se asentó y la dirección de la distancia medida, (arriba, abajo, derecha e izquierda), la hoja se encontraba en posición vertical u oblicua con el peciolo hacia arriba.

Las distancias recorridas por machos y hembras de cada especie se tabularon por aparte y se compararon con una prueba de Kolmogorov - Smirnov para dos muestras.

#### b.- Fecundidad:

Se colectaron hembras grávidas de ambas especies y se contó el número de huevos y el número de cáscaras (huevos eclosionados) encontradas bajo la cubierta. Para estimar el tamaño del animal, se midió, con ayuda de un microscopio equipado con una escala en el ocular, la longitud expuesta de la segunda exuvia, desde el punto donde termina la primera hasta donde termina la segunda exuvia, y se midió la longitud de la cubierta secretada, desde donde termina la segunda exuvia hasta donde finaliza la secreción (Figura 3).

Se anotó también si la madre al estar viva o muerta en el momento del conteo. Para estimar la densidad a la cual se desarrolló la madre, se midió la longitud y el

ancho de la hoja en la que se encontraba y se contó el número de individuos de cualquier edad que habían en esta. Para tener una medida del cuerpo del animal, se montaron estos en portaobjetos y se les midió el ancho en la base de dos paletas en el pigidio, que es la región más quitinizada del cuerpo (Figura 4).

La fecundidad se definió como el número de huevos que una hembra puso y se calculó sumando el número de huevos y el número de cáscaras contadas. El análisis se hizo solo sobre las hembras que se encontraban muertas en el momento del recuento, pues solo con estas había certeza de que depositaron todos los huevos que iba a poner en su vida.

c. - Alimentación:

Para cuantificar la cantidad de alimento que un individuo necesita, se midió el área clorótica que aparece alrededor de la zona de asentamiento del animal, y que es resultado de la succión de material alimenticio por parte de este, mediante su probocis. Esto se logró tomando fotografías del animal a partir del momento en que se notó la clorosis, aproximadamente unos 20 ó 30 días desde el momento del asentamiento. Se tomaron fotografías semanalmente, hasta el momento en que el animal desapareció o, para los machos, hasta que habían emergido.

Se usó una cámara de 35 mm. provista de un lente normal y equipada con anillos de extensión, y con un marco de

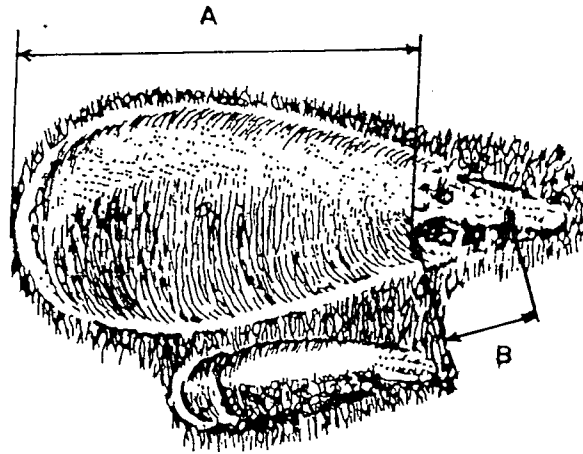


Figura 3. Medidas hechas sobre la cubierta de ambas especies de Lepidosaphes. a) largo de la secreción; b) largo de la exuvia.

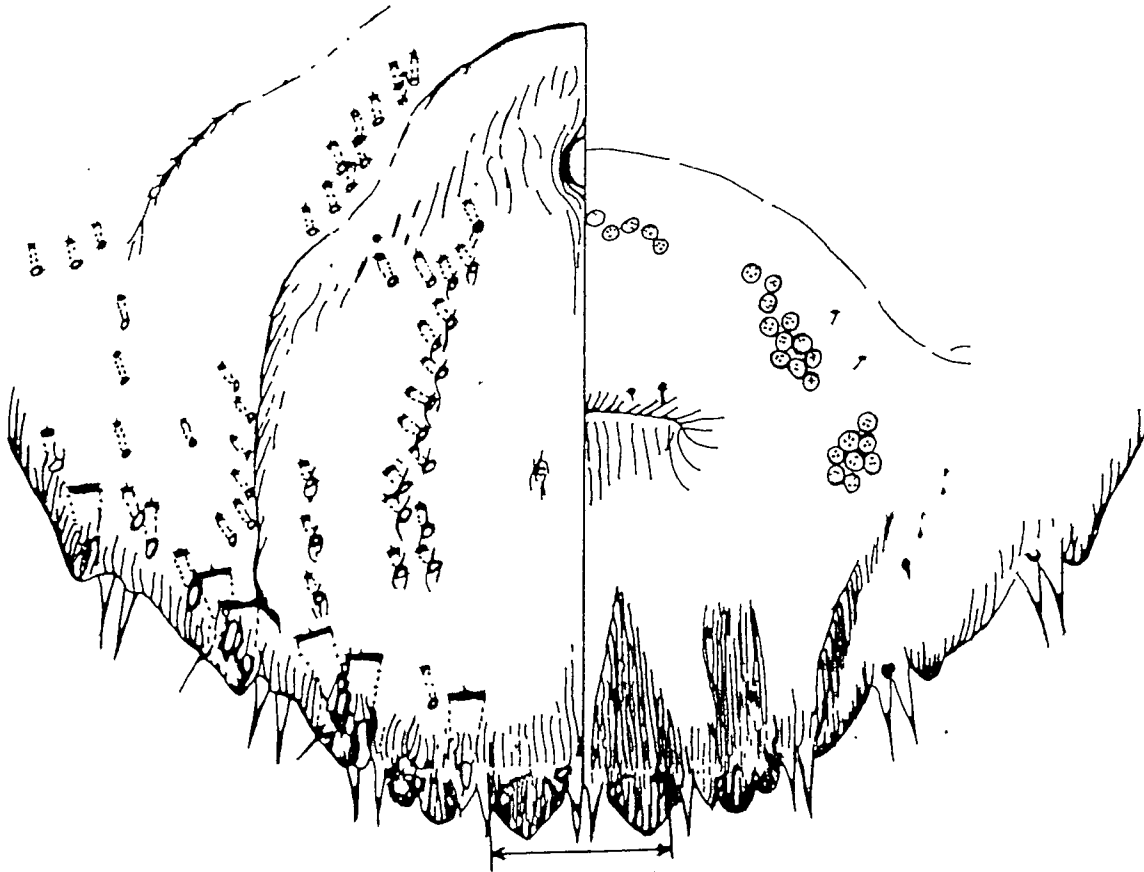


Figura 4. Medidas hechas sobre el pigidio de ambas especies de Lepidosaphes.

alambre que mantenía la hoja donde se encontraba el espécimen a fotografiar a una distancia óptima de enfoque. Se usó iluminación al trasluz con una fuente de luz para estereoscopios. Se usó película en blanco y negro, el lente estaba equipado de un filtro rojo para aumentar el contraste entre el área clorótica, de color amarillo, y el resto de la hoja verde. Los negativos, una vez revelados, se colocaron en una ampliadora y se hicieron dibujos de las áreas cloróticas, los cuales se recortaron y se midieron con un medidor de área foliar.

Como en los casos anteriores, se registró la especie, el sexo y la fecha de nacimiento de los ejemplares fotografiados.

### III. Tablas de vida:

Esta parte del estudio se efectuó entre marzo de 1986 y julio de 1987, en una finca de frutales ubicada en Piedades de Santa Ana, Provincia de San José, a 870 m.s.n.m., donde se cultivan mango (Mangifera indica), jocote (Spondias purpurea) y varias variedades de cítricos (Citrus spp.) principalmente naranja dulce, mandarina y limón dulce. Existen otros frutales de menor importancia en cuanto a número de árboles y producción, como la guayaba (Psidium guajava).

Se infestó árboles de naranja dulce con insectos criados en el laboratorio, del mismo modo como se hizo con



las plantas en el invernadero en el estudio del ciclo de vida. Se colocaron hojas infestadas con hembras grávidas unidas por alfileres a hojas escogidas al azar en el árbol; se mantuvieron así durante 24 horas aproximadamente y luego se contó y ubicó sobre un diagrama, el número de ninfas de primer estadio que se pudo encontrar.

Una vez realizado esto, se hicieron visitas semanales a la zona de estudio, durante las cuales se registró la especie, el sexo, el estado de desarrollo en el cual se encontraron las escamas y la fecha en que desaparecieron o que se notó que se habían reproducido o habían muerto, junto con la causa probable de muerte. También se colectaron otros insectos asociados a las escamas.

Las causas de muerte se clasificaron de acuerdo a como fue posible identificarlas: se clasificó como atacadas por parasitoides aquellas escamas que presentaban agujeros de emergencia, de forma circular bien definida; como atacadas por depredadores aquellas que mostraban roturas en la cubierta o que se encontraban volteadas; atacadas por hongos, aquellas que mostraban un cuerpo fructífero de color anaranjado; como fallo en el desarrollo de origen no determinado a aquellos individuos que no alcanzaron la siguiente muda o aquellas hembras de segundo estadio que no se reprodujeron. Esta última categoría no se pudo aplicar a los machos, pues estos emergen a su estadio adulto dejando

la cubierta unida a la hoja, de modo que la única manera de saber si están vivos es levantándola, lo que hubiera obligado a eliminar al individuo del estudio. En estos casos se consideró que completaron su ciclo de vida si alcanzaron el primer estadio y no desaparecieron por un período no menor de 70 días, tiempo aproximado de duración de los estadios larvales del macho (DeBach y Landi, 1961, English y Turnipseed, 1940). Se clasificó como causa de muerte indeterminada a aquellos individuos que desaparecieron antes de alcanzar la reproducción sin dejar evidencia alguna de su presencia anterior y finalmente, se clasificó como interferencia un caso en que se observó dos escamas que se encontraban asentadas de manera contigua, tanto que al crecer una fue capaz de levantar a la otra.

Para la identificación de los enemigos naturales se hicieron colectas de escamas en el campo y se llevaron al laboratorio, donde se colocaron en "cajas de emergencia", durante unos 15 días aproximadamente, para recoger los parasitoides que emergieron, los cuales se enviaron a especialistas para su identificación. También se llevaron árbolitos infestados con escamas desde el invernadero y se colocaron en el campo expuestos, durante una semana, para permitir la oviposición de parasitoides y la llegada de depredadores, ya que estos árbolitos en el campo representan parches de alta densidad de recursos, que según se esperaba, atraería a un número mayor de enemigos naturales.

Los depredadores se colectaron golpeando o agitando las ramas de los árboles y recogiendo los insectos que cayeron en un marco de tela diseñado para este fin. Estos insectos se llevaron al laboratorio, donde se colocaron en cajas de petri con trozos de hojas que estaban atacadas por escamas, y se observaron durante dos o tres días para determinar si se alimentaban de esas escamas.

Se llevó a cabo un análisis de mortalidad siguiendo el método para tablas de vida hechas sobre generaciones sencillas presentado por Southwood (1978), se escogió este debido a que las tablas que se obtuvieron cubren solo una parte del ciclo de vida que va desde el primer estadio asentado hasta los adultos, sin considerar la mortalidad de huevos en el campo ni la de los primeros estadios migrantes ("crawlers"). Aunque las generaciones no son estrictamente sucesivas, se consideraron como tales para efectuar el análisis.

Finalmente, se utilizaron los datos de temperatura máxima y mínima diaria de la estación más cercana, del Instituto Meteorológico Nacional, identificada como X84021 y ubicada en el aeropuerto Juan Santamaría, en Alajuela, a una altitud de 890 m.s.n.m. y los datos de precipitación de la estación de Santa Ana, suministrados por el mismo Instituto.

## Resultados:

### I. Ciclo de vida:

Se estudiaron seis cohortes de Lepidosaphes beckii y ocho de Lepidosaphes gloveri. Los valores obtenidos para el primer estadio de L. beckii (cuadro I) se acercan mucho a los reportados por otros autores (DeBach y Landi, 1961; English y Turnipseed, 1940) aunque difieren un poco del valor de 15 días dado por Fabres (1979).

Cuadro I. Duración en días de cada estadio en ambos sexos de Lepidosaphes beckii y L. gloveri.

Especie	estadio	sexo	n	media	s	min	max	C.V.
<u>L. beckii</u>	I	m	187	20,5	3,83	13	38	18,7
		h	44	22,0	4,22	17	35	19,2
	II	h	27	24,2	3,97	13	31	16,4
<u>L. gloveri</u>	I	m	195	20,2	2,74	13	30	13,5
		h	192	19,3	2,44	9	30	12,7
	II	h	175	22,8	1,90	19	30	8,3

La duración del segundo estadio (hembras) de L. beckii resultó ser bastante mayor de la que se ha reportado. DeBach y Landi (1961) reportaron 18,5 días a temperatura constante de  $78 \pm 2^{\circ}\text{F}$  ( $25,5 \pm 1^{\circ}\text{C}$ ). English y Turnipseed

(1940) reportaron que la segunda muda ocurría a 34,9 días desde el nacimiento, lo cual corresponde a 13,6 días desde la primera muda, que ellos habían establecido en 21,3 días. Ellos hicieron estas observaciones en un insectario desprovisto de techo en Alabama, E.U.A, durante un período de 7 años. No reportaron regímenes de temperaturas, ni tamaños de muestra.

Por otra parte, Fabres (1979) reportó la duración promedio mínima en 11 días a los regímenes de temperatura ya mencionados.

Un análisis similar se puede hacer con los datos de Lepidosaphes gloverj, pero no existen reportes previos para comparación, pues los estudios acerca de esta especie son pocos. El único del que disponemos es de Monastero (1955), realizado en Palermo, Italia, en el cual no indica promedios de duración de los estadios, sino valores máximos y mínimos, que resultan ser bastante menores que los obtenidos. Este autor tampoco aporta información acerca del régimen climático al que estuvieron sometidos los insectos.

Al observarse los datos transformados a grados-día mediante el método de Barkesville y Emin (1969), encontramos resultados similares (Cuadro II). El coeficiente de variación para cada estadio fue ahora menor, lo que indica una dispersión relativa menor en todos los casos. Utilizando el mismo método, se transformó los datos de desarrollo a temperatura constante de DeBach y Landi (1961), asumiendo

que la fluctuación era despreciable supusimos que se acumuló la misma cantidad de grados cada día, pero, obtuvimos que el primer estadio se desarrolló en 227,7 grados-día y el segundo necesitó 192,4.

Cuadro II. Duración de cada estadio de ambos sexos en las especies estudiadas. Datos transformados a grados-día.

Especie	estadio	sexo	n	media	s	min.	max.	C.V.
<u>L. beckii</u>	I	m	187	168,5	22,6	95,1	269,8	13,4
		h	44	170,7	27,2	115,7	246,8	15,9
	II	h	27	187,5	30,3	92,9	240,8	16,2
<u>L. gloveri</u>	I	m	195	165,5	21,3	107,0	242,6	12,9
		h	192	157,6	19,4	75,4	242,6	12,3
	II	h	176	178,0	17,7	91,0	225,9	9,9

Otros autores no dan datos correspondientes a la duración del primer estadio para cada sexo, lo que sí se hizo en este estudio. Para L. beckii se comparó las distribuciones de la duración del primer estadio en ambos sexos y se encontraron diferencias significativas (prueba de Kolmogorov-Smirnov,  $P < 0,001$ ). Al compararse visualmente las distribuciones (figuras 5 y 6) se puede ver que aunque la moda ocurre el mismo día en ambas distribuciones (día 18), la mayoría de los machos mudan un poco antes que la mayoría

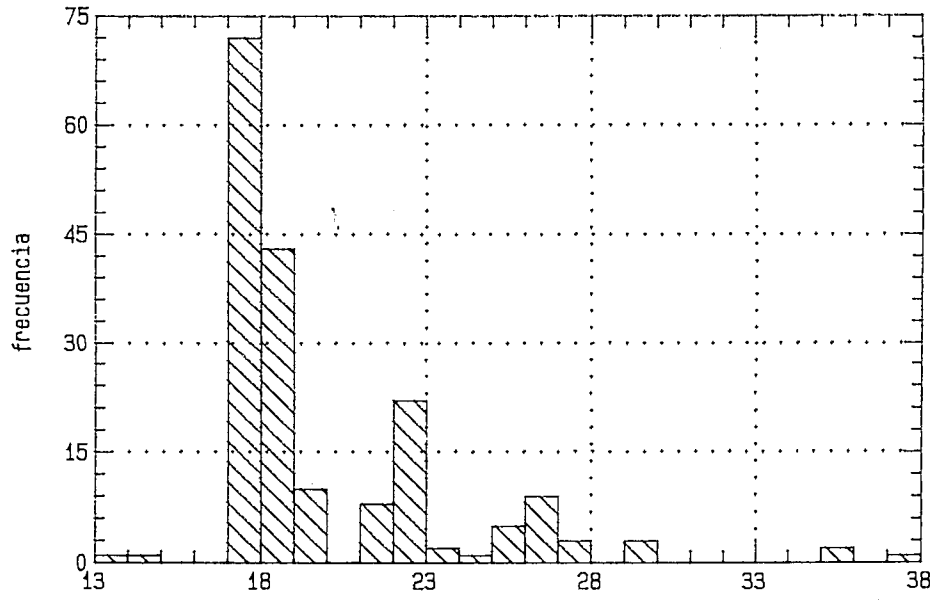


Figura 5. Distribución de la duración del primer estadio de los machos de *Lepidosaphes beckii*.

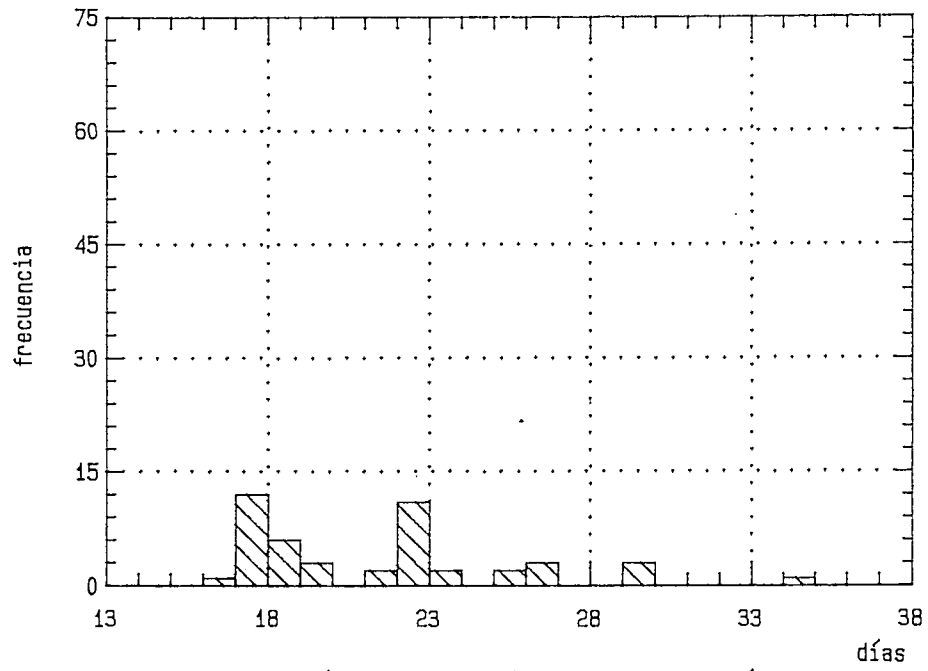


Figura 6. Distribución de la duración del primer estadio para hembras de *Lepidosaphes beckii*.

de las hembras, y si observamos los datos del Cuadro I se aprecia que la diferencia promedio es de dos días.

En L. gloveri también se comparó las distribuciones de la duración del primer estadio para ambos sexos y se encontró nuevamente una diferencia significativa (Prueba de Kolmogorov-Smirnov,  $P < 0,001$ ). En las figuras 7 y 8 se muestran histogramas de las distribuciones de frecuencia para cada sexo. En este caso vemos la moda de la distribución de los machos adelantada (día 19) con respecto a la de las hembras (día 21); la diferencia entre medias es de apenas un día, pero significativa.

Estas comparaciones se repitieron con los datos transformados a grados-día; (figuras 9, 10, 11 y 12). Nuevamente se comparó estas distribuciones y se obtuvo diferencias significativas en ambos casos (Kolmogorov-Smirnov,  $P < 0,001$ ). Ahora la diferencia en el promedio de la duración del estadio entre sexos en L. beckii es menor, de 2,2 grados-día, aunque todavía significativa, mientras que la diferencia entre los promedios en L. gloveri resulta ser de casi 8 grados-día (cuadro II), aunque no es perceptible en los histogramas.

Para determinar la influencia de la ubicación de cada individuo sobre la hoja, se comparó la duración de cada estadio con el lugar donde se encontraban. Se comparó el tiempo de desarrollo de los individuos que se encontraban asentados junto al vena media de la hoja, los que se



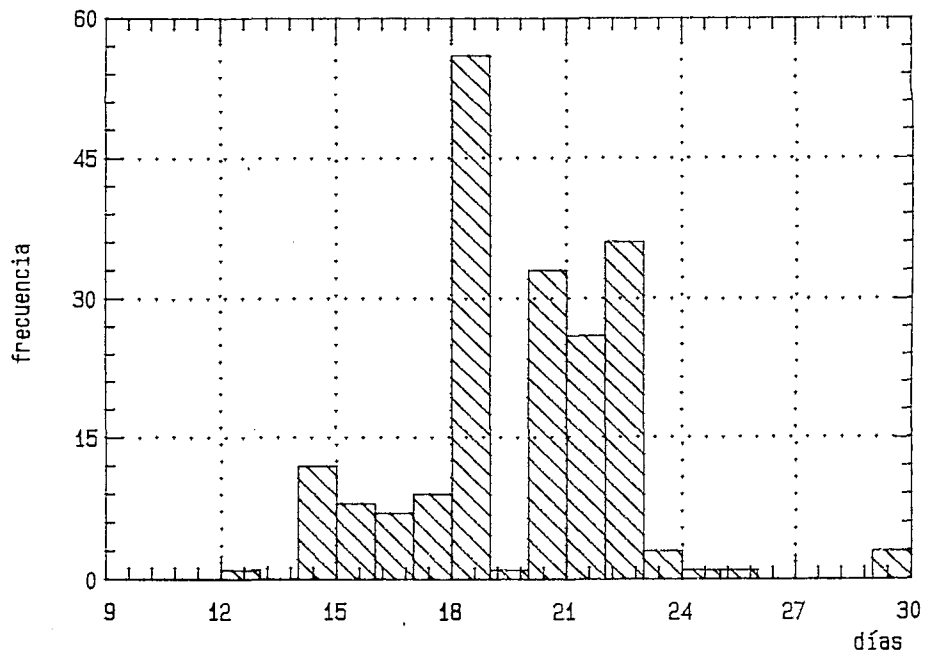


Figura 7. Distribución de la duración del primer estadio para machos de *Lepidosaphes gloveri*.

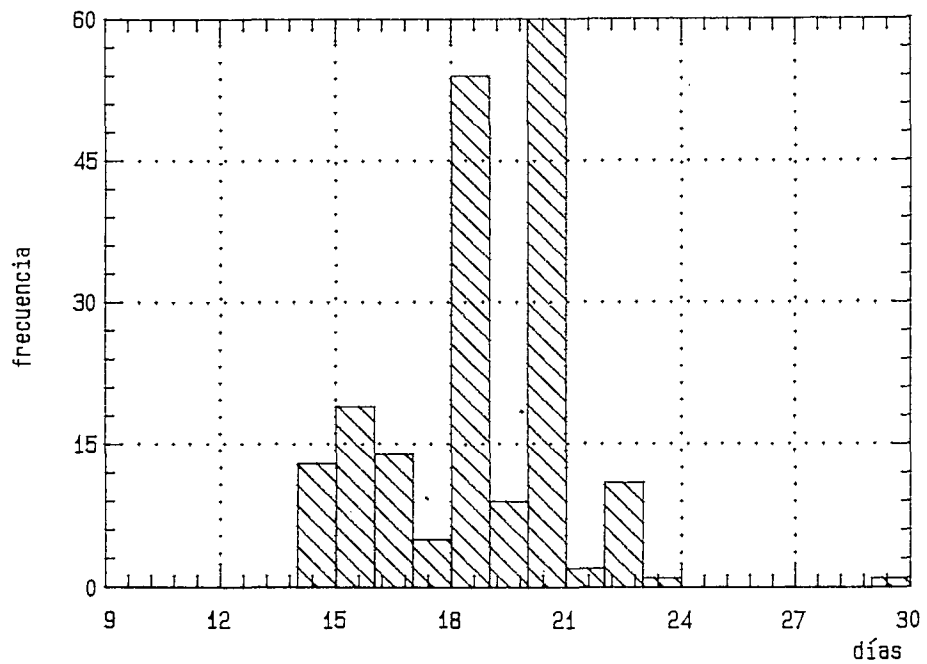


Figura 8. Distribución de la duración del primer estadio para hembras de *Lepidosaphes gloveri*.

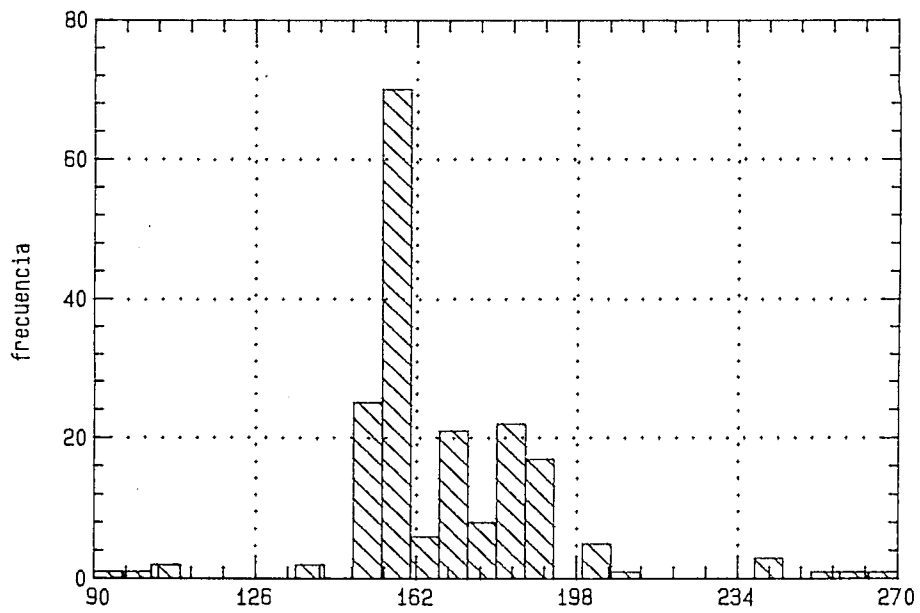


Figura 9. Distribución de la duración del primer estadio para machos de *Lepidosaphes beckii*.

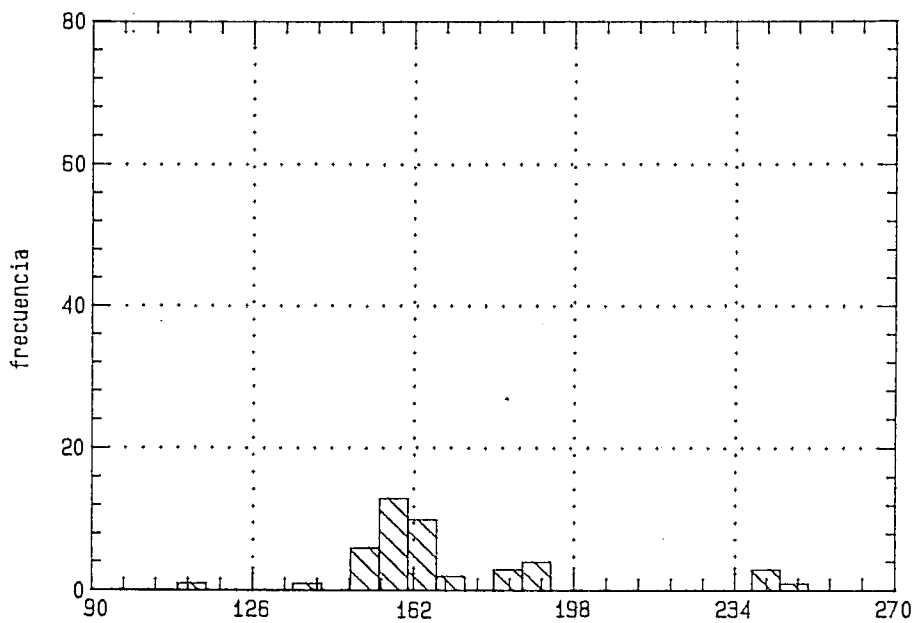


Figura 10. Distribución de la duración del primer estadio para hembras de *Lepidosaphes beckii*.

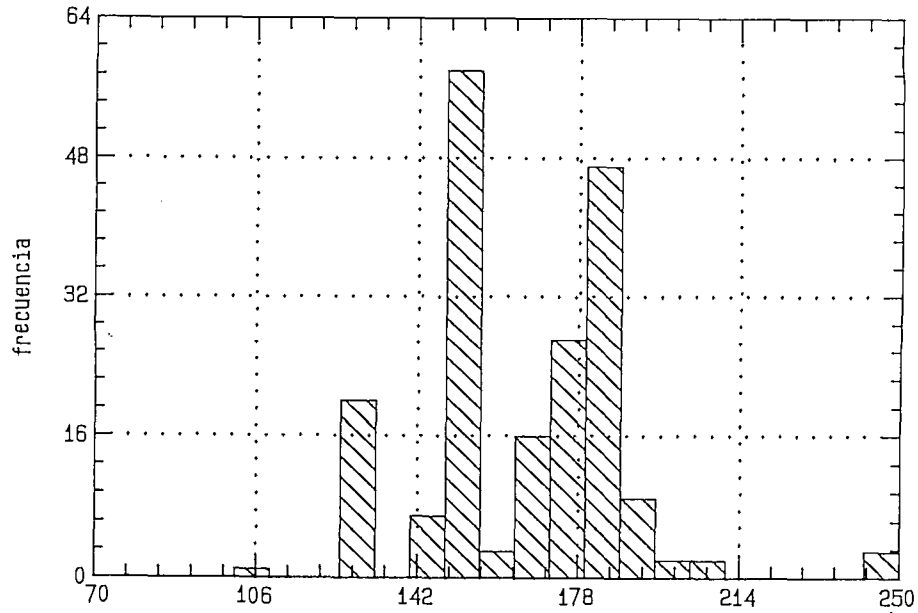


Figura 11. Distribución de la duración del primer estadio para machos de *Lepidosaphes gloveri*.

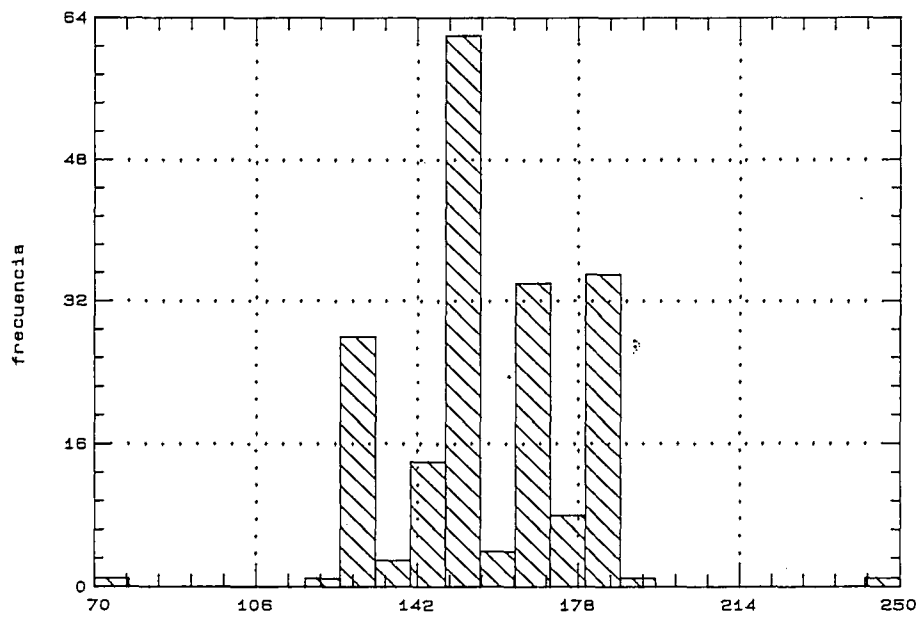


Figura 12. Distribución de la duración del primer estadio para hembras de *Lepidosaphes gloveri*.

encontraban asentados sobre alguna vena secundaria y los que se encontraban asentados sobre la lámina, sin venas cerca. Los resultados se presentan en el cuadro III. Existen diferencias significativas para algunos de los estadíos estudiados en ambas especies, predominantemente en el caso del primer estadío.

Cuadro III. Promedio, desviación estándar y máximos y mínimos de la duración en días para cada estadío de las especies estudiadas, separadas por ubicación en la hoja donde se hallaban asentadas (Prueba de Kruskal-Wallis).

Especie	<u>L. beckii</u>					<u>L. gloveri</u>				
	n	media	s	min.	max.	n	media	s	min.	max.
estadío I										
machos										
Vena media	60	20,4	3,78	13	36	99	20,5	2,73	15	30
Venas secundarias	106	20,0	2,91	18	27	53	19,4	2,80	13	20
Lámina	19	23,2	6,64	14	38	33	21,3	2,44	19	30
		K-W= 8,688 P<0,025					K-W= 11,148 P<0,001			
hembras										
Vena media	22	22,1	4,29	18	35	68	19,5	2,40	15	24
Venas secundarias	22	21,5	3,84	17	30	76	18,7	2,52	9	23
Lámina	2	25,0	7,07	20	30	41	19,8	2,22	16	30
		K-W= 1,2747 ns					K-W= 4,943 ns			
estadío II										
Vena media	13	23,6	5,14	13	28	62	22,7	2,01	20	30
Venas secundarias	16	23,9	3,76	15	31	70	22,6	1,85	19	27
Lámina	0	--	--	--	--	37	23,4	1,71	20	27
		K-W= 0,144 ns					K-W= 6,577 P<0,05			

En las figuras 13 a 15 se muestran gráficos tipo "Box and Whisker" de los juegos de datos que dieron valores

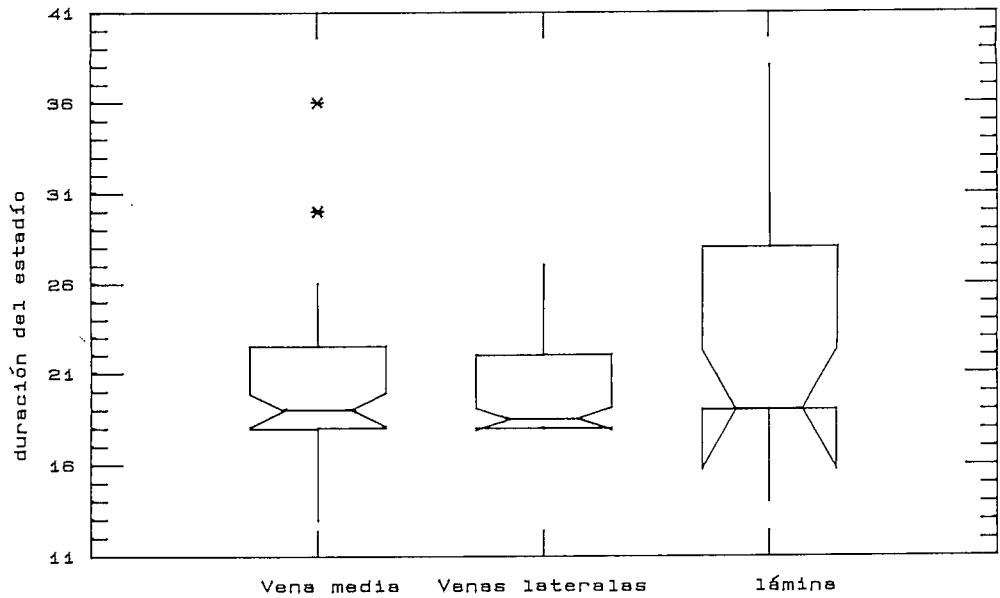


Figura 13. Comparación de la duración del primer estadio en machos de *Lepidosaphes beckii*. Test de Kruskal-Wallis  $P < 0,0025$ .

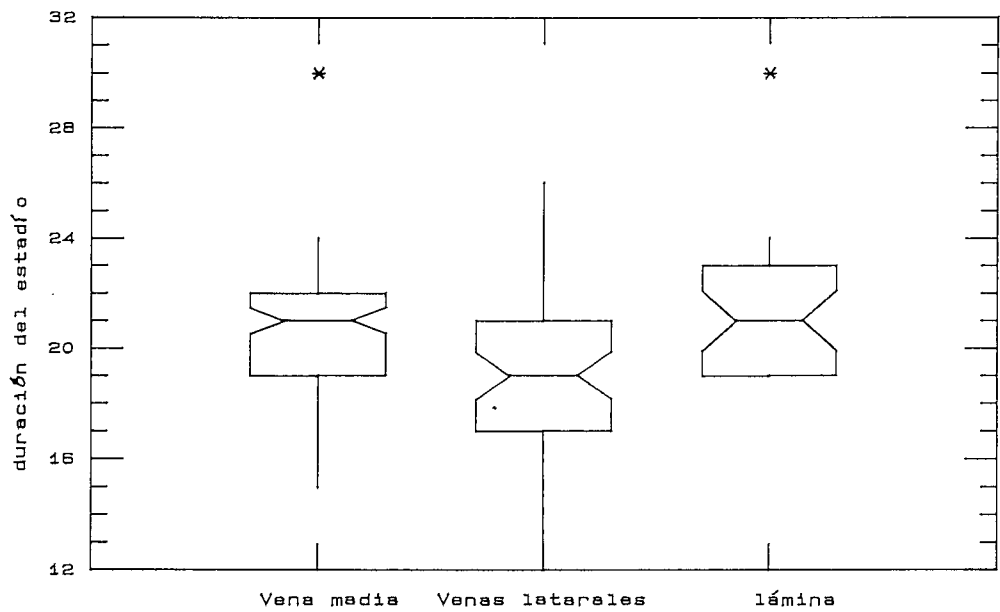


Figura 14. Comparación de la duración del primer estadio en machos de *Lepidosaphes gloveri*. Test de Kruskal-Wallis  $P < 0,01$ .

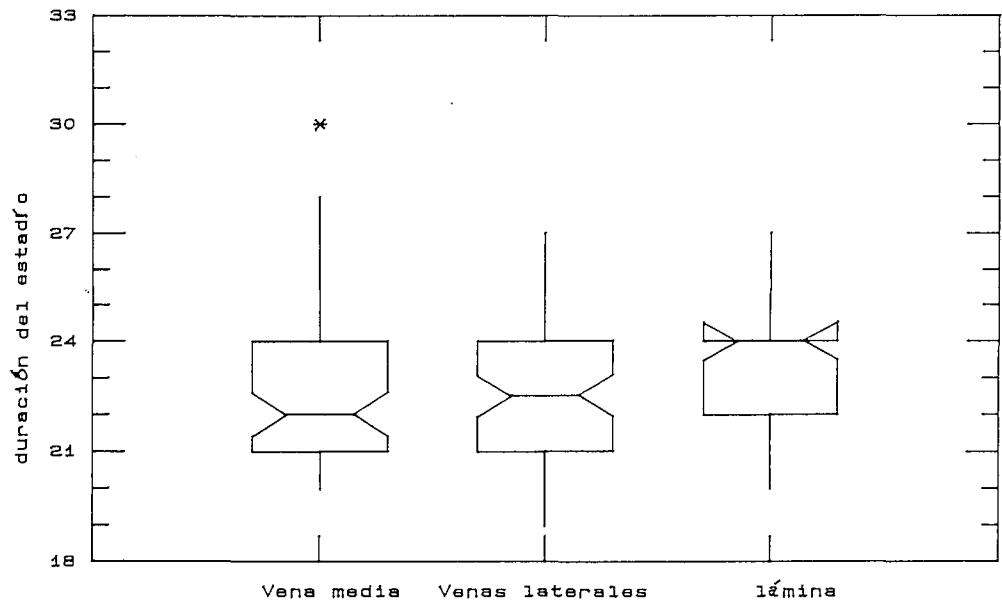


Figura 15. Comparación de la duración del segundo estadio en hembras de Lepidosaphes gloveri. Test de Kruskal-Wallis  $P < 0,05$ .

significativos en pruebas de Kruskal-Wallis. Las "cajas" centrales representan el 50% de las observaciones, contenidas entre los cuartiles superior e inferior, las líneas verticales representan el ámbito de observaciones, la línea central horizontal corresponde a la mediana, y las "muescas" a los lados de cada caja corresponden a los intervalos de confianza de la mediana al nivel del 95%. El ancho de las cajas es proporcional al número de observaciones. Se puede notar que la mediana de la duración del primer estadio fue menor en los individuos que se asentaron sobre venas laterales, esto para ambas especies.

En el último caso (figura 15, duración del segundo estadio de L. gloveri) la mediana menor ocurrió en los individuos que se asentaron junto al vena media y la mayor en los individuos que lo hicieron en la lámina.

También se calculó la correlación entre el tiempo de duración del estadio y el número de individuos presentes en la hoja al momento de nacer y al momento de su muerte, esto para buscar algún efecto de la presencia de otros individuos sobre el tiempo de desarrollo como una medida de competencia intraespecífica. Los valores de correlación y su significancia estadística se muestran en el cuadro IV. Se encontró correlación significativa entre la duración del primer estadio de los machos y el número de individuos en la hoja al momento de asentarse en ambas especies, no así en ningún estadio de las hembras de L. beckii, en cambio, las

hembras de L. gloveri mostraron correlación significativa en el segundo estadio. Los machos de L. gloveri mostraron correlación significativa entre el primer estadio y el número de individuos presentes en la hoja a la muerte, aunque en estos casos, la correlación obtenida para algunos estadios en los datos en días calendario no se repitió en los datos transformados a grados-día.

Cuadro IV. Valores de correlación entre la duración del estadio y el número de individuos presentes en la hoja, a la fecha de asentamiento y a la fecha de muerte.

Especie	Estadio	Sexo	n	# al asentamiento días	# a la muerte grados-día	# a la muerte días	# a la muerte grados-día
<u>L. beckii</u>	I	M	187	-0.2248**	-0.3523**	-0.0971	-0.1789*
		H	44	0.0202	-0.0110	0.2238	0.2589
	II	H	27	-0.1755	-0.1044	-0.3373	-0.2578
<u>L. gloveri</u>	I	M	195	0.2059**	0.1924**	0.1412*	0.1605*
		H	192	0.0599	0.1253	0.3400**	0.1323
	II	H	175	0.1886**	0.1625*	0.1672*	0.1331

\* Valores significativos al nivel de 0,05.

Las correlaciones que se encontraron significativas en L. gloveri resultaron ser positivas, lo que indica que un aumento en el número de individuos en la hoja produce un aumento en el tiempo transcurrido antes de la primera muda.



## II. Dispersión, fecundidad y alimentación.

### a.- Dispersión:

En el cuadro V se presentan los parámetros estadísticos de la distribución de la distancia recorrida por los primeros estadíos de las especies estudiadas, desde el lugar de nacimiento hasta el sitio de asentamiento. En las figuras 16 a 19 se presenta la distribución de dichas distancias.

Cuadro V. Promedio y desviación estándar de la distancia recorrida en mm, por la descendencia de 6 hembras de Lepidosaphes beckii y de L. gloveri.

	<u>L. beckii</u>		<u>L. gloveri</u>	
	machos	hembras	machos	hembras
Promedio	31,62	54,30	30,01	42,38
Desviación estándar	35,04	55,87	22,33	29,34
n	102	76	141	85

Diferencias significativas entre sexos para ambas especies, prueba de Kolmogorov-Smirnov,  $P < 0,001$ .

En las figuras 20 y 21 se muestra la distribución de la descendencia por dirección de asentamiento para cada especie; no se muestra la distribución separada por sexos, pues no se encontraron diferencias en este caso (prueba de Mann-Whitney,  $P > 0,05$  para ambas especies). En cuanto a la superficie de asentamiento, de la muestra estudiada se encontraron pocos individuos que se asentaron en una

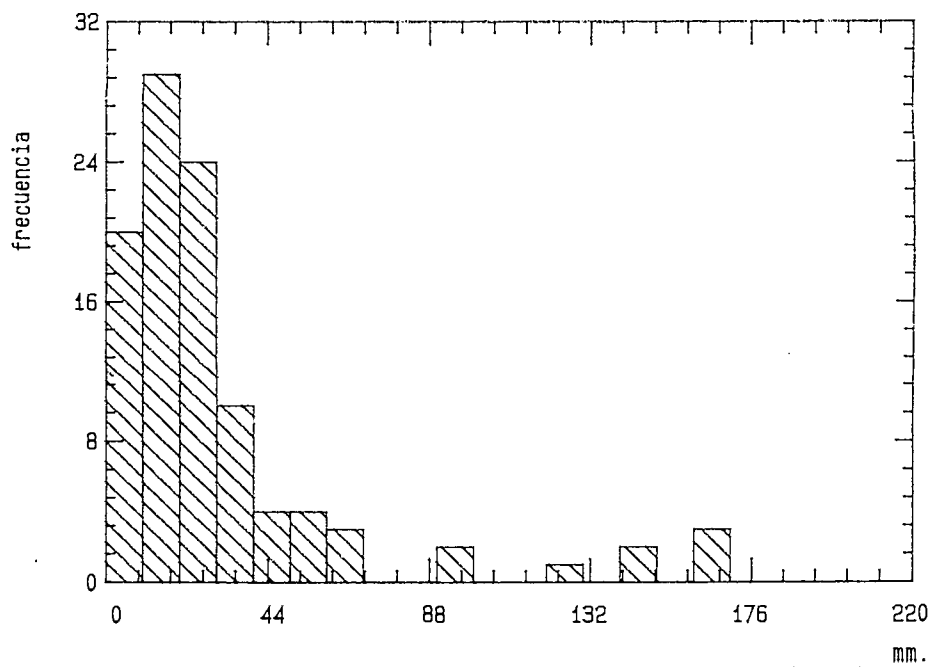


Figura 16. Distancia recorrida por machos de *Lepidosaphes beckii* desde el lugar de nacimiento hasta el sitio de asentamiento.

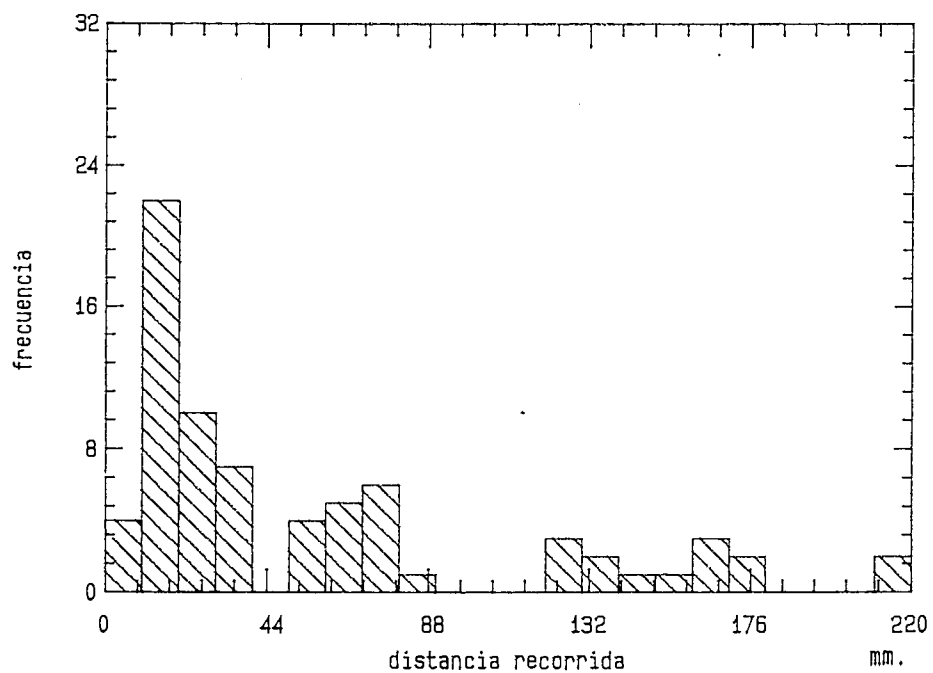


Figura 17. Distancia recorrida por las hembras de *Lepidosaphes beckii* desde el lugar de nacimiento hasta el sitio de asentamiento.

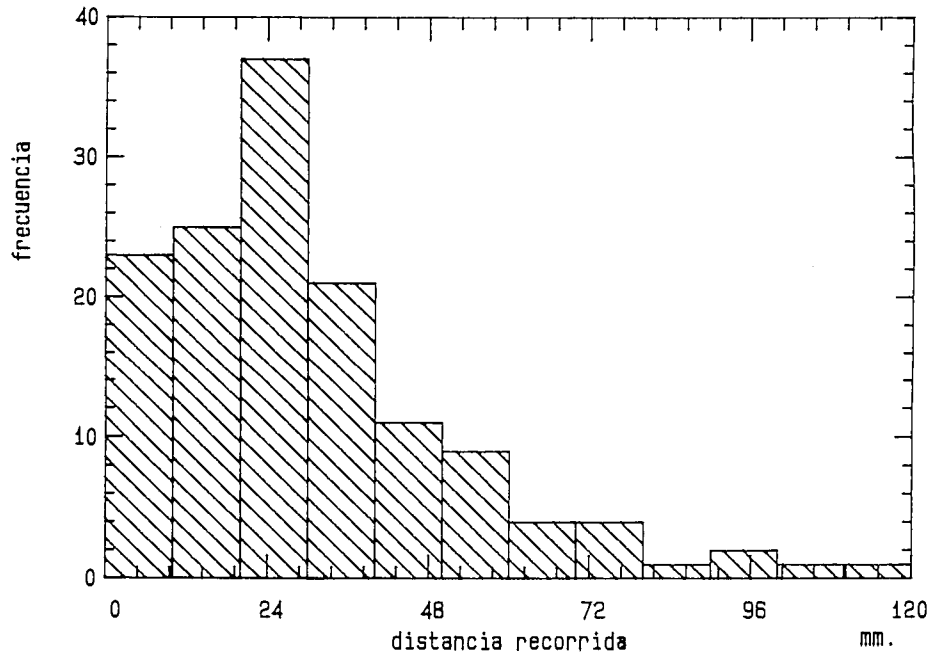


Figura 18. Distancia recorrida por machos de *Lepidosaphes gloveri* desde el lugar de nacimiento hasta el sitio de asentamiento.

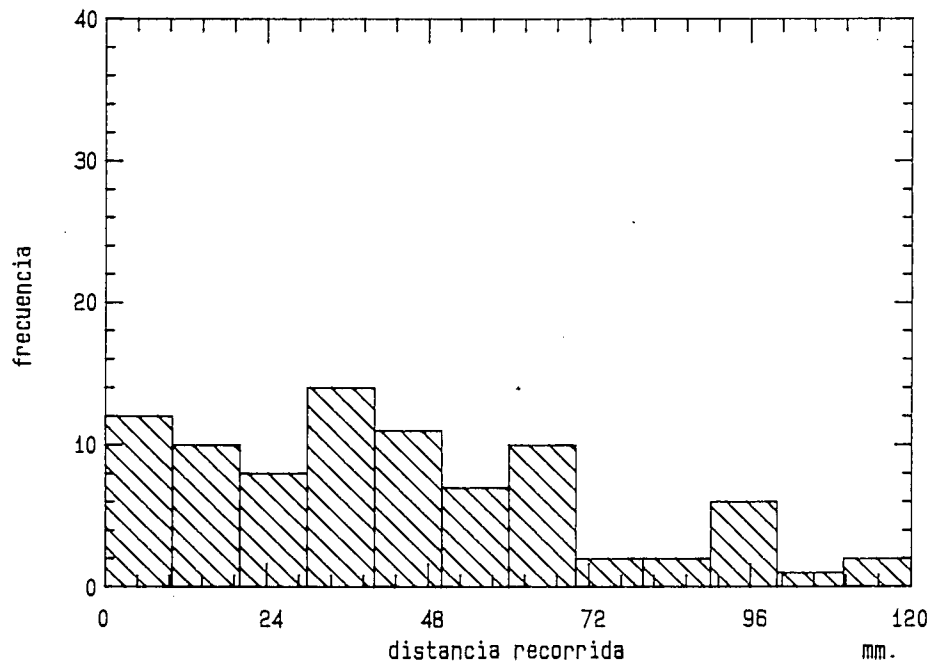


Figura 19. Distancia recorrida por las hembras de *Lepidosaphes gloveri* desde el lugar de nacimiento hasta el sitio de asentamiento.

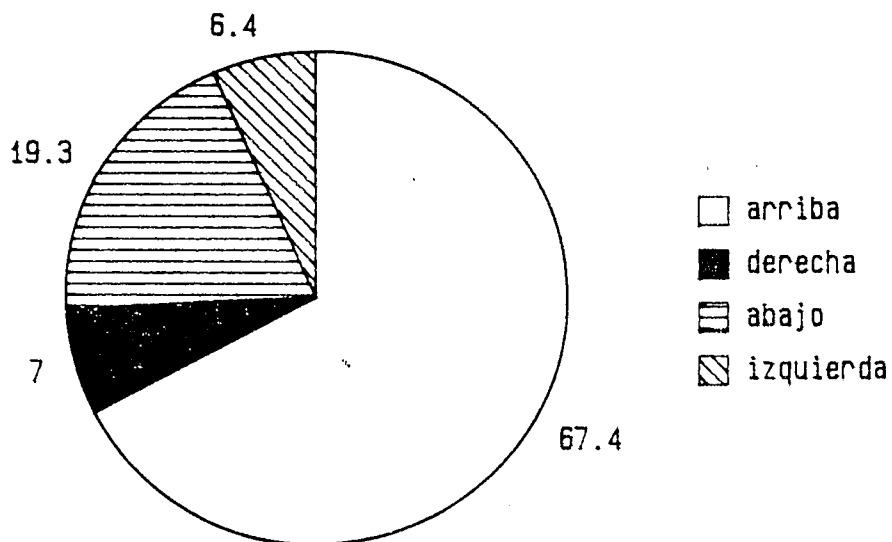


Figura 20. Distribución de la dirección desde el lugar de nacimiento hasta el sitio de asentamiento de la descendencia de Lepidosaphes beckii (n=187).

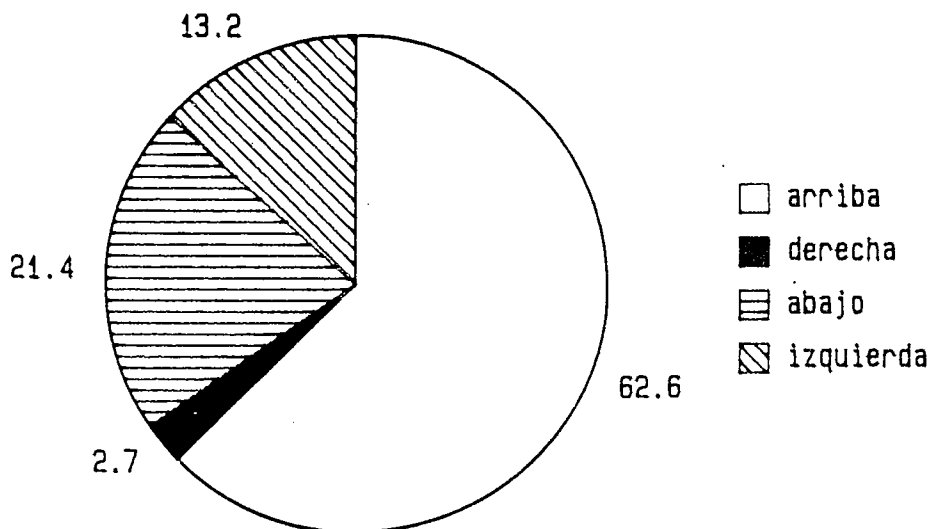


Figura 21. Distribución de la dirección desde el lugar de nacimiento hasta el sitio de asentamiento de la descendencia de Lepidosaphes gloveri. (n=183).

superficie de la hoja que no fuera en la que se encontraba la madre (figuras 22 y 23).

Los primeros estadios de ambas especies tendieron a moverse en dirección vertical, hacia arriba preferentemente, sobre la superficie de la hoja, hacia donde se encontraba el peciolo, más que en sentido horizontal hacia los bordes de las hojas. El punto de partida, la madre, se encontraba en sitios variables en estas hojas. Con mucha frecuencia se encontró acumulaciones de escamas asentadas en el peciolo de la hoja, en el punto donde hacía contacto con el cordel con que fue atada la etiqueta de identificación de la hoja.

En el muestreo preliminar hecho en el campo, se encontró que en los casos que hubo diferencias significativas (tres para L. beckii y seis para L. gloveri de un total de doce, test de Kruskal-Wallis,  $P < 0,05$ ) la mayoría (dos para L. beckii y cinco para L. gloveri) indicaban que se habían muestreado más escamas de ambas especies en la parte superior del árbol.

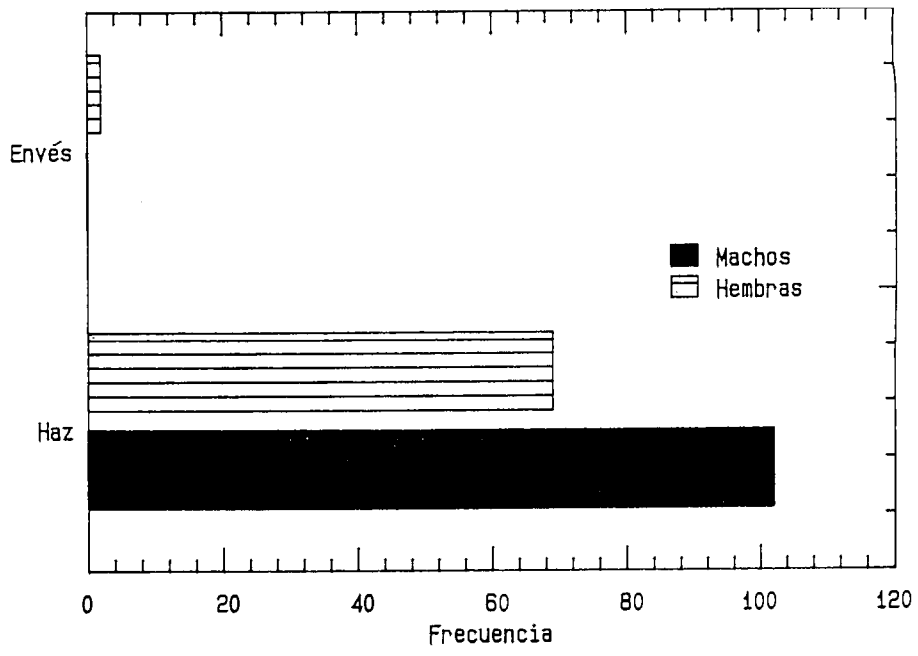


Figura 22. Distribución de Lepidosaphes beckii sobre las superficies de las hojas.

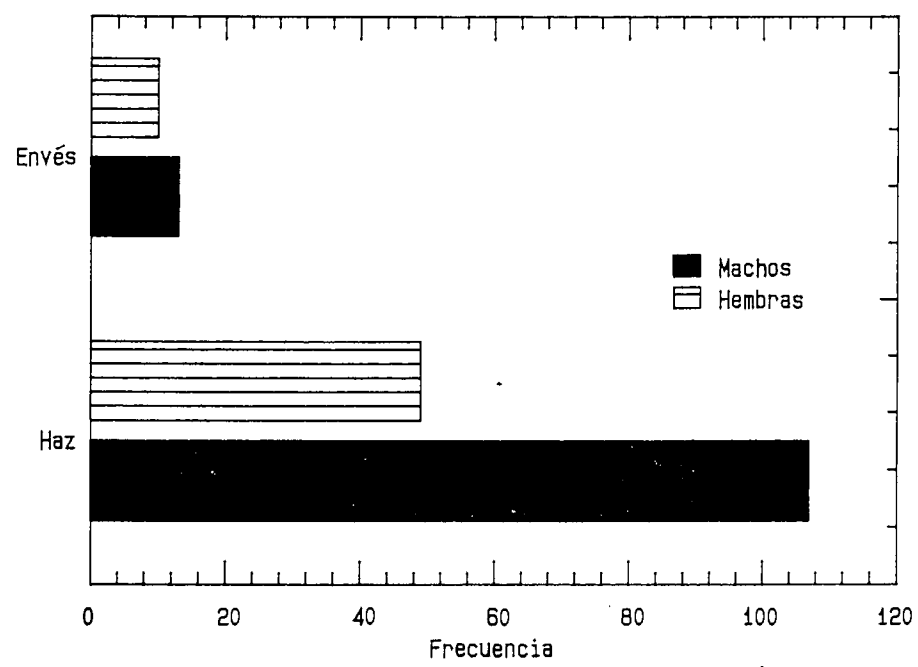


Figura 23. Distribución de Lepidosaphes gloveri sobre las superficies de las hojas.

## b.- Fecundidad:

En el cuadro VI y las figuras 24 y 25 se presentan las distribuciones de la fecundidad alcanzada por cada especie estudiada.

Cuadro VI. Número máximo de huevos ovipositados por Lepidosaphes spp.

Especie	n	promedio	desv. estand.	mínimo	máximo
<u>beckii</u>	22	76,5	22,47	28	127
<u>gloveri</u>	46	75,9	35,04	10	160

Se encontró una correlación significativa ( $r=0,5672$ , 34 g.l.,  $P<0,01$ ) entre la longitud de la secreción depositada detrás de la exuvia y la fecundidad en L. beckii (figura 26). También se encontró que existe una correlación significativa ( $r=0,3380$ , 36 g.l.,  $P<0,05$ ) entre el largo de la secreción y el largo de la segunda exuvia (figura 27).

En L. gloveri no se obtuvieron coeficientes de correlación significativo, sin embargo, cuando se correlacionó la fecundidad con la densidad a la cual se encontraban los individuos, se encontró una correlación negativa, aunque no significativa ( $r=-0,5299$ , 12 g.l.,  $P>0,05$ ) probablemente debido al pequeño tamaño de la muestra.

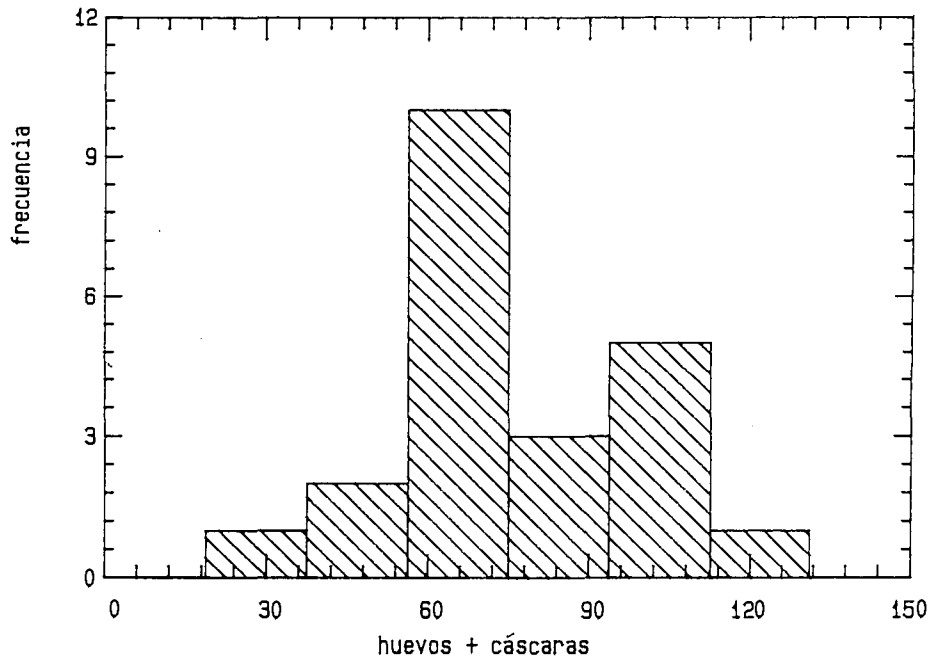


Figura 24. Fecundidad máxima alcanzada por Lepidosaphes beckii.

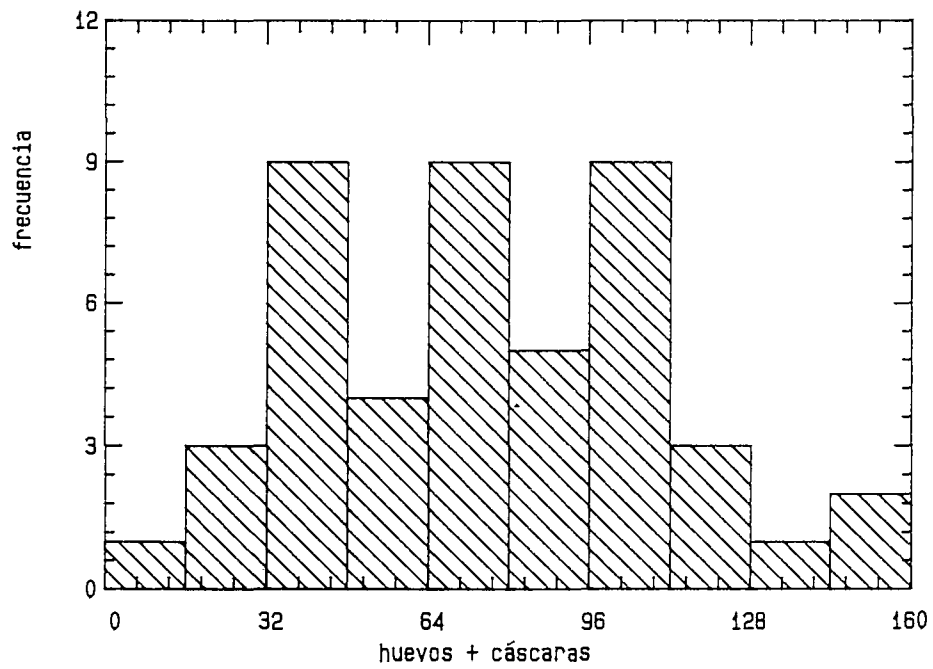


Figura 25. Fecundidad máxima alcanzada por Lepidosaphes gloveri.



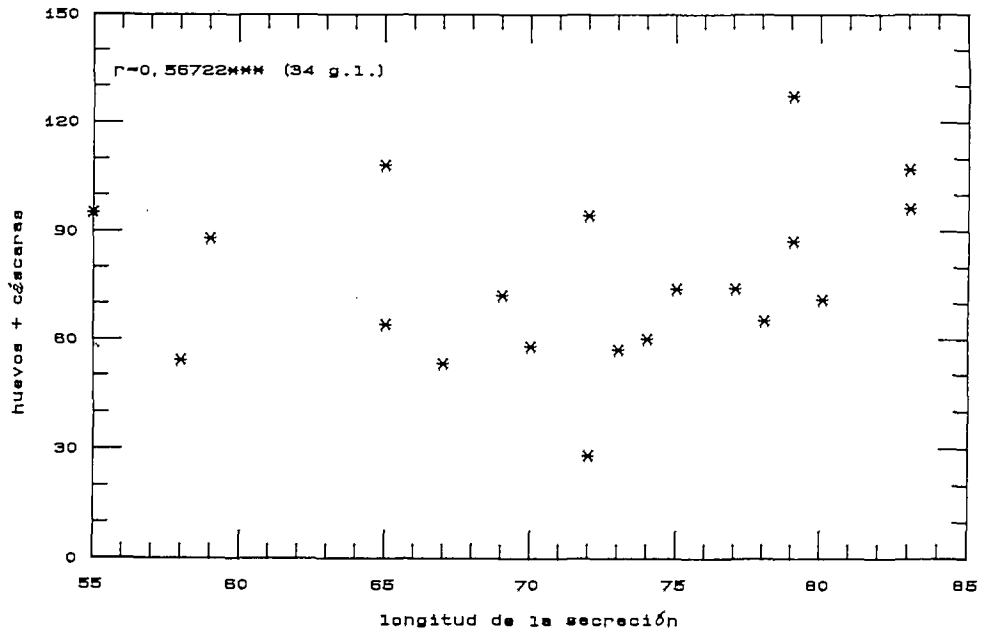


Figura 26. Dispersión de la fecundidad con respecto a la longitud de la secreción depositada por Lepidosaphes beckii.

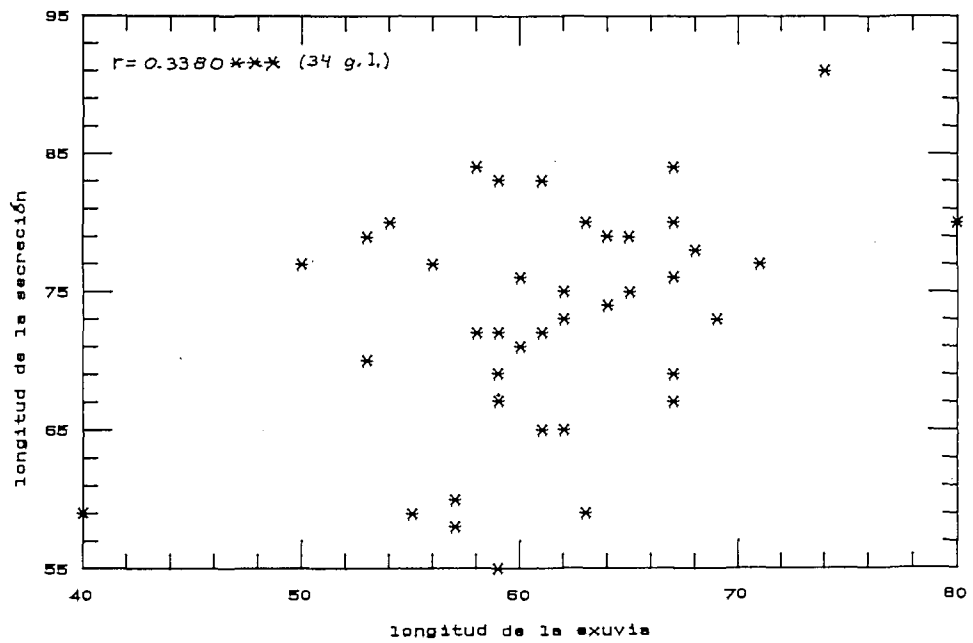


Figura 27. Dispersión de la longitud de la secreción con respecto a la longitud de la segunda exuvia en Lepidosaphes beckii.

c.- Alimentación:

En las figuras 28 y 29 se muestra la dispersión de las áreas cloróticas para cada especie. Para L. beckii se obtuvo un coeficiente de correlación  $r=0,7855$  (52 g.l.,  $P<0,01$ ) y para L. gloveri  $r=0,4438$  (165 g.l.,  $P<0,01$ ).

Al hacer la separación por sexos se observó para L. beckii las dispersiones de las figuras 30 y 31. Los coeficientes de correlación fueron  $r=0,856$  (16 g.l.,  $P<0,01$ ) para las hembras y  $r=0,6428$  (17 g.l.,  $P<0,01$ ) para los machos. Se comparó el tamaño del área clorótica producida en la hoja por cada sexo dentro del ámbito de edades común para ambos (<75 días) y no se observó diferencias significativas (test de Mann-Whitney,  $Z=0,4404$ ,  $P>0,6$ ). Sin embargo, es obvia la diferencia en el tiempo en que se puede encontrar individuos alimentándose sobre las hojas; en las hembras es casi el doble que en los machos (figuras 30 y 31).

Para L. gloveri, a pesar de tener una muestra mayor, no se pudo hacer las comparaciones entre sexos, pues solo se obtuvieron 3 observaciones para los machos.

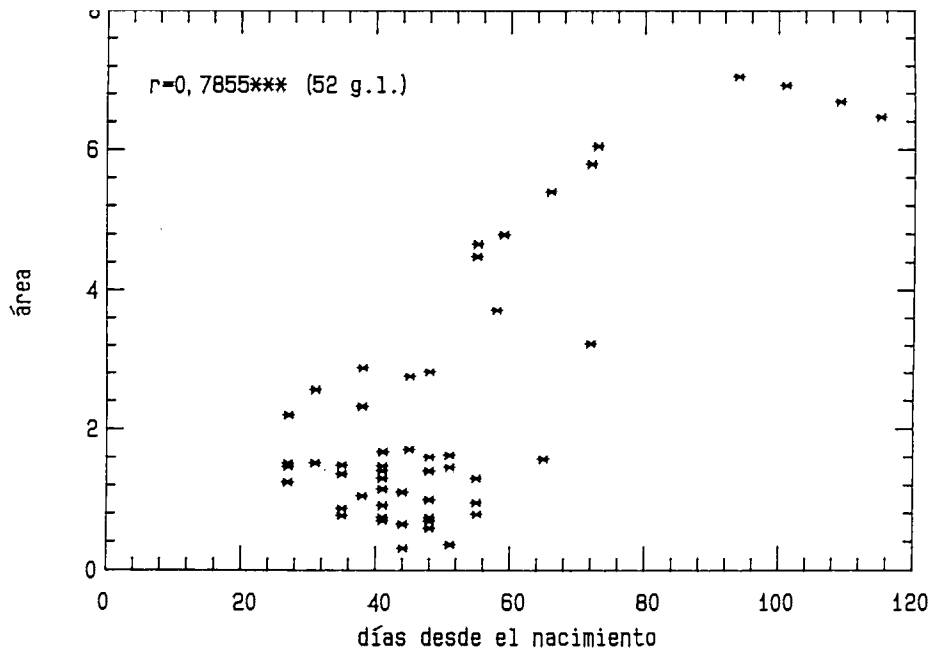


Figura 28. Dispersión del área clorótica, con respecto a la edad en Lepidosaphes beckii.

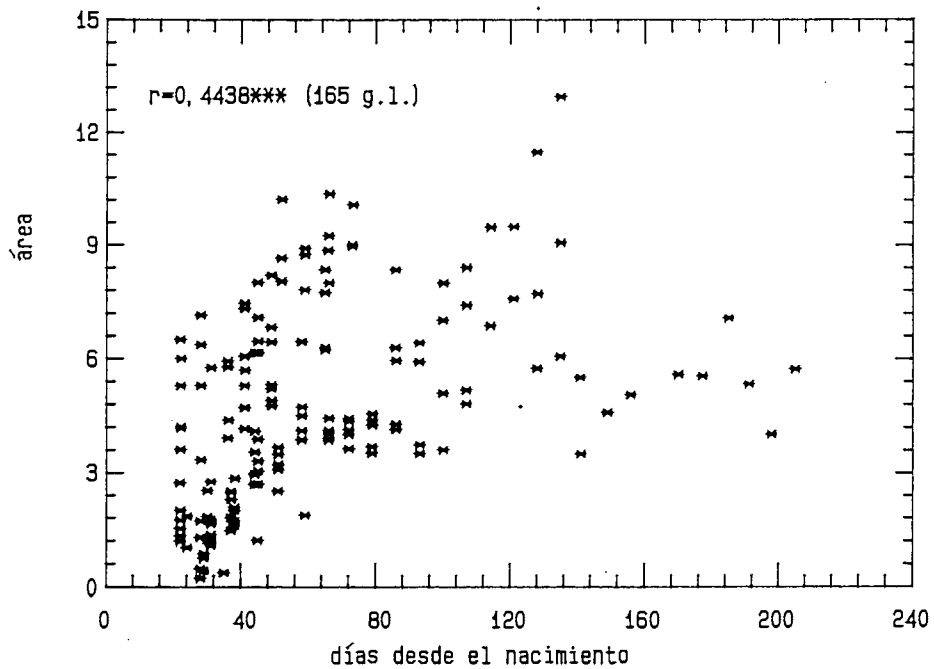


Figura 29. Dispersión del área clorótica, con respecto a la edad en Lepidosaphes gloveri.

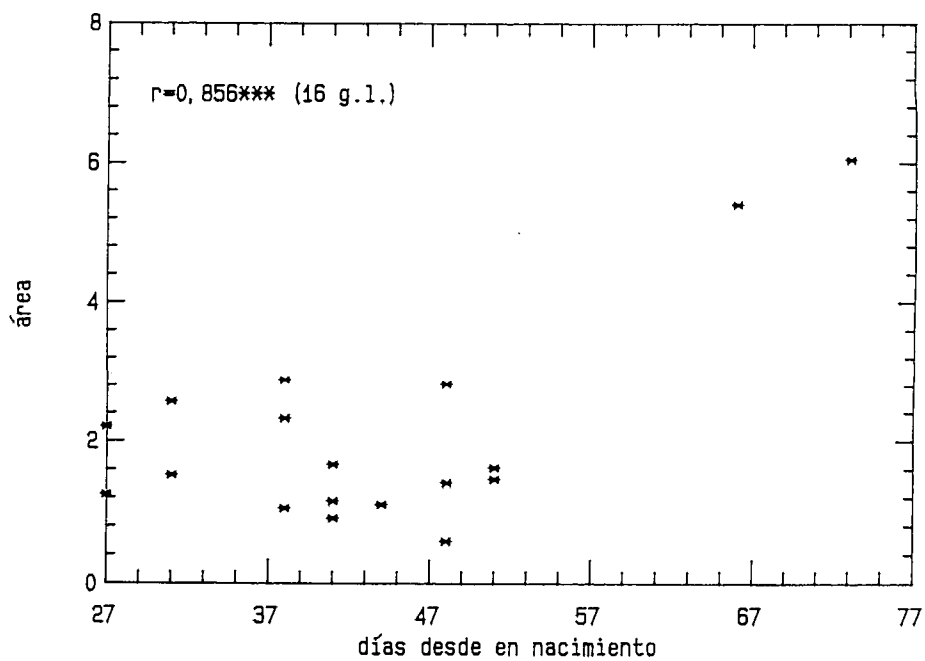


Figura 30. Dispersión del área clorótica con respecto a la edad para machos de Lepidosaphes beckii.

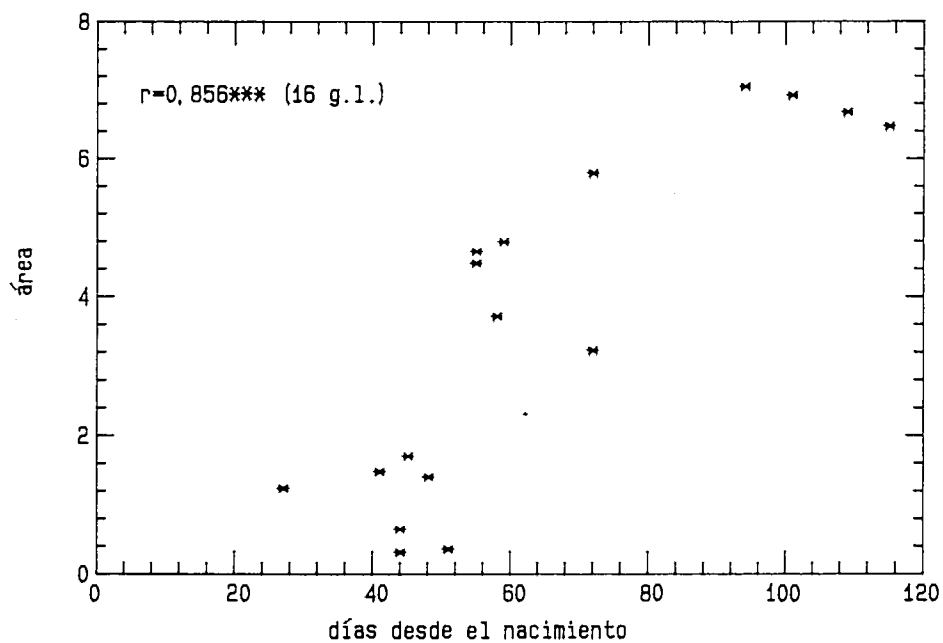


Figura 31. Dispersión del área clorótica con respecto a la edad para hembras de Lepidosaphes beckii.

### III. Tablas de vida.:

Se establecieron unas 15 cohortes de cada especie en el área de estudio, pero en el análisis se consideraron solo aquellas en las cuales iniciaron más de 20 individuos, lo que redujo la muestra a 11 cohortes de L. beckii y 10 de L. gloveri. En las figuras 32 y 33 se muestran las curvas de sobrevivencia y mortalidad específica de la edad para todas las cohortes de cada especie, tanto para los datos en tiempo calendario como transformados a grados-día. En las figuras 34 y 35 se muestra las mismas curvas para cada una de las cohortes observadas. Se notan pocas diferencias entre las dos escalas de tiempo.

Nótese que en algunas cohortes de L. beckii no ocurrió mortalidad en la primera semana, esto se debe a que en esos casos no se hizo el conteo de individuos asentados el mismo día que se sembraron, sino a la siguiente semana; por esta razón, la escala en la figura 32 comienza en la segunda semana. Se aplicaron pruebas de chi-cuadrado a las distribuciones de mortalidad para evaluar si las curvas no eran constantes ( $X^2=1290,45$  y  $1363,51$  para L. beckii,  $1953,77$  y  $1562,71$  para L. gloveri, para tiempo calendario y tiempo fisiológico respectivamente, todos los valores con  $P \lll 0,001$ ).

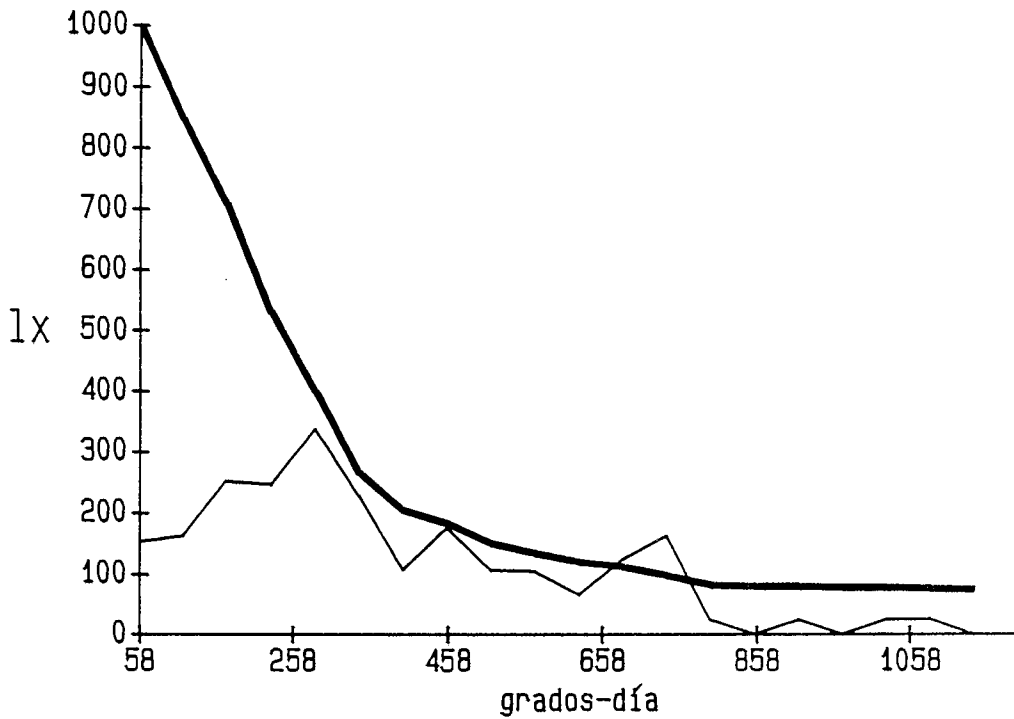
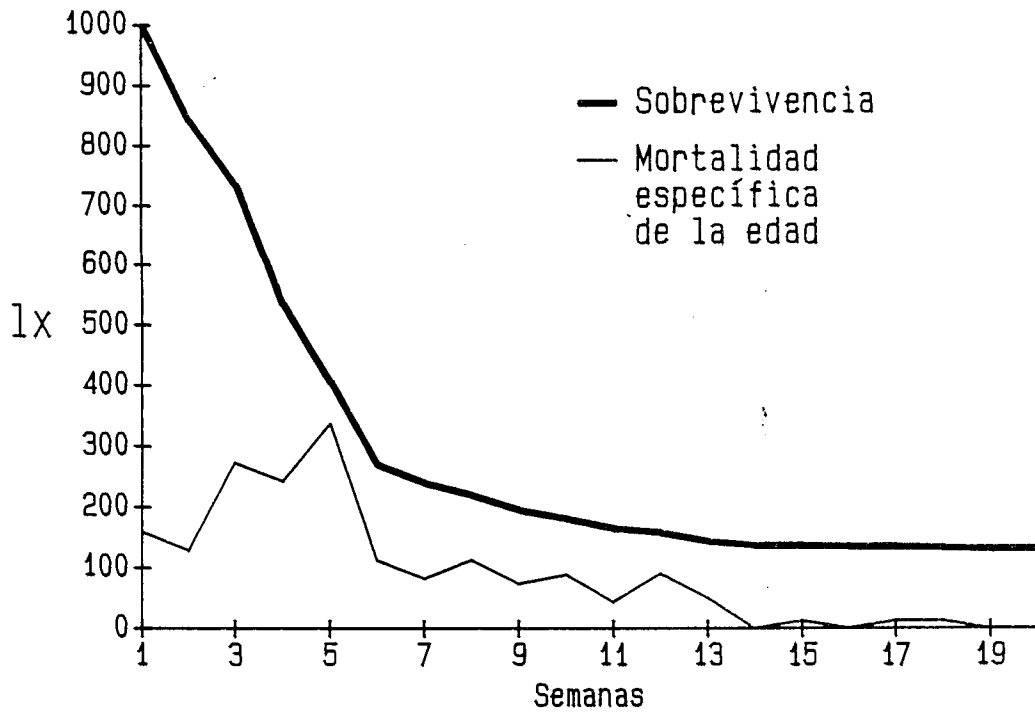


Figura 33. Curvas de sobrevivencia y mortalidad específica de la edad para Lepidosaphes gloveri. Tiempo calendario (figura superior) y tiempo fisiológico.

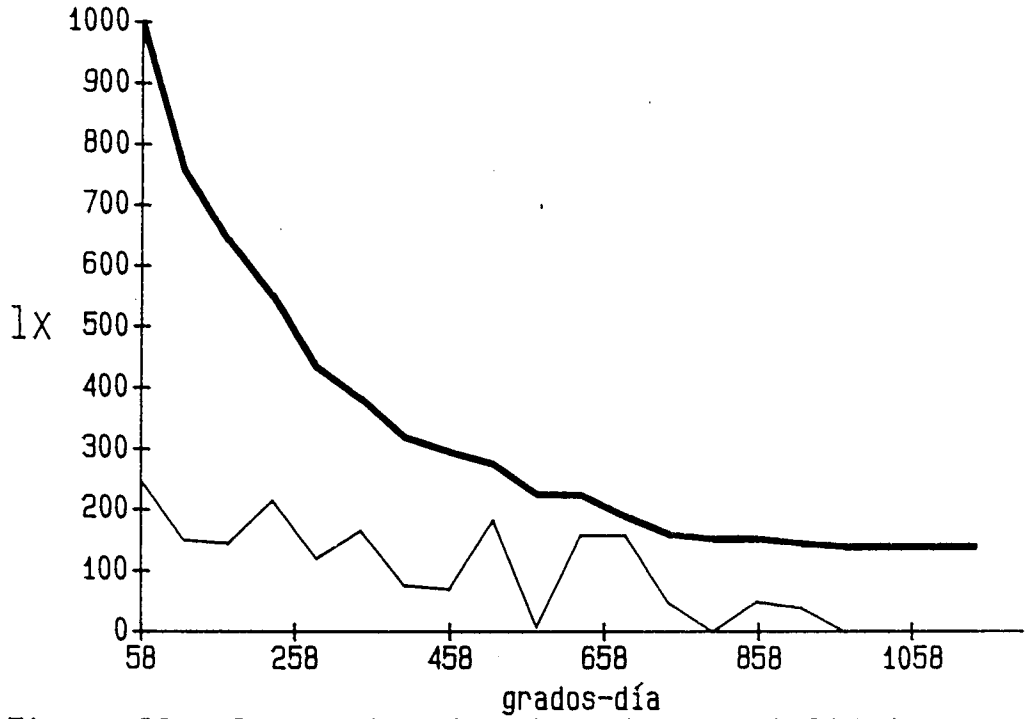
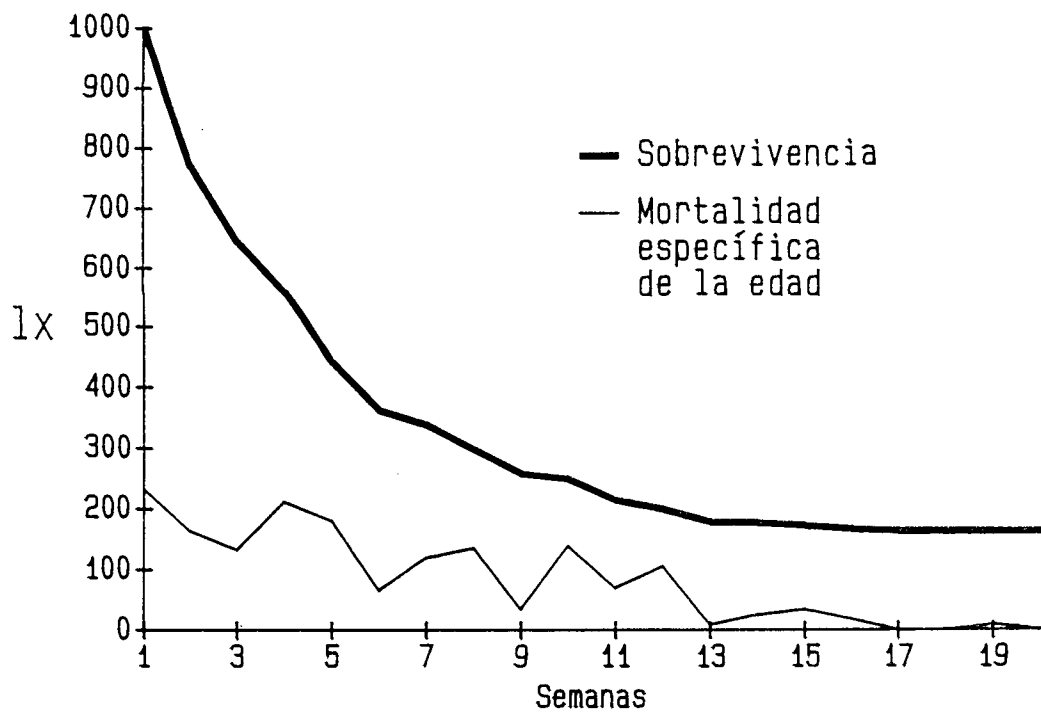


Figura 32. Curvas de sobrevivencia y mortalidad específica de la edad para Lepidosaphes beckii. Tiempo calendario (figura superior) y tiempo fisiológico.

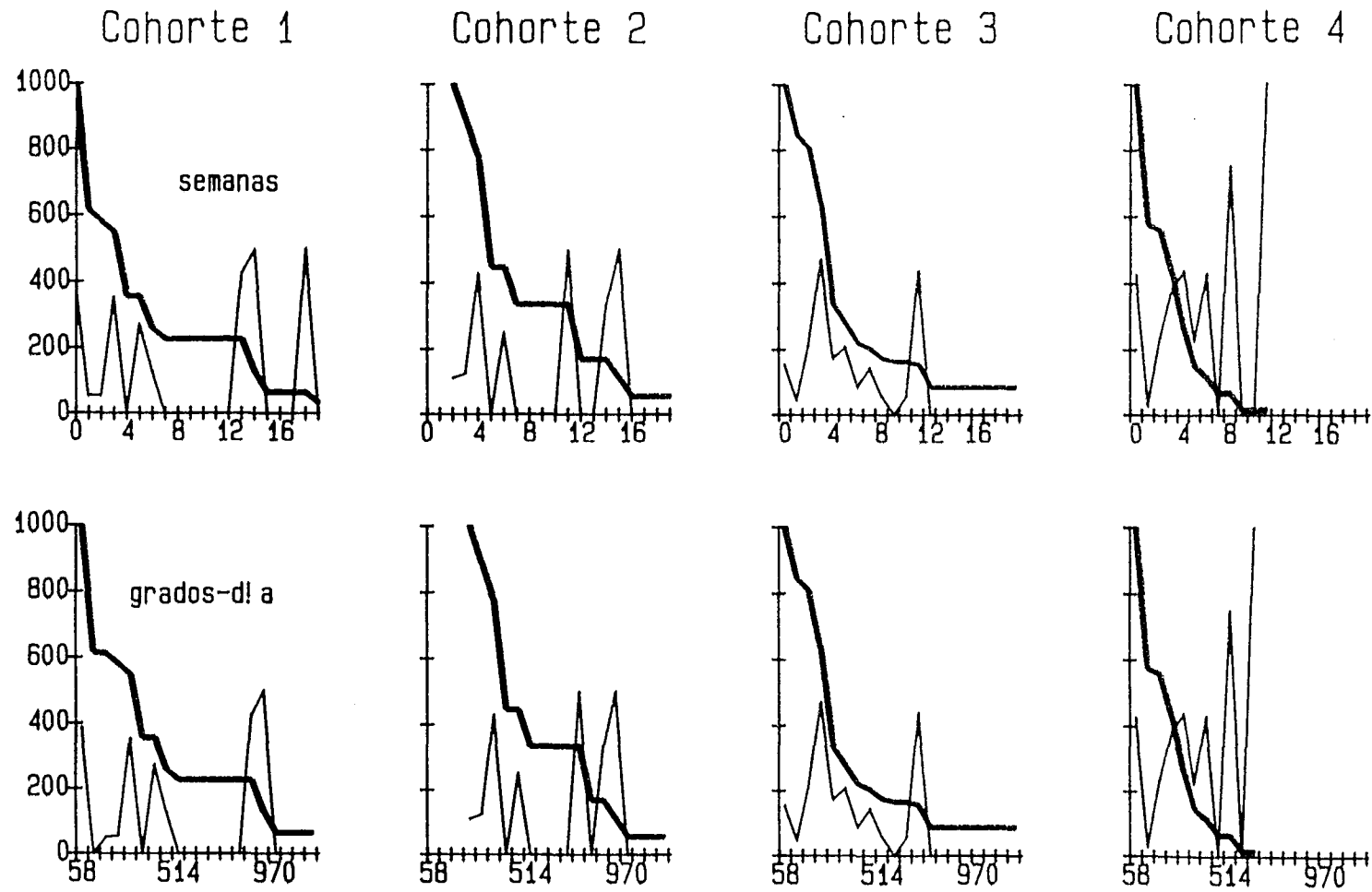


Figura 34. Curvas de sobrevivencia y mortalidad específica de la edad para cada cohorte de Lepidosaphes beckii. Tiempo calendario y tiempo fisiológico.



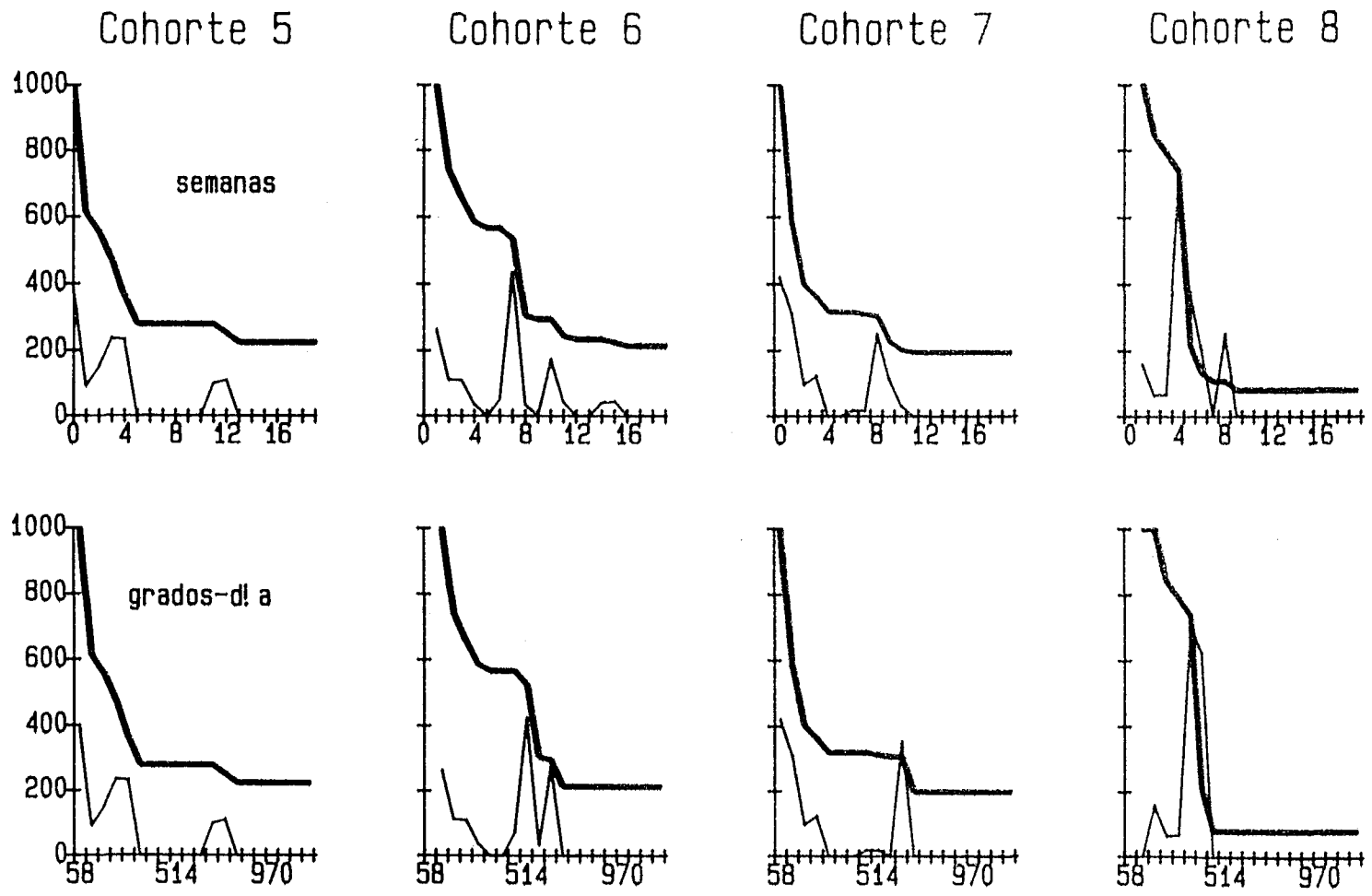


Figura 34. Continuación.

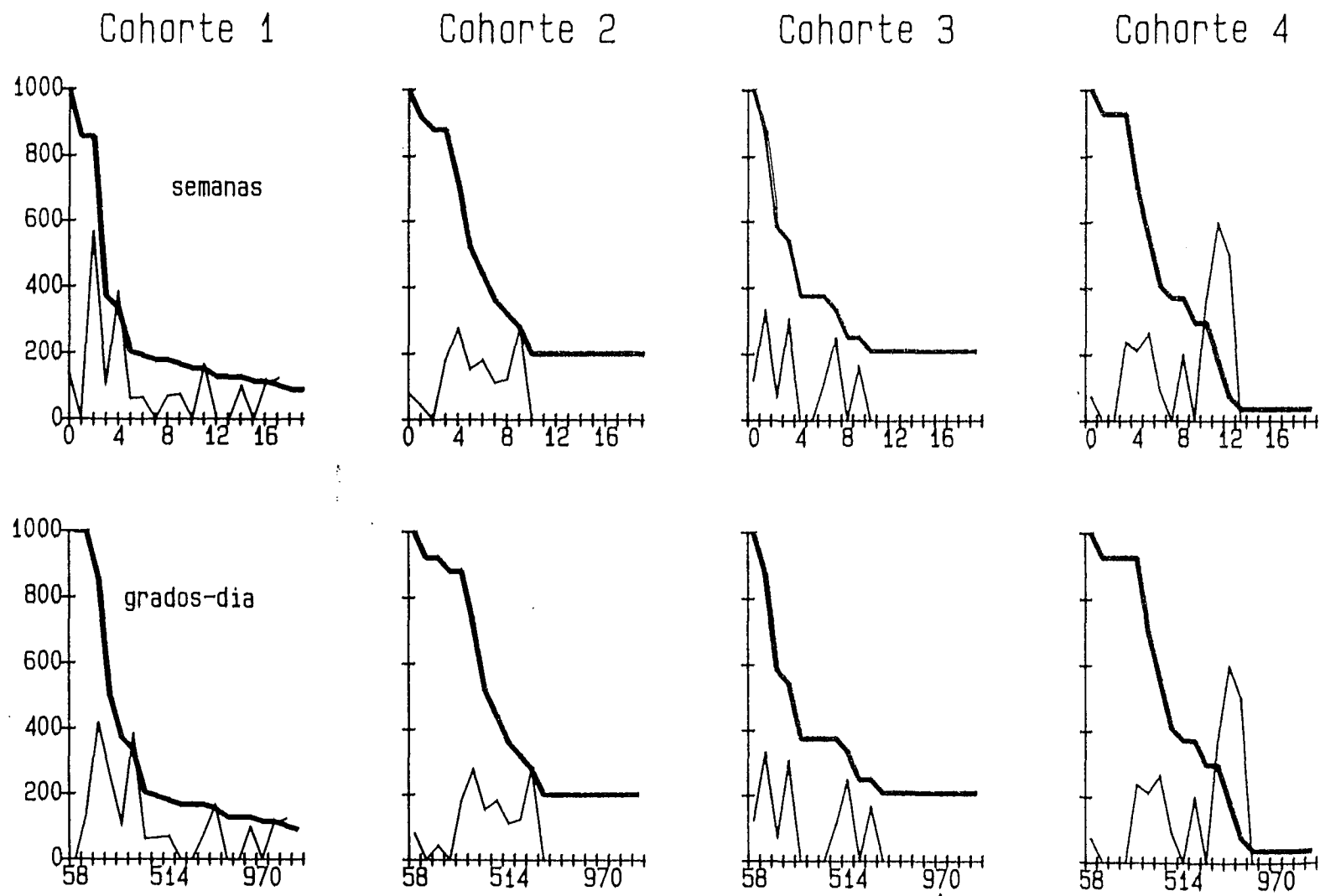


Figura 35. Curvas de sobrevivencia y mortalidad específica de la edad para cada cohorte de Lepidosaphes gloveri. Tiempo calendario y tiempo fisiológico.

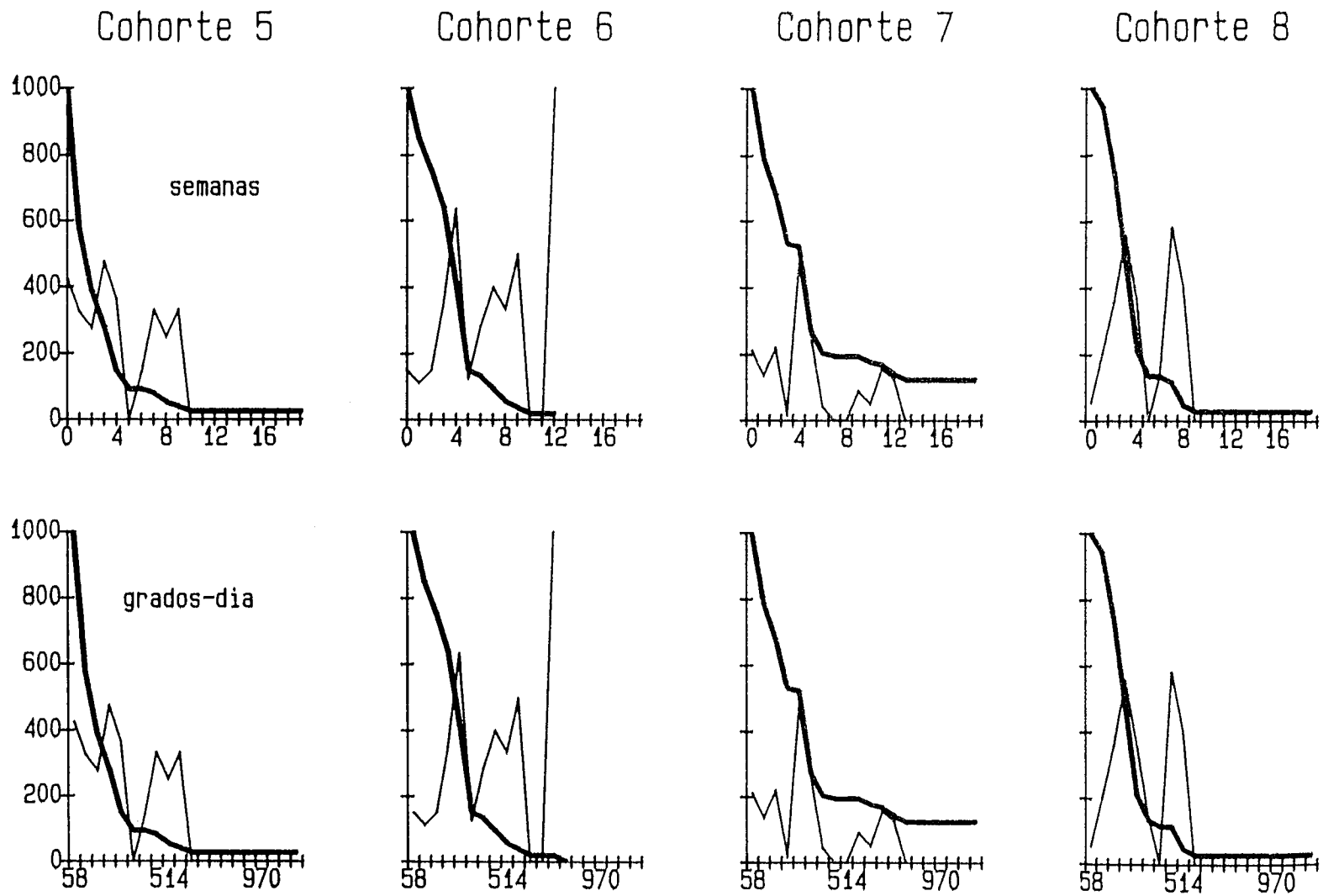


Figura 35. Continuación.

En L. beckii se observó con mucha frecuencia, excepto en la cohorte 6, una alta mortalidad al principio y al final del período de observaciones con un relajamiento de la mortalidad cerca de la octava semana. Se puede ver un escalonamiento de la curva de sobrevivencia y también con mucha frecuencia, un pico de mortalidad entre la tercera semana y la quinta que puede ser seguido por otro pico dos o tres semanas después. Este escalonamiento puede ser el resultado de un aumento de la mortalidad durante los períodos cercanos a las mudas, las cuales ocurren con un intervalo aproximado de tres semanas (véase cuadro I y II).

En el caso de L. gloveri se observó una situación similar, excepto que el período de baja mortalidad fue de menor duración, por lo que el segundo período de mortalidad ocurrió más temprano. Siempre hubo un período de mortalidad alta cerca de la tercera semana. En ambas especies las curvas de sobrevivencia disminuyeron rápidamente las primeras semanas, para luego estabilizarse. Esta estabilidad es un artificio ocasionado por la imposibilidad de saber cuándo una escama muere de senectud, pues esperaríamos un incremento de la mortalidad al final de la vida que no se observa en muchas cohortes y que no es posible, pues los individuos no son inmortales. Estas curvas corresponden a una curva de tipo III de Slobokin (Hutchinson, 1981).

En las colectas se obtuvieron varios enemigos naturales. Se observaron dos especies de Coccinellidae, una

de la subfamilia Chilocorinae; alimentándose indistintamente sobre ambas especies de escamas; se colectaron varios individuos del orden Neuroptera, probablemente de la familia Chrysopidae o Hemerobiidae, que se intentaron criar fallidamente, ya que la única pupa que se logró obtener estaba parasitada por avispas de la familia Eulophidae (Hymenoptera). Se encontró también una avispa parasitoide, Aphytis lepidosaphes Compere (Hymenoptera: Aphelinidae). Se observó una vez un ácaro alimentándose sobre los primeros estadios de L. beckii; pero no fue posible conservarlo para su identificación.

Las causas de mortalidad se encuentran enumeradas en el cuadro VII. En la categoría de indeterminada pueden considerarse varios aspectos. Puede ocurrir ataque de depredadores que levanten la cubierta (de modo que no dejan prueba de su acción), o puede haber muerto la escama por algún fallo temprano en el desarrollo, que a la larga produce la caída de la cubierta. Un factor de mortalidad importante a considerar es el ataque de ácaros, que ocurre principalmente sobre los primeros estadios recién asentados y sobre los que todavía se encuentran migrando ("crawlers"), y cuya acción es difícil de determinar.

Entre la categoría de fallo del desarrollo, probablemente se encuentren incluidas otras dos causas: el aparato bucal de los neuropteros consiste en un canal formado entre las mandíbulas y las maxilas (Borror, et al. 1976). Se

observó cómo estos insectos introducen sus piezas bucales entre la cubierta de la escama y la superficie de la hoja donde se encontraba asentada ésta, chuparon los fluidos corporales de su presa y luego se van, sin dejar ninguna marca visible en la cubierta.

Cuadro VII. Clasificación de las causas de mortalidad observadas.

Causa de mortalidad	Especie			
	<u>L. beckii</u>	%	<u>L. gloveri</u>	%
Indeterminada	390	58.2	373	68.8
Fallo en el desarrollo	73	10.9	78	14.4
Caída de la hoja	51	7.6	17	3.1
Depredación	52	7.8	37	6.8
Parasitoides	14	2.1	2	0.4
Hongos	3	0.4	0	0.0
Interferencia	3	0.4	0	0.0
Herbivoría sobre la hoja sustrato	0	0.0	1	0.2
Vida completa	84	12.5	34	6.3
Total	670	100.0	542	100.0

La otra causa es que muchos parasitoides necesitan una fuente de proteína para la producción de huevos, que en muchos casos provienen del propio hospedero, de modo que el

parasitoide actúa también como un depredador (Doutt, 1968). Se ha reportado que Aphytis lepidosaphes, se alimenta extensivamente sobre los fluidos de sus hospederos, causando una mortalidad considerable (DeBach y Landi, 1961). A. lepidosaphes también ha sido colectado sobre L. gloveri, aunque muchos autores no lo consideran como un factor importante de control (Muma, 1969; Muma y Selhime, 1966).

La siguiente causa de mortalidad es la caída de las hojas, seguida por la depredación por insectos masticadores que rompen la cubierta de la escama, o sea, coccinélidos; luego el parasitoidismo y finalmente la interferencia en el crecimiento por parte de otros individuos, la herbivoría de otros organismos sobre la hoja que sirve de sustrato a la escama y el ataque de hongos.

La interferencia no ocurrió con frecuencia en las cohortes estudiadas, debido a que la densidad de los individuos en las hojas fue baja y había suficiente espacio para todos, sin embargo en situaciones de alta densidad, se observa esto con bastante frecuencia, así como el fenómeno de encontrar individuos jóvenes asentados debajo de hembras maduras, impidiendo la salida de la descendencia de estas.

En los cuadros VIII y IX se presentan tablas de vida de ambas especies, incluyendo causas de mortalidad, siguiendo el método de Varley et al (1973); se presenta las tablas para cada cohorte por separado en el apéndice.

Cuadro VIII. Tabla de vida de Lepidosaphes beckii.

1er estadio asentado		598	
Causa de muerte	Indeterminada		247
	Fallo desarrollo		14
	Caída de hojas		22
	Depredación		5
Alcanzan la 1ra. muda.		310	
Sexo desconocido		98	
Causa de muerte	Indeterminada		44
	Fallo desarrollo		14
	Caída de hojas		36
	Depredación		4
Machos		129	
Causa de muerte	Indeterminada		43
	Fallo desarrollo		3
	Caída de hojas		3
	Depredación		3
	Parasitoides		3
Hembras		83	
Causa de muerte	Indeterminada		11
	Fallo desarrollo		10
	Caída de hojas		12
	Depredación		2
	Parasitoides		1
Hembras que alcanzan la segunda muda		47	
Causa de muerte	Indeterminada		10
	Fallo desarrollo		3
	Caída de hojas		1
	Depredación		14
	Parasitoides		8
	Interferencia		1
Machos que emergen		74	
Hembras que se reproducen		10	



Cuadro IX. Tabla de vida de Lepidosaphes gloveri.

1er estadio asentado		499	
Causa de muerte	Indeterminada		198
	Fallo desarrollo		51
	Caída de hojas		4
	Depredación		7
Alcanzan la 1ra. muda.		239	
Sexo desconocido		126	
Causa de muerte	Indeterminada		85
	Fallo desarrollo		20
	Caída de hojas		8
	Depredación		12
	Herbivoría		1
Machos		56	
Causa de muerte	Indeterminada		23
	Fallo desarrollo		2
	Caída de hojas		3
	Depredación		2
Hembras		57	
Causa de muerte	Indeterminada		6
	Fallo desarrollo		16
	Depredación		6
Hembras que alcanzan la segunda muda		29	
Causa de muerte	Indeterminada		11
	Fallo desarrollo		6
	Caída de hojas		1
	Depredación		1
	Parasitoides		2
Machos que emergen		26	
Hembras que se reproducen		8	

En ambas especies, para primer estadio las causas de muerte más frecuentes fueron indeterminadas. Estas causas mostraron dependencia con respecto al estadio en el que ocurrieron; fueron menos importante en los estadios subsecuentes ( $G=95,24$  y  $G=13,12$  para cada especie,  $P \ll 0,001$  en ambos casos).

Los individuos que alcanzan la primera muda, se pudieron separar en tres categorías: machos, hembras e individuos que murieron antes de mostrar el dimorfismo en la forma de la cubierta que permitía determinar su sexo. Nuevamente, en estos individuos no fue posible determinar la causa más frecuente de muerte, pero se observó también fallos en el desarrollo y depredación. Se encontraron las mismas causas de muerte para las hembras y para los machos de L. beckii; se observó además de las mencionadas, el ataque de parasitoides.

Entre las hembras que alcanzan la segunda muda (tercer estadio, adulto), aumentó la importancia de la depredación y los parasitoides, y disminuyó la de las causas no determinadas y los fallos en el desarrollo. No se encontró independencia de las causas de mortalidad con respecto al estadio ( $G=79,65$ ,  $P \ll 0,01$ ).

Se probó la independencia de la mortalidad con respecto al sexo en el segundo estadio, no se encontraron diferencias significativas ( $G=0,011$ ,  $P > 0,05$ ), lo que nos indica que no debe existir mortalidad diferencial. En cambio

se probó para la mortalidad entre los tres estadíos y se encontraron diferencias significativas ( $G=26,76$ ,  $P<<0,001$ ), lo que se confirma en las curvas de sobrevivencia (figuras 32 a 35), es decir la mortalidad es mayor en los estadíos más jóvenes.

Las cohortes estudiadas se clasificaron de acuerdo a la precipitación ocurrida durante el período de observación de éstas. En el cuadro X se muestra esta clasificación, junto con los porcentajes de sobrevivencia de machos y hembras al final del período de observación de la cohorte. Es claro que para ambas especies ocurrió mayor sobrevivencia durante la estación seca y en aquellas cohortes que se iniciaron durante esta estación y que por lo tanto sus primeros estadíos estuvieron expuestos a condiciones de baja precipitación. De las nueve cohortes estudiadas, solo en cuatro se observó hembras reproduciéndose, y en un porcentaje que oscila entre el 1 y el 10% del tamaño inicial de la cohorte, encontrándose mayores sobrevivencias en los meses de la época seca (cuadro X).

Para L. gloveri se observó poco ataque de parasitoides. De ocho cohortes que se analizaron, solo en tres se observaron hembras reproductivas, oscilando en número entre un 1 y un 5% del tamaño inicial de la cohorte, nuevamente se observó mayor sobrevivencia en los meses de época seca. Tampoco aquí se detectó diferencia en la mortalidad que ocurre entre machos y hembras de segundo

Cuadro X. Clasificación de las cohortes estudiadas, según la ocurrencia de precipitación (días de lluvia) a través de la duración de cada una:

Especie	Cohorte	Sobrevivencia (%)		Estación	Comentario
		machos	hembras		
<u>beckii</u>	1	9.2	0.0	Lluviosa	Inicio de la estación
	2	5.6	0.0	Lluviosa	
	3	8.7	0.0	Lluviosa	
	4	0.0	0.0	Transición	Lluviosa al inicio, 70% días de lluvia escasa
	5	16.7	5.6	Transición	Lluviosa al inicio, 30% días de lluvia escasa
	6	20.2	1.0	Seca	Inicio de la estación
	7	18.5	1.3	Seca	Inicio de la estación
	8	7.9	0.0	Seca	
	9	9.3	9.3	Transición	Seca al inicio, 60% días de lluvia abundante
<u>gloveri</u>	1	5.1	5.1	Transición	Seca al inicio, 70% días de lluvia abundante
	2	20.0	0.0	Lluviosa	Inicio de la estación
	3	8.3	0.0	Lluviosa	
	4	7.4	0.0	Lluviosa	
	5	0.0	0.0	Lluviosa	
	6	0.0	0.0	Transición	Lluviosa al inicio, 50% días de lluvia escasa
	7	9.7	2.7	Transición	Lluviosa al inicio, 30% días de lluvia escasa
	8	1.9	1.0	Transición	Lluviosa al inicio, 30% días de lluvia escasa

estadio ( $G=0,224$ ;  $P>0,05$ ). Se encontraron diferencias significativas entre las mortalidades de los tres estadios ( $G=45,49$ ;  $P\ll 0,001$ ).

A partir de los datos de los cuadros VIII y IX se estimó la mortalidad en los estadios de huevo y primer estadio móvil. Suponiendo que la población fuera estable, conociendo la tasa de oviposición promedio para cada especie (Cuadro VI) y el número de hembras que se reproducen, podemos estimar que 10 hembras de L. beckii producirían 765 huevos y estos van a producir 598 individuos de primer estadio asentados, esto indica que deben morir 167 huevos y primeros estadios móviles, o sea una mortalidad de 21,8%. Siguiendo el mismo razonamiento para L. gloveri, tenemos que existe una mortalidad de 17,8% entre los estadios de huevo y primer estadio móvil.

Los gráficos del análisis de mortalidad se muestran en la figura 36; se grafica el número de primer estadio asentado ( $N_e$ ), población resultante ( $N_r$ , hembras que se reproducen y machos emergidos) y la mortalidad sobre esta parte del ciclo de vida ( $K = \log N_e - \log N_r$ ).

En el caso de L. beckii se obtuvo  $r^2=0,7655$  ( $P<0,01$ ) y en el de L. gloveri  $r^2=0,2778$  (ns) lo que indica para la primera especie que la mortalidad natural comprendida en la parte estudiada del ciclo de vida, tiene un papel menor en la regulación de la población, que es más dependiente del número de ninfas que se asienten. En el caso

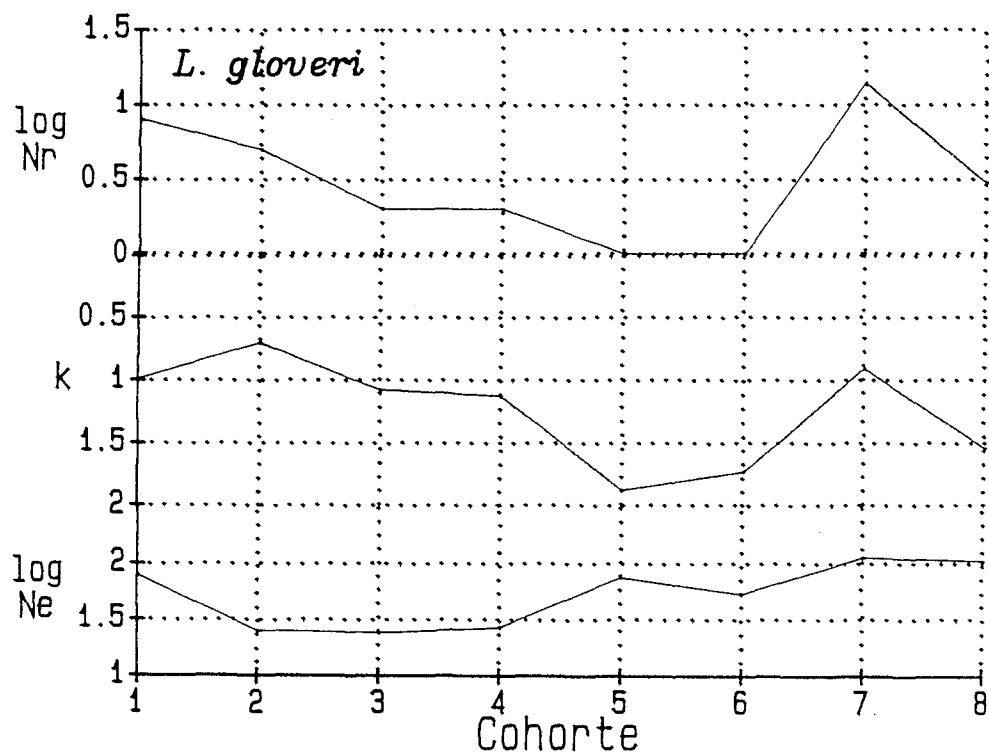
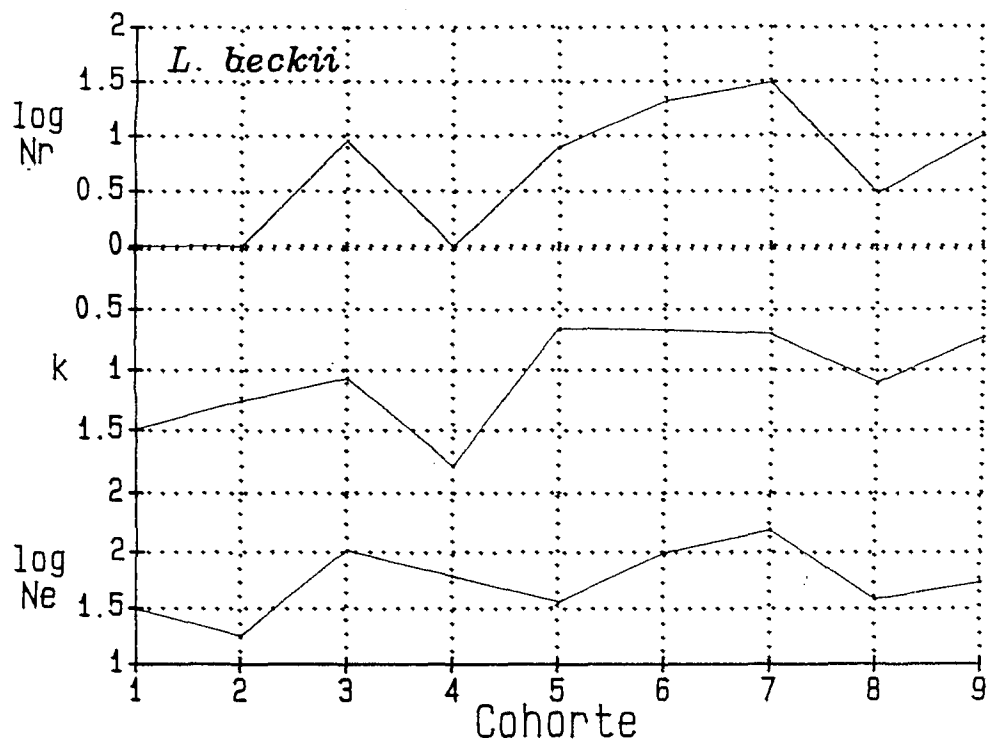


Figura 36. Analisis grafico de los factores de mortalidad para ambas especies estudiadas.

de L. gloveri, la mortalidad es responsable de más del 70% del tamaño de la población que llega a adulto y por lo tanto de la siguiente generación.

En el caso de Lepidosaphes gloveri sí tenemos el efecto de la mortalidad más acentuado, aunque la emergencia de parasitoides muy fue baja, otras causas de mortalidad, como los depredadores, sirvieron para afectar la población resultante al final del ciclo de vida.

En las figuras 37 y 38 se muestra la mortalidad total ocurrida en cada cohorte, separando la producida por depredadores (Coccinelidos) y por los parasitoides.

Para L. beckii se puede ver que la acción de los parasitoides fue muy baja y relativamente constante, mientras que es mayor la acción de los depredadores, principalmente en las cohortes del inicio de la estación seca (cohortes 6 y 7) y la cohorte de transición 4 (lluvia al inicio). La cohorte 8 que se inició a mitad de estación seca no mostró mortalidad por depredadores. No hay patrón claro que permita asociar la mortalidad total de hembras con la acción detectada de los enemigos naturales.

Para L. gloveri se observó acción de parasitoides solo en las cohorte 2 y 7, la primera lluviosa al principio de la estación y la segunda de transición, al final de la estación. La mortalidad por depredadores se observó en todas las cohortes, menos en la 3 y en la 5 (época lluviosa). Nuevamente, no se observó un patrón claro entre la mortalidad

por enemigos naturales y la sobrevivencia de las hembras.



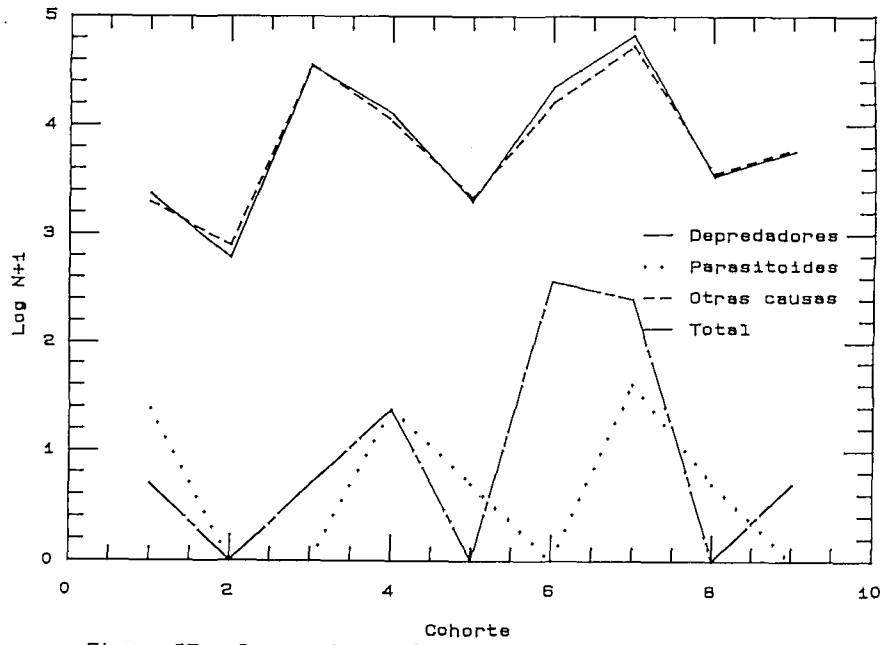


Figura 37. Causas de mortalidad para *Lepidosaphes beckii*.

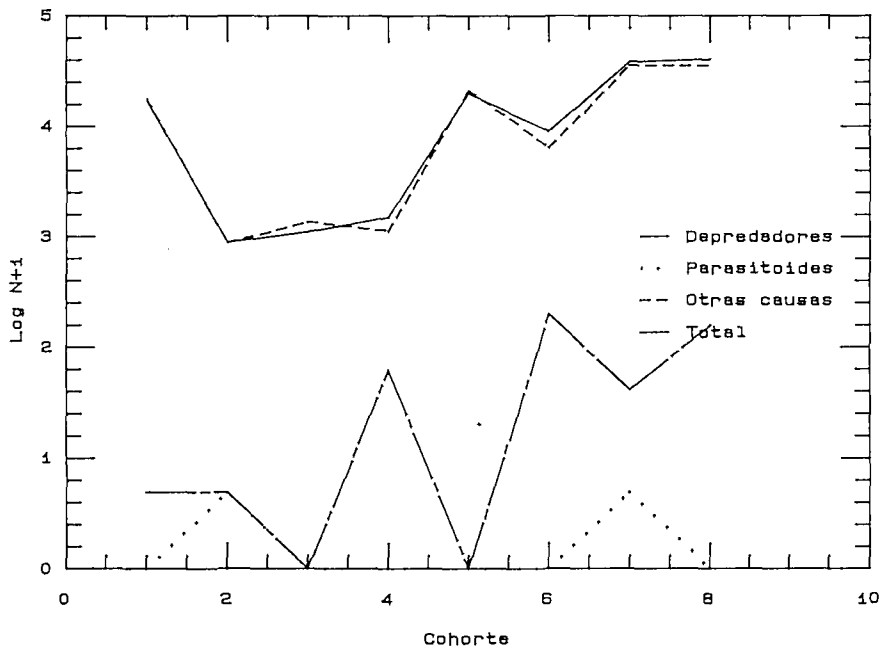


Figura 38. Causas de mortalidad para *Lepidosaphes gloveri*.

## Discusión:

### I. Ciclo de vida:

La diferencia observada entre nuestros datos de duración del primer estadio para L. beckii (cuadro I) y los valores reportados por Fabres (1979) probablemente se deba a las condiciones de temperatura a las que fueron realizados los experimentos, pues mientras dicho autor trabajó a temperaturas que oscilaron entre 29,6°C y 26,5°C, este estudio se realizó a temperaturas que fluctuaron entre 33°C y 15°C.

También se encontraron diferencias entre los datos observados para el segundo estadio y los reportados por otros autores. Las razones de estas discrepancias pueden ser, con respecto a los datos de English y Turnipseed (1940), el que estos investigadores hayan obtenido más datos durante los meses cálidos del verano que durante los períodos más fríos. La diferencia con respecto al reporte de DeBach y Landi (1961) es más pequeña, ellos también trabajaron a una temperatura un poco mayor que el promedio utilizado por nosotros y sin las fluctuaciones que fueron más acentuadas en los mínimos y que pudieron retardar el desarrollo.

Con los datos transformados a grados-día (cuadro II) se puede comparar los resultados en tiempo de desarrollo de el primer y el segundo estadio de L. beckii con los reportados por DeBach y Landi (1961). Ahora el primer

resultado se aleja más de los datos obtenidos que el segundo. No tenemos una explicación a estas divergencias, pero deben ser debidas a otros factores, como humedad relativa, características de los hospederos o los sustratos utilizados, DeBach y Landí (1961) reportan diferencias en la duración del ciclo de vida cuando se crían los insectos en frutos de limón y en tubérculos de papa, nosotros usamos hojas de naranja dulce como sustrato hospedero.

Como se ve en nuestros resultados, se encontraron diferencias significativas entre la duración de los primeros estadíos en ambos sexos, para cada especie, tanto en la escala de tiempo calendario como en la fisiológica (cuadros I y II, figuras 5 a 12). Estas diferencias son explicables por cuanto los machos sufren cuatro mudas antes de alcanzar el estado adulto, es decir, dos más que las hembras y esperamos que exista cierta sincronía entre las últimas mudas de ambos sexos (Beardsley y González, 1975). Los machos, aunque necesitan toda una serie de estructuras especializadas para la locomoción, que no tienen las hembras, pasan sus tres últimos estadíos, prepupa, pupa y adulto, sin alimentarse; también son más pequeños que éstas y producen menor cantidad de secreción, aunque a una etapa más temprana que aquellas.

Es claro que transformar los datos a grados-día es más favorable que mantenerlos en término de días calendario, pues esto permite eliminar la variabilidad inducida por las diferentes temperaturas a las que se desarrollan los

insectos, reflejada en los coeficientes de variación, lo cual permite la predicción de los eventos con mayor precisión, siempre y cuando sea posible predecir la temperatura a la que van a estar expuestos.

Han existido dos tendencias en el tratamiento del tiempo fisiológico: los modelos de acumulación de calor y los modelos de acumulación de tasa de desarrollo. La primera asume que la relación entre la temperatura y la tasa de desarrollo del insecto es lineal, por lo que acumular medidas del calor ocurrido durante los días de desarrollo equivale a sumar el desarrollo ocurrido en ese período (Baskerville y Emin, 1969; Gilbert, et al, 1981; Harcourt, 1981; Sevacherian et al, 1977). La otra tendencia indica que la relación entre temperatura y tasa de desarrollo no es lineal, sino que muestra una forma sigmoide asimétrica; esto significa que un cambio de temperatura en un punto de la escala no produce el mismo incremento en la tasa de desarrollo que un cambio que ocurra en otro punto de esta escala.

Se han propuesto varias curvas teóricas y se han desarrollado varios métodos para el cálculo del tiempo fisiológico (Davidson, 1944; Harcourt y Yee, 1982; Logan et al, 1976; Pradhan 1946; Stinner et al, 1974, 1975; Taylor 1981, 1982; Wagner et al 1984a,b, 1985); algunos de estos consideran incluso la variabilidad del tiempo de desarrollo entre individuos. Estos modelos son bastante más complejos,

más precisos en los extremos de los ámbitos de temperatura, aunque no muestran gran diferencia con los que asumen linealidad en los valores medios del ámbito.

El método de Baskerville y Emin (1969) que hemos utilizado para transformar nuestros datos es uno de los más usados, (Wagner et al, 1985), por ser preciso y sencillo. La principal objeción que se le ha hecho consiste en que, al asumir que existe una relación lineal entre la tasa de desarrollo y la temperatura, produce predicciones deficientes en los extremos de ámbitos amplios de temperatura (Harcourt y Yee, 1982; Stinner, 1974,1975; Taylor 1981, 1982; Wagner et al, 1984a, 1984b, 1985).

En las condiciones de nuestro experimento, en que la temperatura no alcanza valores extremos, creemos que el modelo lineal de Baskerville y Emin (1969) es apropiado, aventajando a otros por su sencillez, y que puede ser útil como herramienta de predicción en el manejo de plagas en nuestro clima tropical, más o menos estable térmicamente.

Del examen del cuadro III y las figuras 13, 14 y 15 podemos suponer que la menor duración del primer estadio hallada en los individuos que se encontraban cerca de venas laterales se deba a que estas áreas puedan ser mejores nutricionalmente, pues son zonas que se pueden encontrar irrigadas directamente por las venas, lo que le permite a los individuos que se encuentran allí acumular biomasa con mayor rapidez, y recibir un mayor suministro de los

nutrientes esenciales que pueden acelerar el desarrollo (Chapman, 1971).

En el último caso (figura 15), el segundo estadio de L. gloveri muestra la mediana menor en individuos asentados en el rãquiz, aunque el ãmbito tiene valores mäs bajos en aquellos que estaban en las venas laterales y el 50% de las observaciones de ambos grupos coinciden tambiën en sus ãmbitos. Ademãs existe un traslape entre los intervalos de confianza de ambas medianas. Sin embargo, se mantiene que los individuos que se desarrollan mäs lentamente son los que se encuentran asentados en la lãmina.

Los resultados del cuadro IV mostraron, para L. gloveri, una correlaci3n positiva aunque debil entre la duraci3n del primer estadio y el nũmero de individuos en la hoja al momento de asentarse y al momento de la muerte. Se podrã interpretar como una evidencia de competencia intraespecãfica. Sin embargo, en el caso de L. beckii, en el que se esperarã encontrar un significado similar, encontramos que las correlaciones son negativas. Hay que seãalar que el nũmero de individuos por hoja no es un estimador de la densidad, pues no tomamos datos acerca del ãrea de cada hoja, por lo que no podemos concluir nada acerca de la existencia de una relaci3n entre densidad y tiempo de desarrollo; sin embargo, es interesante haber encontrado significancia solo en los datos referentes al primer estadio de los machos en ambas especies. Si nuestros

datos se acercan un poco a la estimación de densidad, podría pensarse que los machos son más afectados en su desarrollo por la presencia de otros individuos cercanos; pero entonces ¿por qué la relación se invierte en cada especie?; esta pregunta solo podrá ser contestada mediante estudios más detallados, centrados principalmente sobre este problema.

## II. Dispersión, fecundidad y alimentación.

### a.- Dispersión:

Del cuadro V y las figuras 16 a 19 podemos observar que las hembras se desplazan más lejos en ambas especies de Lepidosaphes. Oetting (1984) observó, mediante la comparación del sitio de asentamiento de cada sexo, que los primeros estadios hembras de Diaspis echinocacti son más activos que los primeros estadios machos; no existen observaciones previas a este respecto en las especies que hemos estudiado.

Según Beardsley y González (1975) se ha observado diferencias en el comportamiento de los individuos de ambos sexos en muchas especies de escamas, específicamente en la respuesta fototáctica y tigmotáctica y en la duración del desplazamiento. En Epidiaspis leperii se ha notado que las hembras son negativamente fototácticas y tienden a asentarse cerca de la madre, mientras que los machos se desplazan hasta frutos y brotes jóvenes. En Pseudauscalaspis

pentagona los machos se asientan en el primer sitio apropiado que encuentran, cerca de la madre, mientras que las hembras vagan durante algunas horas. En Phenacaspis pinifoliae la distancia recorrida por las hembras es cuatro veces mayor que la recorrida por los machos. El comportamiento de las dos últimas especies concuerda con el observado ahora en Lepidosaphes spp.

Considerando las necesidades de alimentación de cada sexo y suponiendo que existe competencia intraespecífica mayor a mayor densidad, podemos explicar estas diferencias en desplazamiento. Los machos, que se alimentan solo durante los dos primeros estadios, un período menor que las hembras (Beardsley y González, 1975) y que consumen una menor cantidad de alimento, son más pequeños, no necesitan acumular reservas para producir huevos, ni necesitan mantenerse en el mismo lugar toda su vida. Estos pueden vivir en condiciones de alta densidad, pues son capaces de soportar mayor competencia intraespecífica que las hembras, por sus bajas necesidades nutricionales y no necesitan ir más lejos. Las hembras en cambio, necesitan ubicarse en un lugar con suficiente alimento y con pocas escamas vecinas, que les permitan obtener suficientes recursos para optimizar su producción de huevos, por lo que deben desplazarse más.

Estas necesidades favorecen también la dispersión, pues como esta es la única etapa de la vida de la hembra en



la cual se pueden desplazar, es favorable que este desplazamiento sea lo más extenso posible, de modo que las hembras que se trasladan más lejos tienen mayores probabilidades de colonizar nuevas hojas con más espacio libre para su prole, y por consiguiente, más alimento.

Carnegie (1957) y Hulley (1962) hicieron estudios más detallados del comportamiento de los primeros estadíos de L. beckii. Sus resultados difieren entre sí, ya que mientras el primero no encontró respuesta a la luz, el segundo indica que estos presentan una respuesta fototáctica positiva. Ambos concuerdan en que se presenta también un tigmotactismo positivo, así que los primeros estadíos se asientan en lugares donde encuentran contactos, como por ejemplo junto a la vena media, en arrugas de la hoja o en axilas y yemas, o junto a otro individuo ya asentado, como se ha observado con frecuencia en el presente estudio. Es posible que el tigmotactismo sea más marcado en los machos, porque ellos tienden a formar grupos más nutridos que las hembras, frecuentemente asentados en contacto con la hembra de la cual nacieron. Sin embargo, esto también puede deberse a la menor capacidad de desplazamiento que muestran los machos.

Benassy (citado por Beardsley y González, 1975) observó en Pseudauscalaspis pentagona que las hembras tienden a asentarse al azar en la superficie de un tubérculo de papa, mientras que los machos se asientan preferentemente

en las yemas y otras irregularidades de la superficie y tienden a mostrar agregaciones definidas. Esto ocurre en muchas escamas de la familia Diaspididae, particularmente en los géneros Phenacaspis, Pinnaspis y formas relacionadas (Lepidosaphes es una de ellas). Beardsley y González (1975) consideran que la agregación es quizás solo el resultado del asentamiento de machos inducidos por tigmotáctismo. Esto sustenta las observaciones hechas en este trabajo y da una posible explicación al fenómeno de ver muchos machos agregados alrededor de una o pocas hembras.

Puede haber dos explicaciones para la dirección del movimiento de los primeros estadíos (figuras 20 y 21). Una es que exista una respuesta a la luz o a la gravedad, la otra es que de algún modo los primeros estadíos puedan determinar la ubicación del peciolo, puente para trasladarse a otras partes del árbol, tal vez mediante el reconocimiento de gradientes de temperatura que existen en la superficie de las hojas (Willner, 1982), o siguiendo la vena media de la hoja. Hulley (1962) afirma que los primeros estadíos de L. beckii no presentan respuesta a la gravedad, pero sí una respuesta fototáctica positiva.

Esta tendencia a caminar hacia arriba podría ser ventajosa para los primeros estadíos, pues si la hoja donde nacen se encuentra en el campo en la misma posición en la cual se encontraban las de nuestro experimento, los insectos irán más directamente hacia el peciolo, lo que le permitirá

pasar al tallo, otras hojas y otros órganos de la planta.

Sin embargo, la distribución de las hojas en la planta de cítricos no parece seguir un patrón determinado, pero de hecho ocurre una migración de los primeros estadíos hacia el peciolo de la hoja, por lo que el mecanismo que gobierna esta migración debe estar regido por otros factores, probablemente gradientes de temperatura, o el tiempo de desplazamiento que le permitiría al primer estadío recorrer la mayor distancia posible sobre la hoja hasta encontrar el puente hacia la rama.

Esta última explicación tampoco parece muy probable, pues de ser cierta, no se encontrarían hembras asentadas en la misma hoja donde nacieron, ya que deberían poder caminar lo suficiente para encontrar el peciolo y continuar desplazándose hasta encontrar un lugar apropiado para asentarse.

Esto podría haber sido un efecto del diseño del experimento; el modo de marcar las hojas, con una etiqueta amarrada al peciolo, que podría haber impedido el paso de los primeros estadíos a través de este, pudo haber afectado el asentamiento de individuos, aumentándolo dentro de la hoja; pero en el campo, también es común encontrar más de una hembra asentada sobre la misma hoja, lo que descartaría esta posibilidad de error.

Si la dispersión entre plantas ocurre dejándose llevar por el viento (Beardsley y González, 1975; Hulley,

1962) entonces es más conveniente encontrarse en las partes más altas del árbol, o al menos dejar su descendencia lo más arriba posible, pues mientras más alto se encuentren, mayor es la velocidad del viento y es más probable que se pueda viajar más lejos.

Greathead (citado por Beardsley y González, 1975) estudió la dispersión de Auscalaspis tegalensis, plaga de la caña de azúcar y otras gramíneas. Observó que los primeros estadíos que emergen en la mañana se desplazan hacia las puntas de las hojas, donde son más fácilmente arrastrados por el viento; los que quedan, regresan al tallo durante la noche y se asientan aquí. Este autor cree que este método de dispersión puede explicar infestaciones observadas a 150 y 260 kilómetros del área donde hizo su estudio; también sugiere que este comportamiento puede ocurrir en otras especies, sobre todo en aquellas que viven en hospederos de ciclo de vida corto.

En el sitio donde se llevó a cabo esta investigación se encontró que se hallaban más escamas de ambas especies en la parte superior de las copas de los árboles. Si los primeros estadíos colonizan nuevos árboles dejándose llevar por el viento, en huertos en los que los árboles se encuentran a una corta distancia, como es el caso de este estudio, tendrán más probabilidad de caer en otro árbol aquellos que sean elevados más alto por el viento y caerían en la parte superior de la copa. Si existe además

una tendencia de los recién nacidos a caminar en dirección ascendente, la colonización de las partes bajas del árbol será menos probable, o al menos, más lenta.

Carroll y Luck (1984) en huertos de cítricos en California, encontraron que la densidad de Aonidiella aurantii era menor en la parte superior del árbol, después de la estación más cálida. Ellos concluyeron que los primeros estadíos evitan asentarse en estas zonas, u ocurre mayor mortalidad en las mismas. Según ellos, Bodenheimer observó el mismo patrón en las zonas más cálidas de Israel, pero no en árboles estudiados en la región costera de ese país, donde encontró que la distribución de esta escama era uniforme con respecto a la altura del muestreo, la distancia desde la periferia de la copa, y la dirección de la brújula. En nuestro país, las temperaturas son moderadas y muy similares través del año por lo que esperamos que las temperaturas excesivas influyan menos en la distribución de las escamas.

b.- Fecundidad:

Existe información acerca de ámbitos de oviposición para L. beckii, aunque pocos autores coinciden. Hafez y Salama reportan 40, mientras que Bodenheimer reporta 200 (ambos citados por Fabres, 1979); English y Turnipseed (1940) indican que el ámbito se encuentra entre 40 y 60

huevos y Rosen y DeBach (1977) indican entre 40 y 80 huevos. Varios factores, tales como temperatura, o disponibilidad de alimento influyen en la cantidad de huevos que pueda poner una hembra (Wigglesworth, 1978).

Es de esperar que se encuentre una correlación entre el largo de la secreción depositada detrás de la exuvia y la fecundidad (figura 26), porque bajo esta secreción se acumulan los huevos. Sin embargo, la deposición de esta cubierta termina antes de que comiencen a ovipositar, lo que haría pensar que la hembra puede prever el número de huevos que va a depositar. Esto sugiere que si las hembras mejor alimentadas ponen mayor cantidad de huevos, entonces serán también las hembras mejor alimentadas las que podrán secretar más material para su cubierta. Existe correlación entre la longitud de la secreción y la longitud de la exuvia (figura 27), si la exuvia es más grande, podemos suponer nuevamente que el individuo estuvo bajo condiciones más favorables, lo que refuerza la inferencia anterior.

En *L. gloveri* no se encontraron coeficientes de correlación significativos, pero existe una relación negativa (no significativa) entre fecundidad y nuestra medida de densidad, aunque su no significancia no es concluyente pues tenemos una muestra muy pequeña. De ser significativa esta relación, se podría inferir que la competencia intraespecífica tiene un efecto sobre la fecundidad. Se ha notado que en sitios donde la densidad es muy alta, ocurre

con frecuencia una gran mortalidad de primeros estadios, ocasionada por interferencia física de otros individuos que se han asentado en la salida de la cámara de huevos de la madre, quedando los primeros estadios atrapados bajo la cubierta. A veces uno de ellos se asienta ahí mismo, creciendo debajo de la cubierta materna e impidiendo aun más la salida de sus hermanos.

c.- Alimentación:

El método que utilizamos no nos permitió registrar con exactitud los requerimientos alimentarios de los insectos bajo estudio, pero como se desprende del examen de las escalas en las figuras 30 y 31, es obvia la diferencia en el tiempo en que se puede encontrar individuos alimentándose sobre las hojas, en las hembras es casi el doble que en los machos, lo cual permite concluir que realmente las hembras tienen mayor requerimientos alimentarios que los machos.

Las escamas diaspinas, a diferencia de otros insectos de la superfamilia Coccoidea y otras familias del mismo orden, no producen secreciones dulces, y no poseen el sistema digestivo en forma de cámara filtradora característicos de estos grupos. En los diaspididos el esófago se abre en un saco grande llamado estómago o primer ventrículo. Este es seguido por un segundo saco, conocido como bulbo de Malpighi, donde descargan dos grandes túbulo

de Mapighi. De este bulbo, el intestino posterior desemboca en un recto largo. Existe una falta de continuidad entre el estómago y el intestino posterior; el producto de la digestión difunde del estómago hacia la hemolinfa y los desechos pasan de la hemolinfa hacia los túbulos y luego al recto. El material de desecho que se secreta a través del ano es usado en la construcción de la cubierta (Miller y Kostarab, 1979).

Los sitios de alimentación de las escamas se asocian con frecuencia a depresiones, decoloración y otras distorsiones del tejido del hospedero. La escama coma produce una mancha clorótica sobre las hojas de cítricos, pero sobre la fruta, el tejido bajo el insecto se mantiene verde mientras la fruta madura. El aparato bucal es chupador y tiene forma la forma de un filamento muy largo, este se inserta en el tejido, paralelo a la superficie del sustrato. Si se encuentra un obstáculo en su camino, como un haz vascular, el estilete es retirado un poco y vuelto a introducir en otra dirección. En cada muda del insecto, se produce un nuevo estilete mayor que el anterior, que permite alcanzar tejido cada vez más alejado (Baranyovits, 1956; Beardsley y González, 1975).



### Parte III. Tablas de vida:

La confección de tablas de vida es un componente importante y una de las herramientas más útiles en el estudio de la dinámica de las poblaciones. Estas tablas registran una serie de medidas secuenciales que revelan el cambio en la población a través del ciclo de vida de una especie en su ambiente natural (Harcourt, 1969).

Existen dos tipos de tablas de vida: la tabla de vida horizontal o específica de la edad y la tabla de vida vertical o específica del tiempo. La primera se basa en una cohorte real, todos los miembros de la población pertenecen a una generación única y la población puede fluctuar o ser estacionaria. La segunda se basa en una cohorte imaginaria, creada a partir de la determinación de la estructura de edades de una muestra de individuos en un momento determinado. Se asume que la población es estacionaria y existe un traslape considerable de generaciones; es un requisito indispensable determinar la edad de los individuos (Southwood, 1978).

Los datos de la tabla de vida específica de la edad se deben corregir, para iniciar las cohortes en un número fijo de individuos, por ejemplo 1000; esta práctica simplifica el cálculo de la esperanza de vida, pero produce una pérdida importante de información, al perderse el tamaño de la población real. La variación en el tamaño de la

población entre generaciones, crea el marco de referencia en que se basa el análisis del papel de los diferentes factores. En muchos de los estudios hechos en poblaciones de insectos, el tipo de tabla que se requiere da una lista de las poblaciones absolutas reales de diferentes estadíos y registra la mortalidad cuando se conocen estos (Varley et al, 1973; Southwood, 1978). En esta estudio, confeccionamos tablas de vida de este tipo (cuadros 8 y 9).

Un estudio a largo plazo con tablas de vida debe ir acompañado de un análisis de componentes par el estudio de los principales factores de mortalidad. Las tablas de vida identifican y evalúan la importancia relativa de las numerosas variables independientes que influyen sobre el tamaño de la población, proveen la prueba final de relaciones derivadas de la experimentación en el campo y el laboratorio y establecen un marco cuantitativo sobre el cual explorar las consecuencias potenciales de las interacciones biológicas y sugerir hipótesis acerca de estas. El análisis de los procesos ecológicos muestra que características de las variables independientes muestran relaciones espurias y sugiere la forma de modelar los datos observados de modo que el modelo resultante tenga significado biológico (Harcourt, 1969). Sin embargo, las tablas de vida no pueden demostrar la eficacia de los enemigos naturales en controlar las poblaciones (Luck et al, 1988).

Mediante el análisis de mortalidad (figura 36) se puede saber algo acerca del papel que pueden tener la natalidad y la mortalidad en las siguientes generaciones de ambas especies de Lepidosaphes. Se debe determinar si la población resultante  $N_T$  está relacionada más fuertemente con la población inicial  $N_E$  o con la mortalidad  $K$ , esto se logra visualmente en la figura o calculando el coeficiente de determinación  $r^2$ , el cual nos indica la proporción de la variancia de  $N_T$  que es explicada por  $N_E$ , el residuo corresponde a  $K$  (Sokal y Rohlf, 1979; Southwood, 1967, 1978). La mortalidad  $K$  se puede desglosar como  $K_T = K - (k_1 + k_2 + \dots + k_j)$  donde las  $k_i$  son las diferentes causas de mortalidad y  $K$  es la mortalidad no contemplada dentro de la parte del ciclo estudiada (Southwood, 1978).

Los resultados de este análisis para L. beckii son contradictorios con los antecedentes de control biológico por Aphitys lepidosaphes que hemos mencionado (DeBach y Landi, 1961; Rosen y DeBach, 1978), pues indican que el tamaño de la población no depende de la mortalidad producida por este parasitoide. Dada la baja sobrevivencia de adultos observada en el campo y la baja densidad que hemos encontrado, creemos que es otro el factor de mortalidad más importante. En el caso de L. gloveri si tenemos el efecto de la mortalidad más acentuado, aunque la emergencia de parasitoides fue muy baja, otras causas de mortalidad, como los depredadores, actuaron para afectar la población

resultante al final del ciclo de vida (figura 38).

Para ninguna de las dos especies podemos demostrar que los depredadores sean el factor clave en regular las poblaciones (figuras 37 y 38), pero podemos con toda seguridad, descartar a los parasitoides como factor determinante en el momento en que se hizo el estudio.

Según nuestros resultados (cuadro X), la época lluviosa es el momento de mayor mortalidad para L. beckii por diversas causas, tales como parasitoides, depredadores y causas desconocidas, que bien puede incluir la acción de enemigos naturales no detectados con este estudio, confundidos con las causas no determinadas y los fallos en el desarrollo; Rosen y DeBach (1978) citan que la mayor actividad de los parasitoides ocurre durante los periodos de mayor humedad relativa. El clima establece el marco básico dentro del cual se obtienen ciertos niveles de población promedio en ausencia de los factores reguladores, los enemigos naturales, el alimento y la competencia intraespecífica (DeBach, 1958).

Probablemente, existen otras causas de mortalidad actuando sobre las escamas que no son fáciles de medir. Por ejemplo, Samarasinghe y Leroux (1966) reportaron que la depredación del ácaro Hemisarcoptes malus sobre los huevos fue un factor importante en la mortalidad de Lepidosaphes ulmi sobre manzanos en Canadá. En nuestro estudio no investigamos la mortalidad de huevos en el campo, por la

dificultad de coleccionar hembras de la poblacion natural, y por evitar dañar las hembras que se encontraban bajo observacion. De los factores que hemos podido precisar, creemos que la depredacion debe ser uno de los más importantes, aunque debido a que puede ocurrir en cualquier momento del ciclo de vida, permite que las escamas se reproduzcan, cuando ocurre luego de que estas alcanzan su madurez reproductiva. Esto no ocurre con los parasitoides, pues estos deben atacar a su hospedero en un periodo más restringido. DeBach y Landi (1961) indican que en Aphytis lepidosaphes esto ocurre en el segundo y tercer estado de las hembras y en el quinto estado de los machos, lo que no les permite reproducirse.

Existen varios casos documentados acerca del control biologico de plagas por varios enemigos naturales. Por ejemplo, en el control biologico de la mosca del mediterraneo Ceratitis capitata, la accion combinada de varios parasitoides producen un porcentaje de parasitismo total mayor que el que produciria solo uno. En el control biologico de la chicharrita de la caña de azúcar Perkinsiella saccharicida en Hawaii, la introduccion sucesiva de varios parasitoides dio lugar a niveles cada vez menores de poblacion, hasta que finalmente la introduccion de un depredador de huevos produjo un grado mayor de control biologico (Doutt y DeBach, 1964).

Existen muchos casos en que la accion combinada de

varios enemigos naturales ha producido o ha mejorado la eficiencia del control de las poblaciones, ya sea en tiempo o en espacio, a pesar de las relaciones competitivas que se establecen, como en el caso de la mosca prieta de los cítricos Aleurocanthus woglumi (Doutt y DeBach, 1964), o en el de Aonidiella aurantii en California (DeBach y Sundby, 1963).

En Sudáfrica se ha documentado un caso en el que Aphytis africanus y A. melinus eran insuficientes para controlar a Aonidiella aurantii. La ineficacia de los parasitoides era debida a que alcanzaban su densidad máxima muy tarde en la estación cuando ya la fruta no era comerciable, debido a la densidad de escamas. En estas áreas se hizo la introducción de Chilocorus nigritus (Coccinellidae) y se hicieron aplicaciones de aceite, el coccinelido depreda sobre todos los estadios, no solo sobre las hembras vírgenes como lo hacen los parasitoides (DeBach y Rosen, 1976).

En el sistema que hemos estudiado, creemos que inicialmente ocurrió control biológico por la acción de Aphytis lepidosaphes, al ingresar esta especie, de un modo no establecido, a nuestro país. Posteriormente, los bajos niveles de población actuales serían mantenidos por un complejo de depredadores como los coccinelidos colectados y otros no identificados, con ácaros, neurópteros, sirphidos y probablemente la acción del clima directamente sobre las

escamas o indirectamente sobre las poblaciones de enemigos naturales.

Se puede suponer que los afelínidos son más efectivos en lograr control biológico de las escamas a altas densidades, mientras que los otros factores lo serán a densidades bajas. Probablemente, sin la presencia de alguno, ocurrirían brotes de la plaga, que podran ser contrarrestados por la avispa.

El hecho de que el parasitoidismo no sea la principal causa de mortalidad no indica nada acerca de si en otro momento no fue el factor que logró el control natural de L. beckii en nuestro país. Existe una ausencia total de literatura acerca de las escamas que atacan o han atacado a los cítricos en Costa Rica, y por lo tanto no hay registros de la historia de esta especie de insecto a través del tiempo. Tampoco existen informes de la presencia o introducción de Aphytis lepidosaphes en nuestro país, ni de otros enemigos naturales. Esto se puede explicar por el hecho de que los cítricos en Costa Rica fueron por mucho tiempo un "cultivo de jardín", para el consumo familiar y no es sino hasta los últimos tiempos que los agricultores se han interesado en plantaciones comerciales. Es probable que en otra época L. beckii fuera una plaga seria, y que la introducción accidental o espontánea de este parasitoide haya permitido el control biológico en forma anónima, debido a la poca importancia comercial de los cítricos en el país.

De cualquier modo, estos hechos deben haber ocurrido en fecha reciente, pues no fue sino hasta 1948 que esta especie fue introducida a California desde Formosa (DeBach y Landi, 1961); en 1958 se descubrió su entrada espontáneamente en Florida (Muma y Clancy, 1961; Rosen y DeBach, 1978), se reportó en Puerto Rico en 1960 y en El Salvador en 1970 (DeBach, 1974). En todos los sitios donde Aphytis lepidosaphes ha llegado por sus propios medios o ha sido introducida, ha ocurrido control exitoso o sustancial de la escama coma, y se le considera la causa de ello.

En el presente trabajo hemos determinado la presencia de varios enemigos naturales de las escamas estudiadas, y aunque no podemos demostrar con certeza los papeles respectivos que juegan en el control de las poblaciones, estos deben ser tomados en cuenta en el momento de hacer manejo en las plantaciones de cítricos.

En el ecosistema de cítricos en Costa Rica, persisten problemas de plagas de insectos que son importantes, tal es el caso de la mosca del mediterráneo Ceratitis capitata y de la escama nevada Unaspis citri y la escama roja Aonidiella aurantii; esta se deben atacar con métodos de manejo lo menos perturbadores posible del sistema ya establecido entre Lepidosaphes spp. y sus enemigos naturales, por ejemplo, técnicas culturales, control biológico, técnicas de resistencia genética, o técnicas autocidas como la de insectos esteriles, y aún, plagicidas,



siempre, que estos se usen de una forma racional y controlada (DeBach y Landi, 1961), junto con métodos de evaluación de probables plagas secundarias.

## BIBLIOGRAFIA CITADA.

- Baranyovits, D. 1953. Some aspects of the biology of armoured scale insects. *Endeavour* 12(48):202-209.
- Barkesville, G.L. y P. Emin 1969. Rapid estimation of heat accumulation from maximum and minimum temperatures. *Ecology* 50(3):514-517.
- Beardsley Jr. J.W. y R.H. González 1975. The biology and ecology of armored scale. *Ann. Rev. Entomol.* 20:47-73.
- Borror, D.J., D.M. DeLong y C.A. Triplehorn 1981. Introduction to the study of insects. 5ta. edic. Saunders, 928 p.
- Burke, J. H. 1967 The commercial citrus regions of the world. pp. 40-189. In: Reuther, W.J., H.J. Webber y L.D. Batchelor (edit.) The citrus industry. Vol. I. Univ. of California. Div. of Agric. Sciences. 611 p.
- Carnegie, A.J.M. 1957 Observations on the behaviour of crawlers of Lepidosaphes beckii Newm. (Hom.: Diaspidinae). *J. Entomol. Soc. South Africa* 20(1):164-169
- Carroll, D.P. y R.F. Luck 1984. Within-tree distribution of California red scale, Aonidiella aurantii (Maskell) (Homoptera: Diaspididae) and its parasitoid Comperiella bifasciata Howard (Hymenoptera: Encyrtidae) on Orange trees in the San Joaquin Valley. *Envirom. Entomol.* 13(1):179-183.
- Chapman, R.F. 1971. The insects. Structure and function. 2da. Edición. Elsevier, New York. 819 p.
- Clausen, C.P. 1978 Biological control of citrus insects. pp. 274-320. In: Reuther, W., E.C. Calavan, G.E. Carman (edit.) The citrus industry. Vol. IV. Univ. of California. Div. of Agric. Sciences. 362 p.
- Corrales, G. 1980. Insectos de importancia económica asociados con los principales cultivos de Costa Rica. Tesis de licenciatura, Universidad de Costa Rica. 232 p.
- Davidson, J. 1944. On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. *J. Anim. Ecol.* 13:26-38.

- Davidson, J.A. 1980. The scale insects of economic importance in the continental United States. Syllabus of Third Coccidology Training Session. Maryland Center for Systematic Entomology, Maryland.
- DeBach, P. 1958. The role of weather and entomophagous species in the natural control of insect populations. *J. Econ. Entomol.* 51(4):474-484.
- DeBach, P. 1971. Fortuitous biological control from ecesis of natural enemies. pp. 293-307. In: Entomological essays to commemorate Prof. K. Yasamatsu. Hokuryukan Publ. Tokio. 389 p.
- DeBach, P. y J. Landi 1961. The introduced purple scale parasite Aphytis lepidosaphes Compere, and a method of integrating chemical with biological control. *Hilgardia* 31(14):549-497.
- DeBach, P. y R. Sundby 1963. Competitive displacement between ecological homologues. *Hilgardia* 34(5) 105-166.
- DeBach, P. y D. Rosen 1976 Armoured scale insects. In: Delucchi, V. (Ed.) Studies in biological control. Cambridge Univ. Press, 304 p.
- Doutt, R.L. 1968. Características biológicas de los adultos entomófagos. pp. 179-204. In: DeBach, P. Control biológico de las plagas de insectos y malas hierbas. Traducido del inglés por C.M. Castaños. Continental, 949 p.
- Doutt, R.L. y P. DeBach, 1964. Algunos conceptos y preguntas sobre control biológico. pp. 152-175. In: DeBach, P. Control biológico de las plagas de insectos y malas hierbas. Traducido del inglés por C.M. Castaños. Continental, 949 p.
- English, L.L. y G.F. Turnipseed. 1940 Control of the major pest of the Satsuma orange in South Alabama. Bull. Agric. Exp. Stn. Alabama Polytech. Inst. #248, 48 p.
- Fabres, G. 1981. Analyse structurelle et fonctionnelle comparative de la biocoenose d'un homoptère (Lepidosaphes beckii, Hom. Diaspididae) dans deux types d'habitats agrumicoles de la Nouvelle-Calédonie. Travaux et Documents de L'O.R.S.T.O.M. # 113, Paris. 291 p.

- Gilbert, N.; A.P. Gutierrez, B.D. Frazer y R.E. Jones 1981. Relaciones ecológicas. Traducido de Inglés por C.A. Gracia. Blume, Barcelona. 152 p.
- Gómez-Menor, J. 1940. Coccidos de España. Inst. Nac. Invest. Agronómicas. Min. de Agricultura. Madrid, 432 p.
- Harcourt, D.G. 1969. The development and use of life tables in the study of natural insect populations. Ann. Rev. Entomol. 14:175-196.
- Harcourt, D.G. 1981. A thermal summation model for predicting seasonal occurrence of the alfalfa weevil, Hyperica postica (Coleoptera: curculionidae), in southern Ontario. Can. Entomol. 113:601-605.
- Harcourt, D.G. y J.M. Yee 1982. Polynomial algorithm for predicting the duration of insect life stages Envirom. Entomol. 11(3):581-584.
- Hulley, P.E. 1962 On the behaviour of crawlers of the citrus mussel scale, Lepidosaphes beckii (Newm.) (Homoptera: Diaspididae). J. Entomol. Soc. South Africa 25(1):56-72
- Hutchinson, G.E. 1981. Introducción a la ecología de las poblaciones. Traducido del inglés por J. Ros. Blume, Barcelona, 492 p.
- Klotz, L.J. 1973 Color handbook of citrus diseases. Univ. of California. Div. Agric. Sciences. 121 p.
- Lelong, B.M. 1906 Cultivo y plagas del naranjo. Trad. por P.L. Moreau. Boletín de la Comisión de parasitología agrícola. Tomo III, N° 1. México, 233 p.
- Logan, J.A.; D.J. Wollkind, S.C. Hoyt, y L.K. Tanigoshi 1976. An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. Envirom. Entomol. 5(6):1133-1140.
- Luck, R.F., B. Merle Sheppard y P.E. Kenmore 1988. Experimental methods for evaluating arthropod natural enemies. Ann. Rev. Entomol. 33:367-391.
- Marlatt, C.L. 1900. The scale insect and mite enemies of citrus tree. Yearbook of U.S. Dept. Agric. pp. 247-290.

- Merrill, G.B. 1953 A revision of scale insects of Florida. Bull. State Plant Board of Florida 1:1-143
- Miller, D.R. y Kostarab, M. 1979. Recent advances in the study of scale insects. Ann. Rev. Entomol. 24:1-27.
- Monastero, S. 1955. Morfología e Biología del Mytilococcus gloveri Packard 1869. Bol. Inst. Entomol. Agric. Univ. Palermo 1:87-136.
- Muma, M.H. 1969. Biological control of various insects and mites on Florida citrus. Proc. First Int. Citrus Symp. 2:863-870.
- Muma, M.H. y Clancy, D.W. 1961. Parasitism of Purple scale and Florida red scale in Florida citrus groves. Proc. Florida Hort. Soc. 74:29-32.
- Muma, M.H. y Selhime, A.G. 1966. Aphytis Howard (Hymenoptera: Eulophidae) on Florida citrus. Proc. Florida State Hort. Soc. 79:86-91.
- Oetting, R.D. 1984 Biology of the cactus scale, Diaspis echinocacti (Bouche)(Homoptera: Diaspididae). Ann. Entomol. Soc. Am. 77:88-92
- Pradhan, S. 1946. Insect population studies. IV. Dynamics of temperature effect on insect development. Proc. Nat. Inst. Sci. India 12:385-404.
- Praloran, J.C. 1977 Los agrios. Traducido del francés por E. Rimbau. Blume 520 p.
- Rosen, D. y P. DeBach 1977 Diaspididae. In: Clausen, C.P. (ed.) Introduced parasites and predators of arthropods pest and weeds: A world review. A.R.S.-U.S.D.A. Agric. Handbook # 480 Washington, D.C. 551 p.
- Sevacherian, V.; V.M. Stern y A.J. Mueller 1977. Heat accumulation for timing Lygus control measures in a Safflower-Cotton complex. J. ECON. ENTOMOL. 70(4):399-402.
- Simanton, W.A. 1976 Ocurrence of insect and mite pest of citrus, their predators and parasitism in relation to spraying operations. Proc. Tall Timber Conf. Ecol. Anim. Control Habitat. Manag. 6:135-162.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf, 1979. Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica.

- Blume, Madrid, 832 p.
- Southwood, T.R.E. 1967. The interpretation of population change. *J. Anim. Ecol.* 36(3):519-529.
- Southwood, T.R.E. 1978. Ecological methods, with particular references to the study of insect populations. 2da. edic. Chapman and Hall, 524 p.
- Stinner, R.E., A.P. Gutierrez y G.D. Butler, Jr. 1974. An algorithm for temperature-dependent growth rate simulation. *Can. Entomol.* 106:519-524.
- Stinner, R.E., G.D. Butler, Jr. J.S. Bachelier y C. Tuttle 1975. Simuation of temperature-dependent development in population dynamics models. *Can. Entomol.* 107:1167-1174.
- Taylor, F. 1981. Ecology and evolution of physiological time in insects. *Am. Nat.* 117(1):1-23.
- Taylor, F. 1982. Sensitivity of physiological time in arthropods to variation of its parameters. *Envirom. Entomol.* 11(3):573-577.
- Varley, G.C., G.R. Gradwell y M.P. Hassell 1973. Insect population ecology: an analitical approach. Blackwell Sci. Publ. Oxford.
- U.S.D.A. Foreing Agriculture Service 1982 Northern hemisphere citrus situation. *Foreing Agriculture Circular* 82(1):1- 29.
- Wagner, T.L., H. Wu, P.J.H. Sharpe, R.M. Schoolfield y R.N. Coulson 1984a. Modeling insect development rates: a literature review and application of biophysical model. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77:208-225.
- Wagner, T.L., H. Wu, P.J.H. Sharpe, R.M. Schoolfield y R.N. Coulson 1984b. Modeling distributions of insect development time: a literature review and application of the Weibull function. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77:475- 487.
- Wagner, T.L., H. Wu, R.M. Feldman, P.J.H. Sharpe, R.M. Schoolfield y R.N. Coulson 1984. Multiple-cohort approach for simulating development of insect populations under variable temperatures. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 78:691-704.
- Webber, H.J. 1967 History and development of the citrus industry. pp. 1-39 *In:* Reuther, W.J., H.J. Webber

- y L.D. Batchelor (edit.) The citrus industry. Vol. I. Univ. of California. Div. of Agric. Sciences. 611 p.
- Wigglesworth, V.B. 1978 Fisiología de los insectos. Traducido de la 7a. edición inglesa por M. Illera M. Acribia, Zaragoza. 155 p.
- Willner, P.G. 1982 Microclimate and the enviromental physiology of insects. Adv. Insect Physiol. 16:1-57.

APENDICE



## Tablas de Vida por cohortes

Lepidosaphes beckii

## Cohorte 1. 11/abril/1986

---

Primer estadio asentamiento		31	
Causa de muerte	Indeterminada		12
	Fallo del desarrollo		5
Alcanzan la primera muda		14	
Sexo desconocido		5	
Causa de muerte	Indeterminada		3
	Caida de la hoja		2
Machos		1	
Hembras		8	
Causa de muerte	Indeterminada		2
Hembras que alcanzan la 2da muda		6	
Causa de muerte	Caida de la hoja		1
	Parasitoides		3
	Depredación		1
	Competencia		1
Machos que emergen		1	
Hembras que se reproducen		0	

---

## Cohorte 2. 11/julio/1986

---

Primer estadio asentamiento		18	
Causa de muerte	Indeterminada		1
Alcanzan la primera muda		17	
Sexo desconocido		5	
Causa de muerte	Indeterminada		5
Machos		9	
Causa de muerte	Indeterminada		8
Hembras		3	
Causa de muerte	Indeterminada		1
	Fallo del desarrollo		1
Hembras que alcanzan la 2da muda		1	
Causa de muerte	Fallo del desarrollo		1
Machos que emergen		1	
Hembras que se reproducen		0	

## Cohorte 3. 8/agosto/1986

---

Primer estadio asentamiento		104	
Causa de muerte	Indeterminada		38
Alcanzan la primera muda		66	
Sexo desconocido		56	
Causa de muerte	Indeterminada		23
	Fallo del desarrollo		32
	Depredación		1
Machos		9	
Hembras		1	
Causa de muerte	Fallo del desarrollo		1
Hembras que alcanzan la 2da muda		0	
Machos que emergen		9	
Hembras que se reproducen		0	

---

## Cohorte 4. 17/octubre/1986

---

Primer estadio asentamiento		61	
Causa de muerte	Indeterminada		41
Alcanzan la primera muda		20	
Sexo desconocido		2	
Causa de muerte	Indeterminada		2
Machos		11	
Causa de muerte	Indeterminada		3
	Parasitoides		3
	Depredación		2
	Fallo del desarrollo		3
Hembras		7	
Causa de muerte	Indeterminada		4
	Depredación		1
	Fallo del desarrollo		2
Hembras que alcanzan la 2da muda		0	
Machos que emergen		0	
Hembras que se reproducen		0	

## Cohorte 5, 7/noviembre/1986

---

Primer estadio asentamiento		36	
Causa de muerte	Indeterminada		14
	Fallo del desarrollo		7
Alcanzan la primera muda		15	
Sexo desconocido		5	
Causa de muerte	Indeterminada		1
	Caida de la hoja		4
Machos		7	
Causa de muerte	Indeterminada		1
Hembras		3	
Hembras que alcanzan la 2da muda		3	
Causa de muerte	Parasitoides		1
Machos que emergen		1	
Hembras que se reproducen		2	

---

## Cohorte 6, 15/enero/1987

---

Primer estadio asentamiento		99	
Causa de muerte	Indeterminada		36
	Caida de la hoja		1
Alcanzan la primera muda		62	
Sexo desconocido		5	
Causa de muerte	Fallo del desarrollo		2
	Caida de la hoja		3
Machos		36	
Causa de muerte	Indeterminada		15
	Depredación		1
Hembras		21	
Causa de muerte	Indeterminada		1
	Fallo del desarrollo		1
	Depredación		1
Hembras que alcanzan la 2da muda		18	
Causa de muerte	Indeterminada		5
	Fallo del desarrollo		2
	Depredación		10
Machos que emergen		20	
Hembras que se reproducen		1	

---

## Cohorte 7. 22/enero/1987

---

Primer estadio asentamiento		157	
Causa de muerte	Indeterminada		75
	Fallo del desarrollo		2
	Caída de la hoja		21
	Depredación		5
Alcanzan la primera muda		54	
Sexo desconocido		2	
Causa de muerte	Depredación		2
Machos		35	
Causa de muerte	Indeterminada		6
Hembras		17	
Causa de muerte	Indeterminada		1
	Fallo del desarrollo		2
Hembras que alcanzan la 2da muda		14	
Causa de muerte	Indeterminada		1
	Parasitoides		4
	Depredación		3
Machos que emergen		29	
Hembras que se reproducen		2	

---

## Cohorte 8. 19/febrero/1987

---

Primer estadio asentamiento		38	
Causa de muerte	Indeterminada		6
Alcanzan la primera muda		32	
Sexo desconocido		8	
Causa de muerte	Indeterminada		1
	Caída de la hoja		5
	Fallo del desarrollo		2
Machos		9	
Causa de muerte	Indeterminada		3
	Caída de la hoja		3
Hembras		15	
Causa de muerte	Caída de la hoja		12
	Fallo del desarrollo		2
	Parasitoides		1
Hembras que alcanzan la 2da muda		0	
Machos que emergen		3	
Hembras que se reproducen		0	

## Cohorte 9, 30/abril/1987

---

Primer estadio asentamiento		54	
Causa de muerte	Indeterminada		24
Alcanzan la primera muda		30	
Sexo desconocido		10	
Causa de muerte	Indeterminada		9
	Depredación		1
Machos		12	
Causa de muerte	Indeterminada		7
Hembras		8	
Causa de muerte	Indeterminada		2
	Fallo del desarrollo		1
Hembras que alcanzan la 2da muda		5	
Machos que emergen		5	
Hembras que se reproducen		5	

---

Lepidosaphes gloveri  
Cohorte 1. 13/marzo/1986

---

Primer estadio asentamiento		78	
Causa de muerte	Indeterminada		38
	Fallo del desarrollo		11
	Caida de la hoja		3
Alcanzan la primera muda		25	
Sexo desconocido		6	
Causa de muerte	Indeterminada		2
	Caida de la hoja		3
	Depredación		1
Machos		7	
Causa de muerte	Indeterminada		3
Hembras		13	
Causa de muerte	Indeterminada		3
Hembras que alcanzan la 2da muda		10	
Causa de muerte	Indeterminada		4
	Caida de la hoja		1
	Fallo del desarrollo		1
Machos que emergen		4	
Hembras que se reproducen		4	

---

Cohorte 2. 11/abril/1986

---

Primer estadio asentamiento		25	
Causa de muerte	Indeterminada		2
	Fallo del desarrollo		1
	Depredación		1
Alcanzan la primera muda		21	
Sexo desconocido		9	
Causa de muerte	Indeterminada		9
Machos		8	
Causa de muerte	Indeterminada		3
Hembras		4	
Hembras que alcanzan la 2da muda		4	
Causa de muerte	Indeterminada		1
	Fallo del desarrollo		2
	Parasitoides		1
Machos que emergen		5	
Hembras que se reproducen		0	

## Cohorté 3. 5/junio/1986

---

Primer estadio asentamiento		24	
Causa de muerte	Indeterminada		9
	Fallo del desarrollo		2
	Caída de la hoja		1
Alcanzan la primera muda		12	
Sexo desconocido		4	
Causa de muerte	Caída de la hoja		3
	Fallo del desarrollo		1
Machos		5	
Causa de muerte	Indeterminada		3
Hembras		3	
Causa de muerte	Fallo del desarrollo		2
Hembras que alcanzan la 2da muda		1	
Causa de muerte	Fallo del desarrollo		1
Machos que emergen		2	
Hembras que se reproducen		0	

---

## Cohorte 4. 11/julio/1986

---

Primer estadio asentamiento		27	
Causa de muerte	Indeterminada		1
Alcanzan la primera muda		26	
Sexo desconocido		9	
Causa de muerte	Indeterminada		3
	Caída de la hoja		1
	Depredación		3
	Fallo del desarrollo		1
	Herbivoría		1
Machos		10	
Causa de muerte	Indeterminada		5
	Caída de la hoja		2
	Depredación		1
Hembras		7	
Causa de muerte	Fallo del desarrollo		1
Hembras que alcanzan la 2da muda		6	
Causa de muerte	Indeterminada		4
	Depredación		1
	Fallo del desarrollo		1
Machos que emergen		2	
Hembras que se reproducen		0	

---

## Cohorte 5. 8/agosto/1986

---

Primer estadio asentamiento		75	
Causa de muerte	Indeterminada		37
	Fallo del desarrollo		25
Alcanzan la primera muda		13	
Sexo desconocido		11	
Causa de muerte	Indeterminada		6
	Fallo del desarrollo		5
Machos		2	
Causa de muerte	Indeterminada		1
	Caida de la hoja		1
Hembras		0	
Hembras que alcanzan la 2da muda		0	
Machos que emergen		0	
Hembras que se reproducen		0	

---

## Cohorte 6. 17/octubre/1986

---

Primer estadio asentamiento		53	
Causa de muerte	Indeterminada		19
	Fallo del desarrollo		1
	Depredación		1
Alcanzan la primera muda		32	
Sexo desconocido		12	
Causa de muerte	Indeterminada		6
	Fallo del desarrollo		3
	Depredación		3
Machos		6	
Causa de muerte	Indeterminada		5
	Depredación		1
Hembras		14	
Causa de muerte	Indeterminada		2
	Fallo del desarrollo		8
	Depredación		4
Hembras que alcanzan la 2da muda		0	
Machos que emergen		0	
Hembras que se reproducen		0	



## Cohorte 7. 7/noviembre/1986

Primer estadio asentamiento		113	
Causa de muerte	Indeterminada		46
	Fallo del desarrollo		5
	Depredación		4
Alcanzan la primera muda		58	
Sexo desconocido		36	
Causa de muerte	Indeterminada		35
	Caida de la hoja		1
Machos		14	
Causa de muerte	Indeterminada		3
Hembras		8	
Causa de muerte	Indeterminada		1
	Fallo del desarrollo		1
Hembras que alcanzan la 2da muda		6	
Causa de muerte	Indeterminada		2
	Parasitoides		1
Machos que emergen		11	
Hembras que se reproducen		3	

## Cohorte 8. 21/noviembre/1986

Primer estadio asentamiento		104	
Causa de muerte	Indeterminada		46
	Fallo del desarrollo		6
	Depredación		1
Alcanzan la primera muda		51	
Sexo desconocido		39	
Causa de muerte	Indeterminada		23
	Fallo del desarrollo		10
	Depredación		5
	Parasitoides		1
Machos		4	
Causa de muerte	Fallo del desarrollo		2
Hembras		8	
Causa de muerte	Fallo del desarrollo		4
	Depredación		2
Hembras que alcanzan la 2da muda		2	
Causa de muerte	Fallo del desarrollo		1
Machos que emergen		2	
Hembras que se reproducen		1	

