

Duración del desarrollo y estadísticos poblacionales de *Capulinia* sp. cercana a *jaboticabae* von Ihering (Hemiptera: Eriococcidae) sobre varias especies de *Psidium*

Dorys T Chirinos, Francis Geraud-Pouey, Gustavo Romay

Laboratorio de Manejo Integrado de Plagas en Frutales y Hortalizas, Unidad Técnica Fitosanitaria, Facultad de Agronomía, La Universidad del Zulia. Teléfono (58 261) 7597113. E-mail: dtchirinos@hotmail.com dorysch@cantv.net fgeraud@luz.ve fgeraudp@hotmail.com gustavoromay@hotmail.com

Resumen

CHIRINOS DT, GERAUD-POUEY F, ROMAY G. 2003. Duración del desarrollo y estadísticos poblacionales de *Capulinia* sp. cercana a *jaboticabae* von Ihering (Hemiptera: Eriococcidae) sobre varias especies de *Psidium*. Entomotropica 18(1):7-20.

Capulinia sp. es una nueva especie y la poca información disponible apunta su origen neotropical y probablemente amazónico. Para estimar su amplitud de hospederas y lo favorable de dos selecciones de guayabo, *Psidium guajava* L. [Criolla Roja (CR) y Selección 12 (S12)], se evaluó durante junio-octubre 1999, la supervivencia, fertilidad y estadísticos poblacionales, en esas selecciones y otras especies: *P. friedrichsthalianum* Berg.-Niedenzu y *P. guineense* Swartz. La supervivencia de *Capulinia* resultó sobre *P. guajava* CR>S12>*P. friedrichsthalianum*>*P. guineense*. La menor supervivencia sobre S12 comparada con CR se debió a las escasas exfoliaciones de corteza en la primera. La alta mortalidad sobre *P. friedrichsthalianum* y *P. guineense* podría deberse a factores bioquímicos, lo cual sugiere que sobre éstas hospederas no evolucionó *Capulinia*. La supervivencia (90%), fertilidad (2639,80±161,43 huevos/hembra) y estadísticos poblacionales (R_0 :1090,81, T:45,37 y r_m :0,20) para *Capulinia* sobre CR explican las altas infestaciones ocurridas durante la colonización de nuevas zonas en ausencia de enemigos naturales eficientes. Esa capacidad de desarrollo poblacional justifica en parte la importancia que alcanzó como plaga del guayabo en Venezuela. El efecto de las condiciones físicas de la corteza y la bioquímica de las plantas podrían constituir fuentes de resistencia, que contribuirían a disminuir daños por *Capulinia* sp.

Palabras clave adicionales: Coevolución, mota blanca del guayabo, resistencia fenética.

Abstract

CHIRINOS DT, GERAUD-POUEY F, ROMAY G. 2003. Development time and population parameters of *Capulinia* sp. near to *jaboticabae* von Ihering (Hemiptera: Eriococcidae) on several *Psidium* species. Entomotropica 18(1):7-20.

Capulinia sp. is a new species and the scarce available information points toward its neotropical origin, probably Amazonian. Survival, fertility and populations statistics were evaluated on guava selections, *Psidium guajava* L. [Criolla Roja (CR), Selección 12 (S12)] and on other species: *P. friedrichsthalianum* Berg.-Niedenzu and *P. guineense* Swartz during June-October 1999 to estimate host plant amplitude and favorability of the guava accessions to the insect. The ranking of host plants with respect to survival of *Capulinia* sp. was: on *P. guajava* CR>S12>*P. friedrichsthalianum*>*P. guineense*. The lower survival on S12 as compared with CR was due to the scarcity of bark exfoliations on the former. High mortality on *P. friedrichsthalianum* and *P. guineense* could be associated with biochemical factors and suggests *Capulinia* not evolved on those. High survival (90%) and fertility (2639.80±161.43 eggs/female) of *Capulinia* on CR and population statistics (R_0 :1090.81, T:45.37 and r_m :0.20) explain the high infestations that occurred in the absence of efficient natural enemies when the insect colonized new areas. This capacity for population development partially supports the importance *Capulinia* reached as guava pest in Venezuela. The effect of bark physical features and plant biochemistry could constitute sources for resistance in search for lowering incidence and damages by *Capulinia* sp.

Additional key words: Coevolution, guava cottony scale, phenetic resistance.

Introducción

Por ser *Capulinia* sp. cercana a *jaboticabae* von Ihering, una nueva especie, poco se conoce acerca de su origen y de las especies de plantas hospederas sobre las cuales evolucionó. Las fuertes infestaciones inicialmente observadas sobre guayabo, *Psidium guajava* L.,

evidenciaban el alto potencial reproductivo de este insecto (Cermeli y Geraud-Pouey 1997) además de su adaptabilidad a esa hospedera, aunque todas las especies descritas dentro de este género están asociadas con *Myrciaria* spp. y *Metrosideros* spp., otros géneros de

la familia Myrtaceae, (Hempel 1900, Miller 1999 citando a varios). Posteriores investigaciones demostraron que dicho potencial había sido subestimado (Chirinos et al. 1997a, 1997b), lo cual refuerza la adaptabilidad de *Capulinia* sp. a guayabo. No obstante, esa adaptabilidad puede ser independiente de la relación evolutiva insecto fitófago-planta hospedera. Por su evidente oligofagia (sólo lo hemos observado formando colonias sobre *P. guajava* y escasamente sobre *P. friedrichsthalianum* Berg.-Niedenzu), el insecto pudo haber evolucionado en asociación con otra especie o grupo de especies cercanas de plantas dentro de la familia Myrtaceae. El caso del *Leptinotarsa decemlineata* (Say), (Coleoptera: Chrysomelidae), ilustra bien este tipo de situación donde un insecto fitófago se adapta a una nueva planta hospedera cultivada. Originalmente asociada con especies silvestres de *Solanum* de las montañas rocosas de Norteamérica, se adaptó a la papa, *S. tuberosum* L., originaria de Suramérica, convirtiéndose en una de sus mayores plagas en Norteamérica y Europa (Metcalf y Flint, 1939).

También desde temprano observamos que *Capulinia* sp. mostraba marcadas diferencias en cuanto a capacidad de desarrollar poblaciones sobre algunas especies de *Psidium* (Geraud-Pouey y Chirinos 1999). En consecuencia, es posible aproximar el entendimiento de las vías evolutivas del insecto y así inferir acerca de su origen geográfico, evaluando su capacidad de desarrollar poblaciones sobre potenciales plantas hospederas, a partir de la estimación de los diferentes parámetros biológicos y demográficos. El conocimiento del origen geográfico y de las plantas hospederas sobre las cuales evolucionó un insecto, son fundamentales entre otras cosas, para ubicar sus enemigos naturales específicos para ser utilizados en programas de control biológico clásico (Bartlet y van den Bosch 1964, Zwölfer et al. 1976, van den Bosch et al. 1982). Aunque existe una especie de parasitoide, *Metaphycus* sp. (Hymenoptera: Encyrtidae), con marcado efecto como regulador de poblaciones de *Capulinia* sp. en el campo (Geraud-Pouey et al. 1997a, Cermeli y Geraud-Pouey 1997, Chirinos-Torres et al. 2000, Geraud-Pouey et al. 2001a), no se descarta la posibilidad de futuras introducciones de nuevos enemigos naturales de este insecto si estuviesen disponibles.

Después de las características intrínsecas de cada especie, en el caso de los artrópodos fitófagos, el potencial para desarrollar sus poblaciones deriva en primera instancia de la relación con la planta hospedera (Geraud-Pouey et al. 1997b). La supervivencia,

duración del desarrollo y fecundidad son indicadores de esa relación y sirven para calcular la velocidad con la cual puede aumentar la población, bajo ciertas condiciones de tipo y calidad de planta hospedera, temperatura, humedad relativa, etc. (Geraud-Pouey et al. 1997b). Así mismo, con base a esos indicadores es posible determinar cuan adecuada es una planta hospedera para un insecto fitófago (Geraud 1986).

Además de servir como herramientas básicas para el entendimiento de las dinámicas poblacionales de las especies (Sothwood 1966, Krebs 1978, Bonato et al. 1995 citando a Poole 1974 y a Dempster 1975), este tipo de estudios permite visualizar el efecto que tienen los factores reguladores (especialmente enemigos naturales) para aprovecharlos al máximo en programas de manejo integrado de plagas (Geraud-Pouey et al. 1997b). Dicha visualización se logra comparando el potencial para desarrollar poblaciones sin mayores restricciones que las impuestas por la planta hospedera (estimado mediante modelos matemáticos) (Krebs 1978 citando a Lotka 1922), con las poblaciones observadas en el campo, sobre las cuales influyen otros factores, especialmente enemigos naturales.

Por tales razones, para estimar la amplitud de especies de plantas hospederas para *Capulinia* sp., así como el grado de susceptibilidad al insecto de dos selecciones de *Psidium guajava*, se evaluó su comportamiento poblacional sobre esas selecciones y otras dos especies taxonómicamente cercanas: *P. friedrichsthalianum* Berg.-Niedenzu y *P. guineense* Swartz.

Materiales y Métodos

Esta investigación fue realizada durante el período junio-octubre 1999. Se evaluaron la supervivencia, duración del desarrollo y fertilidad de *Capulinia* sp. cercana a *jaboticabae* von Ihering, así como su potencial para desarrollar poblaciones sobre dos selecciones de guayabo, *P. guajava*: Criolla Roja (comúnmente sembrada en la zona productora del Zulia) y la Selección 12 del Centro Frutícola de la Región Zuliana (CENFRUZU, CORPOZULIA), y otras dos especies del mismo género: cas o guayabo cas, *P. friedrichsthalianum* y guayabito de cerro, *P. guineense*. La Selección 12 es considerada menos susceptible a *Capulinia* sp. (Máximo Matheus, comunicación personal, CENFRUZU, COPORZULIA, Zulia, Venezuela) y se caracteriza por presentar menos exfoliaciones de corteza en troncos y ramas maduras, comparado con la Criolla Roja. Las exfoliaciones de la corteza son importantes para la supervivencia del insecto ya que las ninfas de primer estadio se ubican debajo de ellas para comenzar a alimentarse (Cermeli

y Geraud-Pouey 1997, Geraud-Pouey et al. 2001b). En las otras dos especies, las exfoliaciones de corteza son suficientemente abundantes como para permitir el establecimiento de las ninfas de primer estadio de *Capulinia* sp. (Geraud-Pouey et al. 2001b). Fueron incluidas cinco repeticiones de cada tratamiento y la unidad experimental consistió de una planta (en maceta). Las condiciones de laboratorio, manejo de plantas experimentales, colonias de laboratorio, establecimiento de cohortes experimentales, evaluaciones del desarrollo, fecundidad y fertilidad fueron detalladas en anterior publicación (Geraud-Pouey et al. 2001b).

Análisis demográficos. Fueron elaboradas tablas de vida y fertilidad para cohortes (Krebs 1978), evaluando supervivencia, duración del desarrollo y fertilidad sobre la misma cohorte siguiendo el método descrito por Chi y Liu (1985). La supervivencia fue discriminada por fases de desarrollo: huevo, ninfas de primer estadio, ninfas de segundo estadio hembras, sumatoria de las ninfas de segundo al cuarto estadio para machos, hembras adultas y machos adultos. También fue obtenida la supervivencia para el total de individuos por especie de planta hospedera. Los estadísticos poblacionales fueron calculados mediante las fórmulas referidas por Krebs (1978), presentadas a continuación.

Tasa neta reproductiva (R_0) o tasa de multiplicación por generación, es decir, las veces que puede multiplicarse una población por cada generación del insecto.

$$R_0 = \sum l_x m_x$$

donde:

l_x = proporción de individuos sobrevivientes a la edad x .

m_x = número promedio de huevos fértiles (fertilidad) puestos a la edad x .

Tiempo generacional (T) o tiempo promedio transcurrido entre el inicio de la generación parental y el inicio de la generación filial, en este caso expresado en días.

$$T = \sum x l_x m_x / \sum l_x m_x$$

donde:

x = edad de individuos = tiempo transcurrido desde inicio de la fase de huevo.

La tasa intrínseca de desarrollo poblacional (r_m) o máxima tasa de incremento poblacional que se puede lograr para alguna combinación particular de temperatura, humedad, calidad de alimento, etc. También llamada tasa instantánea. En este caso está

expresada en aporte de individuo por individuo por día.

$$r_m = \ln(R_0)/T$$

El valor de r_m así calculado, es una aproximación (Krebs 1978) y para afinarlo, es sustituido en la ecuación de Lotka (1907, 1913) referido por Krebs (1978)

$$\sum e^{-r_m x} l_x m_x = 1$$

donde:

e = base de los logaritmos neperianos.

Si el valor calculado sobrepasa la unidad por una magnitud superior a 0,001, se modifica el valor de r_m , calculando un valor de incremento (D) para el mismo (Rabinovich 1980):

$$D = \ln(S)/b$$

donde:

S = valor calculado con la ecuación de Lotka, el cual difiere de la unidad.

$$b = \sum x/n$$

n = número de clases de edades.

El valor de D es sumado a r_m y vuelto a sustituir ese nuevo valor en la ecuación, haciendo las iteraciones necesarias hasta que la igualdad sea $\pm 1,001$.

Además, para visualizar mejor el efecto de las especies de plantas sobre el insecto, se hizo una simulación de su desarrollo poblacional en aquellas especies sobre las cuales logró reproducirse. Para ello fue utilizada la forma integral de la ecuación de Lotka (1922) referida por Krebs (1978):

$$N_t = N_0 e^{r_m t}$$

donde:

N_t = número de individuos al tiempo t .

N_0 = número de individuos al inicio de la población (se partió de un individuo: suponiendo una hembra fertilizada).

t = tiempo de desarrollo de la población (1-46 días: tiempo generacional, aproximado a la unidad).

Análisis estadísticos. La supervivencia del insecto hasta adulto y la proporción de sexos fueron analizadas con un diseño de bloques al azar, después de transformarlas a la función arcoseno(x)^{1/2}. Las duraciones del desarrollo para: ninfas de primer estadio (N1), segundo estadio hembras (N2H), ninfas de segundo (N2M), tercero (N3M), cuarto estadio para machos (N4M), duración total de estadios ninfales en hembras (N1-N2H) y en machos (N1-N4M), longevidad de adultos y la fertilidad fueron comparados con un diseño de parcelas divididas, donde la parcela

principal correspondió a los individuos y la subparcela a las especies de plantas. Los valores de fertilidad fueron transformados a la función $[(x+1)^{1/2}]$ para ajustarlos a la distribución normal.

Los estadísticos poblacionales (R_o , T y r_m) fueron comparados con un bloques al azar. Previo al análisis, R_o y r_m fueron transformados a la función $(x+1)^{1/2}$ también para ajustarlos a la distribución normal. Todas las variables fueron analizadas con el Modelo Lineal General (GLM). La supervivencia fue comparada a través de la prueba de Tukey ($P<0,05$) y el resto a través de los mínimos cuadrados ($P<0,01$). Dichos análisis fueron hechos con el programa estadístico SAS®.

Resultados y Discusión

Supervivencia. La Figura 1 muestra la supervivencia discriminada por fase de desarrollo y la Figura 2 la supervivencia para el total de individuos de *Capulinia* sp., sobre las diferentes especies de plantas evaluadas. Sólo el 1,01% de los huevos no mostraron desarrollo embrionario (contenido amorfo). Todos aquellos en los cuales el embrión se desarrolló (con ojos visibles a través del corion) eclosionaron. Sobre *P. guineense*, ningún individuo sobrepasó el primer estadio, alargándose la duración de algunos de ellos hasta los 20 días (Figuras 1 y 2). Sobre *P. friedrichsthalianum*, también ocurrió una mortalidad acentuada de ninfas de primer estadio, asociada con alargamiento del desarrollo, observándose individuos en este estadio hasta el día 40. Sólo 4,30% de los individuos pasó a ninfas de segundo estadio y 3,75% logró sobrevivir hasta adulto (Cuadro 1). Por esta razón, los porcentajes de individuos sobrevivientes en estas fases no pueden ser apreciados en la Figura 1. En resumen, la curva de supervivencia para el total de individuos (Figura 2) sobre esta especie denota una alta mortalidad temprana, seguida de un período de menor pero constante mortalidad.

La menor supervivencia sobre *P. friedrichsthalianum* y la total mortalidad temprana sobre *P. guineense*, no parece ser consecuencia de limitaciones físicas de la corteza para el establecimiento de ninfas de primer estadio, ya que un alto porcentaje de éstas (>70%) lograron fijarse sobre esas especies (Figura 1). Otros factores parecieran afectar la supervivencia posterior a la fijación, cuando comienzan a alimentarse. Las ninfas de *Capulinia* sp., sobre *P. friedrichsthalianum* produjeron filamentos cerosos con mucho menor profusión comparado con aquellas sobre *P. guajava*. Además a través del integumento, se observaba desuniformidad en coloraciones internas y antes de morir presentaban una mancha pardusca atípica alrededor de la proboscis.

Sobre *P. guineense* no produjeron filamentos y también presentaban esa mancha pardusca. Ello podría indicar intoxicación temprana del insecto. Geraud (1986) refiere que la mortalidad de larvas neonatas de *Phthorimaea operculella* (Zeller) después de comenzar a alimentarse sobre hojas de tomate podría estar asociada a efectos tóxicos de la planta sobre el insecto, lo cual parece ser el caso de *Heliothis zea* (Boddie) (Geraud et al. 1997c).

CUADRO 1. Supervivencia (%) hasta adulto de *Capulinia* sp. sobre varias especies de *Psidium* bajo condiciones de laboratorio. Período junio-octubre 1999.

Especie de <i>Psidium</i>	Supervivencia
<i>P. guineense</i>	0 d
<i>P. friedrichsthalianum</i>	3,76±0,92 c
<i>P. guajava</i> , Selección 12	63,45±3,28 b
<i>P. guajava</i> , Criolla Roja	90,60±0,71 a

Medias±error estándar. Comparaciones de medias hechas a través de la prueba de Tukey ($P<0,05$). Medias con igual letra no difieren significativamente.

La supervivencia fue mucho mayor sobre ambas selecciones de *P. guajava* (Cuadro 1). Todas las ninfas que completaron el primer estadio, llegaron hasta adulto, alcanzando supervivencia de 63,45% sobre la Selección 12 y de 90,60% sobre Criolla Roja (Figura 1). Las diferencias de supervivencia sobre ambas selecciones están principalmente asociadas con las características físicas de la corteza. Experimentos realizados en el laboratorio mostraron que las exfoliaciones de la corteza del guayabo son determinantes para la fijación de ninfas de primer estadio (Geraud et al. 2001b). Así, en el citado experimento se obtuvo que la población de *Capulinia*, en plantas de guayabo con exfoliaciones tanto naturales como artificiales, la supervivencia superó el 70%, mientras que sobre plantas con cortezas lisas no sobrevivió más allá del 2%. Como ya había sido referido, esto es consecuencia del comportamiento de las ninfas de primer estadio de *Capulinia* sp., que al final de su fase de dispersión, tienden a ubicarse debajo de esas exfoliaciones de corteza para protegerse y allí establecerse (Cermeli y Geraud-Pouey 1997, Geraud-Pouey et al. 2001b). Aunque no fueron cuantificadas, como ya se mencionó, las exfoliaciones de corteza en Criolla Roja son visiblemente más profusas que en la Selección 12.

La aún alta supervivencia sobre la Selección 12, sugiere un moderado efecto de esta característica de su corteza. No obstante, hay que tomar en cuenta que ésta es menos marcada en ramas jóvenes (periféricas de la copa del

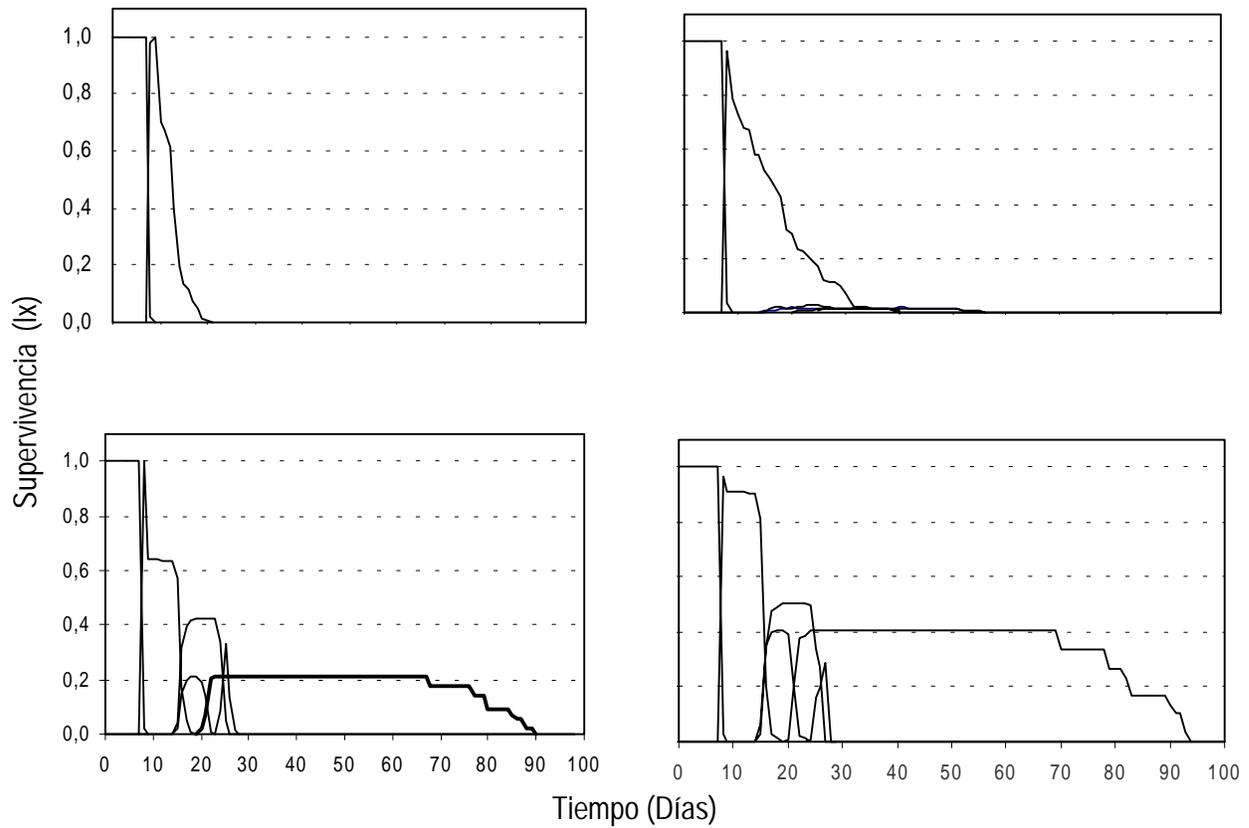


FIGURA 1. Curvas de supervivencia (lx) por estadio para individuos de *Capulinia* sp. sobre diferentes especies de *Psidium*, bajo condiciones de laboratorio. Período junio - octubre 1999. H=Huevo, N1=ninfas de primer estadio, N2H=ninfas hembras de segundo estadio, N2-N4M=Total de ninfas macho del segundo a cuarto estadio.

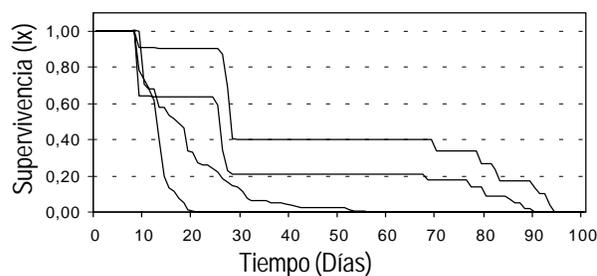


FIGURA 2. Curvas de supervivencia (lx) hasta adulto de *Capulinia* sp. sobre diferentes especies de *Psidium* bajo condiciones de laboratorio. Período junio - octubre 1999.

árbol) en las cuales se producen mas exfoliaciones, comparado con tallos y ramas maduras. Por tratarse de plantas jóvenes, las utilizadas en este experimento, no tenían tan marcada esa característica, razón por la cual no resultó tan afectada la supervivencia. Ello sugiere que sobre la Selección 12 la supervivencia del insecto podría variar con la fenología de la planta. Los cambios de la condición de la planta dentro de su fenología, afectando a algún fitófago, pueden ser de diferente

naturaleza. Jordano y Gomariz (1994) encontraron diferencias en la supervivencia de larvas neonatas de *Zerynthia rumina* L., debido a su incapacidad de alimentarse sobre las hojas maduras de una de sus hospederas, las cuales se vuelven rústicas al avanzar en edad. Edwards y Wratten (1980) citando a Van Emdem (1972) refieren que las plantas de avena producen un cilindro denso formado por fibras con alto contenido de sílice, alrededor de la periferia de sus tallos, el cual dificulta la penetración de larvas de la mosca taladradora de los tallos, *Oscinella* sp. y cuya proporción de fibras es mayor en tallos de plantas viejas.

En las Figuras 1 y 2 se observa una violenta disminución de la supervivencia sobre ambas selecciones de *P. guajava* aproximadamente a los 28 días. Esto es debido a la corta longevidad de los machos adultos (Chirinos 2000). A partir de entonces, los gráficos sólo muestran la supervivencia de hembras adultas, la cual fue mayor sobre Criolla Roja comparado con la Selección 12 (40,30% y 21,16% respectivamente, del total de individuos al inicio de las cohortes).

Estos resultados demuestran que de las especies estudiadas, *P. guajava* (ambas selecciones) fue la que más favoreció la supervivencia de *Capulinia* sp., seguido de escasa supervivencia sobre *P. friedrichsthalianum* y sin individuos sobreviviendo más allá del primer estadio sobre *P. guineense* (Figura 1, Cuadro 1).

Duración del desarrollo. La duración promedio de las diferentes fases del desarrollo de *Capulinia* sp., están resumidas en los Cuadros 2 al 5. La proporción de sexos se muestra en el Cuadro 5. En el Cuadro 2, se observa que la duración de la fase de huevo fue casi uniforme entre las diferentes especies de plantas hospederas. Esta fase no depende de las especies evaluadas, ya que todos los huevos provenían de hembras de colonias criadas sobre *P. guajava*. La duración promedio de las ninfas de primer estadio sobre *P. friedrichsthalianum* resultó significativamente mayor (cerca del doble) que sobre las dos selecciones de *P. guajava*, sin diferencias significativas entre estas últimas (Cuadro 2).

CUADRO 2. Duración (días) de la fase de huevo (H) y de ninfas de primer estadio (N1) de *Capulinia* sp., sobre varias especies de *Psidium* bajo condiciones de laboratorio. Periodo junio-octubre 1999.

Especie de <i>Psidium</i>	huevo	n	N1	n
<i>P. guineense</i>	8,04 \pm 0,01 a	512	-	-
<i>P. friedrichsthalianum</i>	8,04 \pm 0,02 a	495	14,61 \pm 1,55 a	18
<i>P. guajava</i> , Selección 12	8,02 \pm 0,02 a	551	8,39 \pm 0,09 b	349
<i>P. guajava</i> , Criolla Roja	8,04 \pm 0,03 a	550	8,26 \pm 0,06 b	499

Medias \pm error estándar. Comparaciones de medias hechas a través de la prueba de mínimos cuadrados ($P < 0,01$). Medias con igual letra no difieren significativamente. n=número de individuos evaluados.

Así mismo, la duración de las ninfas de segundo estadio hembras (Cuadro 3) y machos, así como de las ninfas de cuarto estadio machos (Cuadro 4) fueron significativamente mayores sobre *P. friedrichsthalianum*, aunque en menor proporción que en el caso de las ninfas de primer estadio. Esto sugiere que ocurrida la mayor selección sobre ninfas de primer estadio, los sobrevivientes fueron los mejor adaptados a esa especie de planta hospedera. No se detectaron diferencias significativas en las duraciones de ninfas de tercer estadio machos y en la longevidad del macho adulto. La duración total de los estadios ninfales para machos y hembras fue significativamente superior sobre *P. friedrichsthalianum* (Cuadro 5). Ello evidencia que la planta hospedera afecta la duración del desarrollo de *Capulinia* sp. Efectos de la planta hospedera sobre la duración del desarrollo han sido documentados para diversas especies de insectos (Geraud 1986, Reyes 1986, Kerns et al. 1989, Heineck y Corseuil 1991,

Romanow et al. 1991, Narváez y Notz 1993, Hawthorne y Via 1994, Jordano y Gomariz 1994, Soria y Mollema 1995, Domínguez-Gil y McPheron 1997). En otros casos la duración del desarrollo no se ve afectada por la especie de planta hospedera, aunque ésta influya de alguna otra manera en la biología del insecto (Boavida y Neuenschwander 1995, Sánchez et al. 1997).

CUADRO 3. Duración (días) de ninfas de segundo estadio hembras (N2H) y longevidad de hembras adultas de *Capulinia* sp. sobre varias especies de *Psidium* bajo condiciones de laboratorio. Periodo junio-octubre 1999.

Especie de <i>Psidium</i>	N2H	Hembra	n
<i>P. friedrichsthalianum</i>	6,50 \pm 0,50 a	34,00 \pm 3,00 b	4
<i>P. guajava</i> , Selección 12	5,85 \pm 0,03 b	56,58 \pm 0,07 a	117
<i>P. guajava</i> , Criolla Roja	5,74 \pm 0,05 b	58,86 \pm 0,08 a	213

Medias \pm error estándar. Comparaciones de medias hechas a través de la prueba de mínimos cuadrados ($P < 0,01$). Medias con igual letra no difieren significativamente. n=número de individuos evaluados.

La longevidad de hembras adultas fue significativamente mayor sobre las dos selecciones de *P. guajava* comparado con *P. friedrichsthalianum* (66-73%; Cuadro 3). Sobre esta especie de planta, dicha longevidad está positivamente correlacionada con la fertilidad (Chirinos 2000). En este caso la fertilidad sobre esas dos selecciones también fue superior (Cuadro 6). Sobre *P. friedrichsthalianum*, la menor longevidad de la hembra adulta, evidentemente no es la sola explicación para tan escasa oviposición. Algún factor de la planta pareciera afectar la fisiología del insecto, reduciendo la supervivencia, alargando el desarrollo, disminuyendo la longevidad de la hembra y con mayor intensidad su fertilidad (Cuadro 6). Este patrón de desadaptación es uno de los atributos que confiere resistencia de plantas a artrópodos fitófagos. La resistencia al trip de las flores, *Frankliniella occidentalis* (Pergande), en ciertas líneas de pepino, *Cucumis sativus* L., es producto de la prolongación del desarrollo y disminución de la fertilidad de la hembra aparentemente asociado con efectos sobre la fisiología del insecto (Soria y Mollema 1995).

Proporción de sexos. En la proporción de machos también se detectaron diferencias, resultando *P. friedrichsthalianum* > *P. guajava*, Selección 12 > *P. guajava*, Criolla Roja. La proporción de machos sobre *P. friedrichsthalianum* fue 1,8 y 2,8 veces mayor que aquellas sobre la Selección 12 y Criolla Roja, respectivamente. Como mencionamos anteriormente (ver Supervivencia), la marcada menor supervivencia sobre *P. friedrichsthalianum* podría tener que ver con algún efecto de la planta, posiblemente bioquímico,

CUADRO 4. Duración (días) de ninfas de segundo (N2M), tercer (N3M) y cuarto estadio (N4M) y longevidad de machos adultos de *Capulinia* sp. sobre varias especies de *Psidium* bajo condiciones de laboratorio. Período junio-octubre 1999.

Especie de <i>Psidium</i>	N2M	N3M	N4M	Machos	n
<i>P. friedrichsthalianum</i>	5,80 \pm 0,49 a	1,80 \pm 0,58 b	4,00 \pm 0,50 a	1,40 \pm 0,24 a	14
<i>P. guajava</i> , Selección 12	4,93 \pm 0,10 b	1,98 \pm 0,13 a	3,89 \pm 0,11 b	1,59 \pm 0,05 a	232
<i>P. guajava</i> , Criolla Roja	4,74 \pm 0,08 b	1,92 \pm 0,07 ab	3,74 \pm 0,10 b	1,55 \pm 0,03 a	286

Medias \pm error estándar. Comparaciones de medias hechas a través de la prueba de mínimos cuadrados ($P < 0,01$). Medias con igual letra no difieren significativamente. n=número de individuos evaluados.

CUADRO 5. Proporción de sexos (hembra: macho, H:M) y duración total de los estadios ninfales para hembras (N1-N2H) y machos (N2-N4M) de *Capulinia* sp. sobre varias especies de *Psidium* bajo condiciones de laboratorio. Período junio-octubre 1999.

Especie de <i>Psidium</i>	Proporción H:M	N1-N2H	N1-N4M
<i>P. friedrichsthalianum</i>	1:3,55 a	21,13 \pm 0,54 a	27,23 \pm 0,65 a
<i>P. guajava</i> , Selección 12	1:2,00 b	14,24 \pm 0,08 b	19,19 \pm 0,12 b
<i>P. guajava</i> , Criolla Roja	1:1,27 c	14,00 \pm 0,05 b	18,66 \pm 0,08 b

Medias \pm error estándar. Comparaciones de medias hechas a través de la prueba de mínimos cuadrados ($P < 0,01$). Medias con igual letra no difieren significativamente.

CUADRO 6. Fertilidad (huevo/hembra) y estadísticos poblacionales (R_o , r_m y T) para las diferentes especies de *Psidium*, bajo condiciones de laboratorio. Período junio-octubre 1999.

Especie de <i>Psidium</i>	Fertilidad	R_o	T	r_m
<i>P. friedrichsthalianum</i>	13,00 \pm 7,76 b	10,80 \pm 2,13 c	31,93 \pm 4,27 b	0,07 \pm 0,03 b
<i>P. guajava</i> , Selección 12	2456,14 \pm 192,24 a	530,04 \pm 45,96 b	39,12 \pm 1,99 a	0,19 \pm 0,01 a
<i>P. guajava</i> , Criolla Roja	2639,80 \pm 161,43 a	1090,81 \pm 51,40 a	45,37 \pm 0,89 a	0,20 \pm 0,01 a

Medias \pm error estándar. Comparaciones de medias hechas a través de la prueba de mínimos cuadrados ($P < 0,01$). Medias con igual letra no difieren significativamente.

sobre la fisiología del insecto. Dado que el macho se alimenta muy poco (solo durante el primer estadio y parte del segundo) (Chirinos 2000, Geraud-Pouey et al. 2001b), estaría mucho menos expuesto que la hembra a este efecto de la planta, aumentando la probabilidad de sobrevivir. Mayor proporción de machos asociada con menor supervivencia, dependiendo del alimento, ha sido observada para el coquito de la harina, *Tribolium confusum* Jacquelin duVal (Khan y Bhuiyan 1983). Aunque no específicamente señalado por los autores (Dominguez-Gil y MacPherson 1997), igual relación entre proporción de machos y supervivencia ocurrió para *Platynota idaeusalis* (Walker), asociado con diferentes especies de plantas hospederas.

Las diferencias en las proporciones de machos observadas sobre ambas selecciones de *P. guajava*, también estuvieron directamente asociadas con diferencias en la supervivencia, aunque en menor proporción. Mientras Criolla Roja tuvo 30% más de supervivencia hasta adulto que la Selección 12, al morir los machos adultos, la diferencia de supervivencia

(hembras) se incrementó al 47,5%, lo cual tiene relación directa con la mayor proporción de machos sobre la Selección 12.

Fertilidad. El promedio de huevos fértiles se presenta en el Cuadro 6. La Figura 3 muestra las curvas de supervivencia del total de individuos y la fertilidad diaria/hembra para *P. friedrichsthalianum* y las dos selecciones de *P. guajava*. Allí se observa que la máxima oviposición sobre *P. friedrichsthalianum* no sobrepasó de 10 huevos/día, y los huevos fértiles/hembra fueron puestos sólo durante cinco días (seguidos).

Sobre ambas selecciones de *P. guajava* el patrón de fertilidad diaria fue parecido, con diferencias de oviposición en el tiempo. La máxima oviposición para ambas selecciones ocurrió en los primeros quince días aproximadamente. Durante ese período, sobre la Selección 12, *Capulinia* sp. alcanzó mayores valores diarios de oviposición, pero disminuyó más rápidamente que en Criolla Roja (Figura 3), siendo mayor en total la fertilidad promedio sobre esta última, pero no significativamente (Cuadro 6). Las ligeras diferencias para la fertilidad entre Selección 12 y

Criolla Roja podrían estar asociadas a que en esta última hubo algunas deficiencias en la calidad de las plantas ya que sus tallos no alcanzaron el grosor deseable para estos experimentos (aproximadamente 1 cm de diámetro), lo cual a consecuencia de la alta supervivencia, pudo haber ocurrido competencia intraespecífica y así limitado la oviposición. De hecho, donde hubo aglomeración de varias hembras, se notó cierta tendencia a reducir el número de huevos/hembra (Chirinos 2000). No obstante, esto no fue registrado. De haberse utilizado plantas de Criolla Roja en mejores condiciones probablemente esas diferencias entre selecciones se hubiesen incrementado.

Más acentuada resultó la diferencia de supervivencia sobre estas dos selecciones, como se mencionó anteriormente. La relación entre supervivencia y fertilidad puede variar para un insecto dependiendo de las plantas hospederas evaluadas. Costa et al. (1991) no observaron diferencias en oviposición pero sí en supervivencia de *Bemisia tabaci* (Gennadius) sobre lechuga y melón. Por el contrario, Sánchez et al. (1997) reportan para el mismo insecto diferencias significativas en la fertilidad y no en la supervivencia sobre otras cinco especies de plantas hospederas.

Tiempo generacional (T), tasa neta reproductiva (R_0) y tasa intrínseca de desarrollo poblacional (r_m). Los estadísticos demográficos combinan en forma ponderada el efecto de la supervivencia (l_x), tiempo de desarrollo hasta adulto, proporción de sexos y fecundidad o fertilidad (m_x) durante la longevidad de la hembra adulta. Así, el tiempo generacional (T) expresa la edad promedio de la hembra reproduciéndose dentro de una cohorte (para este tipo de tabla de vida) o el tiempo promedio que toma una generación (huevo-huevo, en este caso). La tasa neta reproductiva (R_0) indica las veces que se multiplica la población al cabo de una generación y la tasa intrínseca de desarrollo poblacional (r_m) refiere el aporte instantáneo de cada individuo al desarrollo poblacional a lo largo de su vida. Este último estadístico resume todos los anteriores y expresa el potencial de una especie para desarrollar sus poblaciones dentro de un cuadro de condiciones determinadas.

Por no haber sobrevivido individuos a edad reproductiva, obviamente no fue posible calcular los estadísticos demográficos para *Capulinia* sp. sobre *P. guineense*. El resto de las especies de plantas hospederas produjeron marcadas diferencias en dichos estadísticos. Sobre *P. friedrichsthalianum*, los tres estadísticos (R_0 , T y r_m) resultaron significativamente inferiores a los producidos sobre las dos selecciones de *P. guajava*. El inferior T, es consecuencia del menor tiempo de

reproducción por reducida longevidad de las hembras, ya que el tiempo de desarrollo ninfal hasta edad reproductiva fue considerablemente mayor (para hembras, 48,4% y 50,9% mayor que Selección 12 y Criolla Roja, respectivamente, calculado del Cuadro 5). A pesar de la escasa supervivencia (Cuadro 1) y fertilidad (Cuadro 6) alcanzada por el insecto sobre esta hospedera, por cada generación de 31,9 días, su población todavía puede multiplicarse 10,8 veces (Cuadro 6).

En el caso de las dos selecciones de *P. guajava*, la significativamente menor R_0 sobre la Selección 12, es producto de una marcada menor supervivencia (42,8% < Criolla Roja, Cuadro 1) y ligeramente menor fertilidad (7,5%, Cuadro 6). No obstante, debido a que sobre dicha selección la oviposición se concentró hacia el inicio de la fase adulta de las hembras (Figura 3), el T resultó menor que sobre Criolla Roja (16,0%, Cuadro 6), en consecuencia, el valor de r_m obtenido sólo resultó ligeramente menor (5,3%, Cuadro 6). A pesar de esta pequeña diferencia, al simular los crecimientos poblacionales sobre ambas selecciones, se aprecia mejor el efecto diferencial de ellas sobre el insecto (Figura 4). Más acentuada aún es la diferencia con las incipientes poblaciones simuladas sobre *P. friedrichsthalianum*, todo lo cual se aproxima a las diferencias comúnmente observadas en el campo.

En general se considera que la r_m es un buen indicador del potencial para desarrollar poblaciones de los insectos y por ende de cuán favorable les resultan las condiciones evaluadas tales como temperatura (DeLoach 1974, Tingle y Copland 1988, Bonato et al. 1995), planta hospedera y sustratos alimentarios (Culliney y Pimentel 1985, Geraud 1986, Tingle y Copland 1988, Kerns et al. 1989, Geraud-Pouey et al. 1997c, Sánchez et. al. 1997), entre otros. La consideración por separado de la supervivencia, tiempo de desarrollo hasta adulto, fecundidad/fertilidad, entre otros, permiten apreciar efectos específicos de la planta hospedera sobre el artrópodo fitófago, pero el cálculo de estadísticos demográficos combina esos efectos hacia los fenómenos poblacionales (Geraud 1986).

Las diferencias encontradas para supervivencia, duración del desarrollo y fertilidad de *Capulinia* sp., sobre las diferentes especies de *Psidium* evaluadas sugieren que *P. guineense* y *P. friedrichsthalianum* distan mucho de las especies de plantas hospederas sobre las cuales evolucionó esta especie de *Capulinia*. El alargamiento de la duración y la acentuada mortalidad de las ninfas de primer estadio después de haberse establecido sobre estas plantas igualmente sugieren la existencia de factores diferentes al efecto físico de las

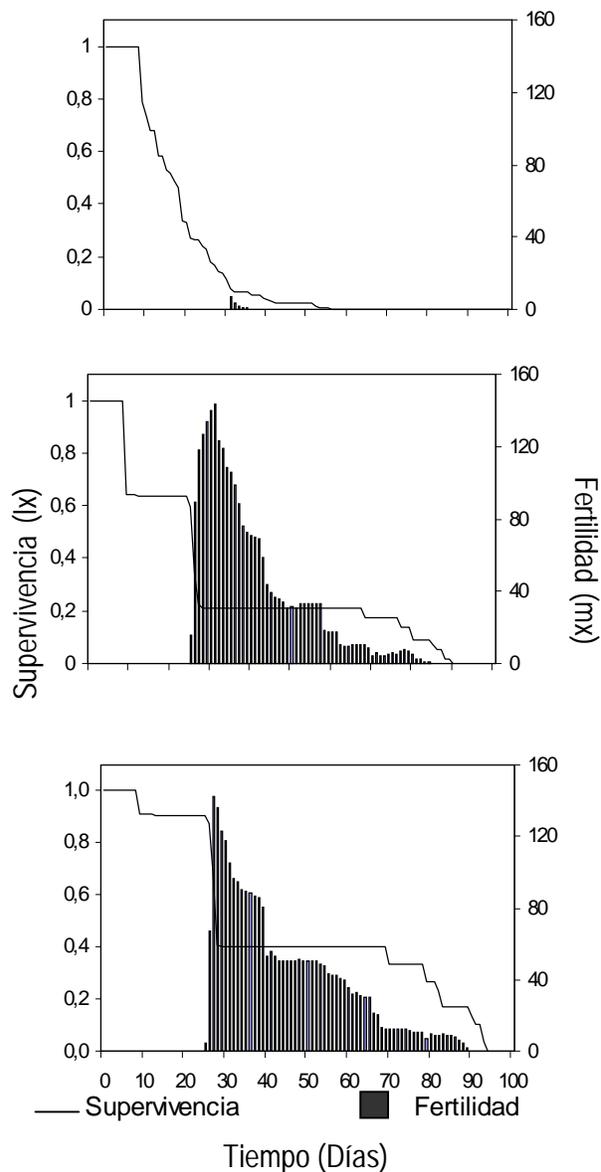


FIGURA 3. Supervivencia (Ix) de individuos y número de huevos fértiles/hembra (mx) para *Capulinia* sp. sobre dos especies de *Psidium*, bajo condiciones de laboratorio. Período junio-octubre 1999.

exfoliaciones de corteza. Esto abre las puertas a posibles factores bioquímicos interfiriendo con el desarrollo y la supervivencia del insecto. En este sentido, Feeny (1973) refiere que las razones para suponer la evolución entre insectos y plantas, tienen que ver con las sustancias bioquímicas que éstas últimas poseen con base a las cuales el insecto puede discriminar entre hospederas y no hospederas por su comportamiento diferencial como respuesta a esas sustancias secundarias.

Las plantas contienen variadas sustancias químicas que parecen no estar directamente conectadas con el proceso metabólico de la fotosíntesis, las cuales son las sustancias secundarias, que pueden actuar como toxinas (Edwards y Wratten 1980, Capítulo 3). Efectos de los componentes químicos de las plantas sobre artrópodos han sido documentados para varias especies de fitófagos (Yu y Terriere 1974, Kennedy y Yamamoto 1979, Isman y Duffey 1982, Reyes 1986, Romanow et al. 1991, Broadway y Villani 1995, Soria y Mollema 1995, Domínguez-Gil y McPheron 1997) e inclusive entomófagos (Campbell 1975, Tingle y Copland 1988).

Por otro lado, no hay que descartar diferencias de efectos nutricionales sobre el insecto, entre las especies de plantas evaluadas. *Capulinia* sp. es un insecto chupador que se alimenta del floema. Todos los Coccoidea con excepción de los Diaspididae se alimentan del floema (Llorens 1990). Los insectos que se alimentan del floema obtienen directamente agua, minerales, azúcares, vitaminas y nitrógeno soluble, este último como aminoácidos libres (Edwards y Wratten 1980). Los cambios en las concentraciones de nitrógeno pueden afectar marcadamente la fecundidad de los insectos, como es el caso de *Brevicorine brassicae* L., donde la variación de un solo aminoácido (treonina) afecta sensiblemente la fecundidad de este insecto (Van Emden citado por Edwards y Wratten 1980). Efectos asociados con la calidad nutricional de la planta hospedera han sido documentados para otros artrópodos (Geraud 1975, Narváez y Notz 1993, Jordano y Gomariz 1994, Boavida y Neuenschwander 1995, Narváez y Notz 1996, Soria y Mollema 1995). No se descartan este tipo de efecto en la supervivencia de *Capulinia* sp. sobre *P. guineense* y *P. friedrichsthalianum*, así como en la fecundidad sobre esta última, además del referido efecto de las sustancias secundarias que pudiesen contener. Para caracterizar genéticamente *P. guajava* y *P. friedrichsthalianum*, Albany et al. (1998) elaboraron patrones electroforéticos de las isoenzimas de estas especies. Ellos encontraron patrones similares en la peroxidasa, con diferencias significativas entre los patrones de fosfatasa ácida, μ y β -esterasa. Como las enzimas están involucradas en los procesos metabólicos de las plantas, posiblemente los diferentes patrones izoenzimáticos definan rutas metabólicas que den origen a algunas sustancias secundarias distintas en ambas especies.

Estos resultados permiten diferenciar tres situaciones corroborando resultados anteriores (Geraud-Pouey y Chirinos 1999). La primera representada por *P. guineense* sobre la cual *Capulinia* sp. no logró sobrevivir más allá del primer estadio. De hecho, sobre esta

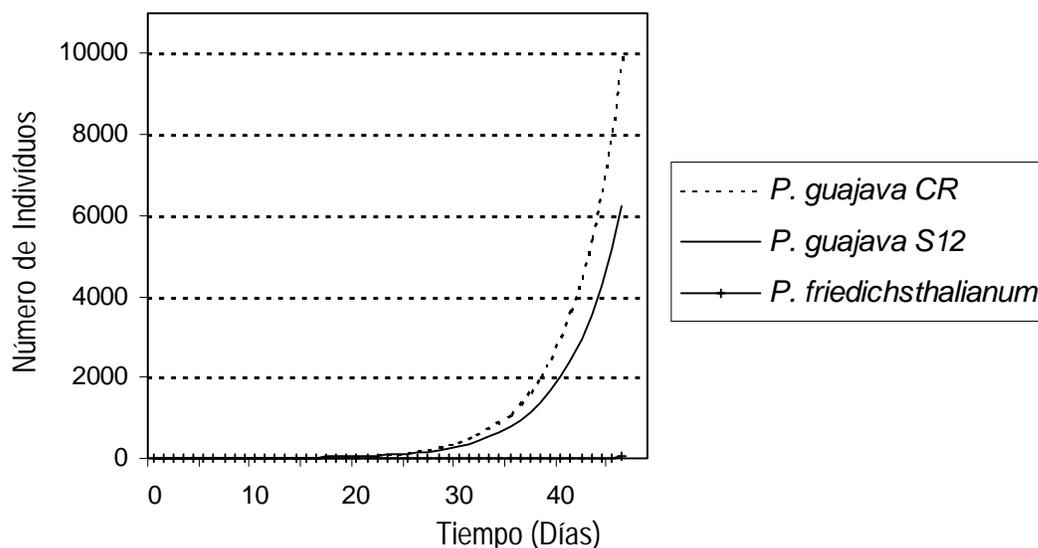


FIGURA 4. Simulación de poblaciones para *Capulinia* sp. sobre *Psidium guajava* Criolla Roja (CR) (rm: 0,20), *P. guajava* Selección 12 (S12) (rm: 0,19) y *P. friedichsthalianum* (rm: 0,07). Basados en la fórmula $N_t = N_0 \times e^{r_m \times t}$, donde: N_t : número de individuos al tiempo t , N_0 : número de individuos al inicio de la población, partiendo de una hembra fertilizada y t : tiempo (días) de desarrollo de la población (0-46 días).

especie de planta, nunca hemos observado colonias de *Capulinia*, a pesar de haber sido inoculadas profusamente con masas de huevos, en varias ocasiones y de tener plantas en macetas de *P. guineense* junto con *P. guayava* infestadas con *Capulinia*, lo cual permitiría que las primeras se infestaran fácilmente. Esto deja a esta especie de planta al margen de las posibles hospederas del insecto.

La segunda, *P. friedichsthalianum*, donde la alta mortalidad, la relativamente larga duración del desarrollo y la extremadamente baja fecundidad/fertilidad del insecto, produjeron un bajo valor de r_m , el cual indica su pobre potencial para desarrollar poblaciones sobre esta especie de planta. Sin embargo, aunque con dificultades, *Capulinia* sp. logra desarrollar pequeñas poblaciones sobre *P. friedichsthalianum*, convirtiéndola en potencial hospedera del insecto, en caso de aumentar la presión de selección hacia esa hospedera. En Centro América (Costa Rica, Guatemala, Salvador) y Estados Unidos (California y Florida), *P. friedichsthalianum* es cultivado en jardines y en algunos casos producido comercialmente (Martin et al. 1987, Morton 1987, Hoyos 1989) y ante su apreciable resistencia a nemátodos agalladores de raíces del género *Meloidogyne* (Cassasa et al. 1998), el cual constituye un serio problema para la producción de guayaba en la planicie de Maracaibo (Montiel, et al. 1997) y en otras zonas del país, se visualiza su utilización como patrón en propagación de guayabo

por injertación, sin descartarse producirlo comercialmente para industria de jugos y mermeladas. De aumentar la superficie de huertos sembrados con esta especie de planta podrían seleccionarse biotipos de este insecto específicamente adaptados a *P. friedichsthalianum*. El caso de *Rhopalosiphum maidis* (Fitch) evidencia que hay formas genotípicamente distintas, adaptadas a sorgo y maíz pero no adaptadas a cebada y viceversa (Brown y Blackman 1988). Estos biotipos o razas no son estáticos en el tiempo y en el espacio, sino suelen variar de acuerdo a factores de selección incidiendo sobre sus poblaciones. La resistencia de líneas de frijol, *Vigna sinensis* (L.), puede ser vencida por el coquito de los granos, *Callosobruchus maculatus* (F.), seleccionando en el laboratorio razas de este insecto adaptadas a las mismas, durante seis o más generaciones (Messina y Renwick 1985).

El tercer caso lo representa *P. guajava*, sobre la cual el insecto logra completar su ciclo de vida y reproducirse en forma espectacular. Aunque probablemente *Capulinia* sp. no evolucionó sobre esta especie de planta, al colonizarla, le resultó muy adecuada como hospedera. Las ligeras diferencias entre las dos selecciones, detectadas durante este estudio, documentan las razones por las cuales en el campo la Selección 12 generalmente suele ser menos atacada que la Criolla Roja. Tal como se demuestra en otros experimentos de laboratorio (Geraud-Pouey et al. 2001), la clave parece estar en la menor supervivencia

de las ninfas de primer estadio, al no disponer de suficientes exfoliaciones de corteza, debajo de las cuales protegerse para comenzar a alimentarse. Probablemente de utilizarse en futuros experimentos plantas de mayor edad, en las cuales la escasez de exfoliaciones se acentúa, la diferencia entre ambas selecciones se haría más aparente. De todos modos no es indispensable un marcado efecto de resistencia a insecto fitófago, ya que moderados efectos de esta naturaleza pueden potenciarse en combinación con otros factores de control tales como enemigos naturales (Stark et al. 1972), entre los cuales el parasitismo ya existente puede ser uno.

Es importante resaltar que estos resultados están referidos a plantas jóvenes (cinco meses de edad y un centímetro de grosor en base del tallo), por tanto, los mismos, tienen que ser analizados dentro de este marco de referencia, ya que la arquitectura y fisiología de árboles en producción son mucho más diversificadas que la de plantas en macetas.

Conclusiones

Con base a los resultados obtenidos para los estadísticos poblacionales de *Capulinia* sp., sobre *P. guajava*, Criolla Roja, una generación de 45,37 días (T) puede multiplicarse 1090,81 veces (R_0) lo que representa un aporte instantáneo de 0,20 individuo por individuo por día (r_m). Esta información explica razonablemente las altas infestaciones encontradas en el campo especialmente en la época de colonización de nuevas zonas en ausencia de enemigos naturales específicos. Este potencial para desarrollar poblaciones justifica en parte la importancia que alcanzó como plaga del cultivo del guayabo en Venezuela.

La menor supervivencia encontrada sobre *P. guajava*, Selección 12 con respecto a Criolla Roja muestra el efecto físico que tienen las exfoliaciones de corteza sobre la supervivencia de las ninfas de primer estadio de *Capulinia* sp.

Las diferencias encontradas para supervivencia, duración del desarrollo y fertilidad de *Capulinia* sp., sobre las diferentes especies de *Psidium* evaluadas sugieren que *P. guineense* y *P. friedrichsthalianum* distan mucho de las especies de plantas hospederas sobre las cuales evolucionó esta especie de *Capulinia*. Ello sugiere que factores bioquímicos de estas especies de plantas determinan la menor supervivencia del insecto.

Dada la importancia de *Capulinia* sp. como plaga del cultivo del guayabo, la condición física de la corteza y las características bioquímicas de la planta, podrían constituir factores de resistencia al insecto. Por moderados que sean estos tipos de efectos, su

combinación con factores de regulación poblacional como el parasitismo, potenciarían el efecto global al ser utilizados para disminuir la incidencia y daños por este insecto, enmarcados dentro de programas de manejo integrado de plagas y enfermedades de este frutal.

Agradecimientos

Al Fondo Nacional de Ciencia Tecnología e Innovación (FONACIT, antiguo CONICIT) por haber subvencionado los estudios de Maestría de la Ing. Agr. Dorys T. Chirinos, dentro de los cuales se realizó esta investigación. Al Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico (CONDES) de LUZ (Proyecto 2154-95), por haberla financiado parcialmente y al Centro Frutícola del Estado Zulia-CORPOZULIA por haber aportado las plantas de *P. guajava* (Criolla Roja y Selección 12) y *P. friedrichsthalianum* utilizadas en los experimentos.

Referencias

- ALBANY N, VILCHEZ J, NAVA A, GONZÁLEZ M, CASTRO DE RINCÓN C. 1998. El análisis conglomerado para complementar el estudio de patrones electroforéticos en *Psidium* spp. Rev Fac Agron (LUZ) 15(2):142-152.
- BARTLETT BR, VAN DEN BOSCH R. 1964. Foreign Exploration For Beneficial Organisms. En: Biological Control of Insect Pest and Weeds (P. DeBach, ed.). Chapman and Hall, Londres. p: 283-304.
- BOAVIDA C, NEUENSCHWANDER P. 1995. Influence of host plant on the mango mealybug, *Rastrococcus invadens*. Entomol Exp Appl 76: 179-188.
- BONATO O, BAUMGARTNER J, GUTIÉRREZ J. 1995. Comparison of biological and demographic parameters for *Mononychellus progresivus* and *Oligonychus gossypii* on cassava: influence of temperature. Entomol Exp Appl 75:119-125.
- BROADWAY RM, VILLANI MG. 1995. Does host range influence susceptibility of herbivorous insects to novel host plant proteinase inhibitors?. Entomol Exp Appl 76:303-313.
- BROWN PA, BLACKMAN RL. 1988. Karyotype variation in the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis* (Kitch) in relation to host plant and morphology. Bull Ent Res 78:351-363.
- CAMPBELL BC. 1975. The effect of certain secondary compounds of the tomato-plant (*Lycopersicon*) on interaction between the host, *Heliothis zea* (Noctuidae: Lepidoptera) and its parasitoid, *Hyposoter exiguae* (Ichneumonidae: Hymenoptera). [Tesis Doctoral] Davis: University of California, 127 p.

- CASSASA AM, CROZZOLI R, MATHEUS J, BRAVO V, MARÍN M. 1998. Efecto del nemátodo agallador *Meloidogyne incognita* sobre el crecimiento del guayabo (*Psidium* spp.) en vivero. *Nematol Medit* 26:237-242.
- CERMELI M, GERAUD-POUEY F. 1997. *Capulinia* sp. cercana a *jaboticabae* von Ihering (Homoptera: Coccoidea: Eriococcidae) nueva plaga del guayabo en Venezuela. *Agronomía Trop* 47(1):115-123.
- CHI H, LIU H. 1985. Two new methods for the study of insect populations ecology. *Bull Inst Zool, Academia Sinica* 24(2):225-240.
- CHIRINOS DT. 2000. Biología de la mota blanca del guayabo, *Capulinia* sp. cercana a *jaboticabae* von Ihering y su potencial de desarrollo de poblaciones sobre varias especies de *Psidium* [Tesis de Maestría]. Maracay: Universidad Central de Venezuela, Fac Agronomía. 67 p.
- CHIRINOS D, GERAUD-POUEY F, CHIRINOS -TORRES L. 1997a. Avances sobre la biología de la mota blanca, *Capulinia* sp. sobre guayabo, *Psidium guajava* L., bajo condiciones de laboratorio. XV Congreso Venezolano de Entomología, Trujillo, Venezuela. En resúmenes. p. 33.
- CHIRINOS D, GERAUD-POUEY F, CHIRINOS -TORRES L. 1997b. Biología de la mota blanca, *Capulinia* sp. sobre guayabo, *Psidium guajava* L., bajo condiciones de laboratorio. Segundo Reporte. Resúmenes VIII Jornadas Científico Técnicas de la Facultad de Agronomía (LUZ), Maracaibo, Venezuela. p. 43.
- CHIRINOS -TORRES L, GERAUD-POUEY F, CHIRINOS DT, FERNÁNDEZ C, GUERRERO N, POLANCO MJ, FERNÁNDEZ G, FUENMAYOR R. 2000. Efecto de insecticidas sobre *Capulinia* sp. cercana a *jaboticabae* von Ihering (Hemiptera: Eriococcidae) y sus enemigos naturales en el municipio Mara, estado Zulia, Venezuela. *Bol Entomol Venez* 15(1):1-16.
- COSTA HS, BROWN JK, BYRNE DN. 1991. Host selection by whitefly, *Bemisia tabaci* (Gennadius), (Hom., Aleyrodidae) under greenhouse conditions. *J Appl Entomol* 112(2):146-152.
- CULLINEY TW, PIMENTEL D. 1985. The intrinsic rate of natural increase of the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae), on collards (*Brassica oleracea* L.). *Can Entomol* 117:1147-1149.
- DE BACH P. 1964. Biological control of insect pests and weeds. Chapman & Hall. London. 884 p.
- DOMÍNGUEZ-GIL OE, MCPHERON BA. 1997. Diet effects on survivorship and developmental parameters of tufted apple bud moth, *Platynota idaeusalis* (Walker) (Lepidoptera: Tortricidae). *Rev Fac Agron (LUZ)* 14: 207-223.
- EDWARDS PJ, WRATTEN SD. 1980. Ecology of insects-plant interactions. *Studies in Biology* no. 121. The Camelot Press, London. 60 p.
- FEENY P. 1973. Biochemical coevolution between plant and their insect herbivores. En: *Coevolution of animal and plants*. (L.E. Gilbert y P.H. Raven eds.) University of Texas Press, Texas. p:3-17.
- GENTILE AG, WEBB RE, STONER AK. 1968. Resistance in *Lycopersicon* and *Solanum* to greenhouse whiteflies. *J Econ Entomol* 61: 1355-1357.
- GENTILE AG, WEBB RE, STONER AK. 1969. *Lycopersicon* and *Solanum* spp. resistance to carmine and the twospotted spider mite. *J Econ Entomol* 62:836-843.
- GERAUD F. 1975. Effect of plant condition and predators on development of twospotted spider mite, *Tetranychus urticae* Koch, populations on strawberries. [Tesis de Maestría]. Berkeley: University of California, 83 p.
- GERAUD F. 1986. Effect of host plant species on the interaction between the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller), Lepidoptera: Gelechiidae, and its parasitoid *Copidosoma desantisi* Annecke & Mynhardt, Hymenoptera: Encyrtidae. University of California, Berkeley. [Tesis Doctoral]. 228 p.
- GERAUD-POUEY F, CHIRINOS DT. 1999. Desarrollo poblacional de la mota blanca, *Capulinia* sp. (Hemiptera: Eriococcidae) sobre tres especies de *Psidium* bajo condiciones de laboratorio. *Rev Fac Agron (LUZ)*, VIII Jornadas Científico Técnicas de la Facultad de Agronomía, LUZ, Maracaibo, Venezuela. 16 Suplemento 1:76-81.
- GERAUD-POUEY F, CHIRINOS DT, CERMELI M, CHIRINOS-TORRES L. 1997a. La mota blanca del guayabo en Venezuela. La solución llegó por donde vino el problema. XV Congreso Venezolano de Entomología, Trujillo Venezuela. Resúmenes. p. 55.
- GERAUD-POUEY F, SÁCHEZ B, CHIRINOS DT. 1997b. Biología del minador del tomate, *Keiferia lycopersicella* (Lepidoptera: Gelechiidae) y potencial para desarrollar sus poblaciones. *Rev Fac Agron (LUZ)* 14: 329-339.
- GERAUD-POUEY F, FERNÁNDEZ L, CHIRINOS DT, MARTÍNEZ O, CASANOVA A. 1997c. Biología del gusano del fruto del tomate, *Heliothis zea* (Boddie), (Lepidoptera: Noctuidae) sobre diferentes sustratos alimenticios bajo condiciones de laboratorio. *Rev Fac Agron (LUZ)* 13: 35-48.
- GERAUD-POUEY F, CHIRINOS DT, AGUIRRE R, BRAVO Y, QUINTERO JA. 2001a. Evaluación de la efectividad de *Metaphycus* sp. (Hymenoptera: Encyrtidae) para regular las poblaciones de *Capulinia* sp. cercana a *jaboticabae* von Ihering (Hemiptera: Eriococcidae). *Entomotropica* 16(3): 165-171.

- GERAUD-POUEY F, CHIRINOS DT, ROMAY G. 2001b. Efecto físico de las exfoliaciones de la corteza de del guayabo sobre *Capulinia* sp. cercana a *jaboticabae* von Ihering (Hemiptera: Eriococcidae). *Entomotropica* 16(1): 21-27.
- HAWTHORNE DJ, VIA S. 1994. Variation in performance on two grape cultivars within and among populations of grape *Phylloxera* from wild cultivated habitats. *Entomol Exp Appl* 70:63-76.
- HEINECK MA, CORSEUIL E. 1991. Influência de três cultivares de soja (*Glicine max* (L.) Merrill) sobre o desenvolvimento e a fecundidade de *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae). *An Soc Entomol Brasil* 20(1):119-127.
- HEMPEL A. 1900. Description of three new species of Coccidae from Brazil. *Can Entomol* 32(1):3-4.
- HOYOS J. 1989. Frutales de Venezuela. Sociedad de Ciencias Naturales. La Salle. Monografía. No. 36. Caracas, Venezuela. p: 184.
- ISMAN MB, DUFFEY SS. 1982. Toxicity of tomato phenolic compounds to the fruitworm, *Heliothis zea*. *Entomol Exp Appl* 31:370-376.
- JORDANO D, GOMARIZ G. 1994. Variation in phenology and nutritional quality between host plants and its effect on larval performance in a specialist butterfly, *Zerynthia rumina*. *Entomol Exp Appl* 71:271-277.
- KENNEDY GG, YAMAMOTO RT. 1979. A toxic factor causing resistance in a wild tomato to the tobacco hornworm and some other insects. *Entomol Exp Appl* 26: 121-126.
- KERNS DL, PUTERKA GJ, PETERS DC. 1989. Intrinsic rate for increase for greenbug (Homoptera: Aphididae) Biotypes E, F, G and H on small grain and sorghum varieties. *Ann Entomol Soc Am* 18(6):1074-1078.
- KHAN AR, BHUIYAN AR. 1983. Effect of foods on the sex ratio of the flour beetle, *Tribolium confusum*. *Entomol Exp Appl* 34:123.
- KOGAN M. 1975. Plant resistance in pest management. En: R.L. Metcalf y W.H. Luckman (eds.). *Introduction to insect pest management*. Wiley. New York 587 p.
- KREBS C. 1978. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. 2 ed. Harper and Row. New York 678 pp.
- DE LOACH CL. 1974. Rate of increase populations of cabbage, Green Peach, and Turnip aphids at constant temperatures. *Ann Entomol Soc Am* 67(3):332-340.
- LORENS JM. 1990. Homóptera I. Cochinillas de los Cítricos y su Control Biológico. Pisa Ediciones. Valencia España. 260 p.
- MARTIN FW, CAMPBELL CW, RUBERTE RM. 1987. *Perennial Edible Fruits of the Tropics: An Inventory*. U.S. Department of Agriculture, Agricultural Handbook No. 642, 252 p.
- MESSINA FJ, RENWICK JAA. 1985. Resistance to *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) in selected cowpea lines. *Environ Entomol* 14:868-872.
- METCALF CL, FLINT WP. 1939. *Destructive and useful insects. Their habitat and control*. McGraw-Hill. New York. 981 p.
- MILLER DR. 1999. Catalog Query. <http://www.sel.barc.usda.gov/scalnet.htm>
- MONTIEL A, SANTOS R, GERAUD-POUEY F. 1997. Problemas fitopatológicos relevantes en huertos de guayabo, *Psidium guajava* L. en la planicie de Maracaibo. XIII Jornadas Agronómicas, Maracay, Venezuela. En resúmenes. p. 66.
- MORTON J. 1987. *Fruits of warm climates*. Media, Incorporates Greensboro, N.C. 483 p.
- NARVÁEZ Z, NOTZ A. 1993. Desarrollo, longevidad y reproducción del afido verde del ajonjolí, *Myzus persicae* (Sulzer) sobre plantas de papa, *Solanum tuberosum* L. y ajonjolí, *Sesamum indicum* L., en Venezuela. *Bol Entomol Venez* 8(1):53-61.
- NARVÁEZ Z, NOTZ A. 1996. Parámetros poblacionales del afido verde del ajonjolí, *Myzus persicae* sobre papa, *Solanum tuberosum* L. y ajonjolí, *Sesamum indicum* L., en Venezuela. *Bol Entomol Venez* 11(1):39-47.
- PAINTER RH. 1951. *Insect resistance in crop plants*. Univ. Kansas Press, Lawrence. 520 p.
- RABINOVICH JE. 1980. *Introducción a la ecología de poblaciones animales*. 1 ed. CECSA. México. 313 pp.
- REYES M. 1986. Aspectos bioecológicos de *Cylas formicarius* Summers (Coleoptera: Curculionidae) y determinación de factores de resistencia en diferentes variedades de *Ipomoea batata*(L.) Lam. (Convolvulaceae). [Tesis Doctoral]. Maracay: Universidad Central de Venezuela, Fac Agronomía. 164 p.
- ROMANOW LR, DE PONTI OMB, MOLLEMA C. 1991. Resistance in tomato to the greenhouse whitefly: analysis of population dynamics. *Entomol Exp Appl* 60:247-259.
- SÁNCHEZ A, GERAUD-POUEY F, ESPARZA D. 1997. Biología de la mosca blanca del tabaco, *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) y potencial para desarrollar sus poblaciones sobre cinco especies de plantas hospederas. *Rev Fac Agron (LUZ)* 14(2): 193-206.
- SAS, Institute. SAS for Windows. ver. 6.12. Institute Inc. Cary N.C. 1989-1996.

- SIMON JC, DEDRYVER CA, PIERRE JS, TANGUY S, WEGOREK P. 1991. The influence of clone and morph on the parameters of intrinsic rate of increase in the cereal aphids *Sitobion avenae* y *Rhopalosiphum padi*. *Entomol Exp Appl* 58:211-220.
- SORIA C, MOLLEMA C. 1995. Life-history parameters of western flower thrips on susceptible and resistant cucumber genotypes. *Entomol Exp Appl* 74:177-184.
- SOUTHWOOD TRE. 1966. *Ecological methods*. Chapman and Hall. London. 391 p.
- STARK KL, MUNIAPPAN R, EIKENBARY RD. 1972. Interaction between plant resistance and parasitism against greenbug on barley and sorghum. *Ann Entomol Soc Amer* 65:650-655.
- TINGLE CCD, COPLAND MJW. 1988. Effects of temperature and host plant on regulation of glasshouse mealybugs (Hemiptera: Pseudococcidae) populations by introduced parasitoids (Hymenoptera: Encyrtidae). *Bull Ent Res* 78:135-142.
- VAN DEN BOSCH R, MESSENGER PS, GUTIÉRREZ AP. 1982. *An introduction to biological control*. Plenum, Press. New York. 247 p.
- YU SJ, TERRIERE LC. 1974. A possible role of microsomal oxidases in metamorphosis and reproduction in housefly. *J Insect Physiol* 20: 1901-1912.
- ZWOLFER H, GHANI MA, RAO VP. 1976. Foreign exploration and importation of natural enemies. En: *Theory and Practice of Biological Control* (C.B. Huffaker y P.S. Messenger eds.). Academic Press.

Recibido: 21-ii-2002

Aceptado: 09-ix-2002

Correcciones devueltas por el autor: 27-xi-2002