

CENTRO AGRONOMICO TROPICAL DE INVESTIGACION Y ENSEÑANZA
PROGRAMA DE ENSEÑANZA PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACION
ESCUELA DE POSGRADO

ASPECTOS BIOECOLOGICOS Y CARACTERIZACION DEL DAÑO
DE *Hypsipyla grandella* (Zeller) EN CAOBA, EN TURRIALBA, COSTA RICA

POR

ROSINA TAVERAS MACARRULLA

CATIE

Turrialba, Costa Rica
1999

INSTITUTO COSTARRICENSE DE INVESTIGACION AGRONÓMICA

10 DIC 1999

RECIBIDO

**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA
PROGRAMA DE EDUCACION PARA EL DESARROLLO Y LA
CONSERVACION
ESCUELA DE POSTGRADO**

**"ASPECTOS BIOECOLÓGICOS Y CARACTERIZACION DEL DAÑO DE
Hypsipyla grandella (ZELLER) EN CAOBA, EN TURRIALBA,
COSTA RICA**

Tesis sometida a la consideración de la Escuela de Posgrado, Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, como requisito parcial para optar por el grado de:

Magister Scientiae

✓ Por
Rosina Taveras Macarrulla

Turrialba, Costa Rica
(1999)

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma, por la Dirección de la Escuela de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante como requisito parcial para optar al grado de:

MAGISTER SCIENTIAE

FIRMANTES:



Luko Hilje, Ph.D.
Consejero Principal



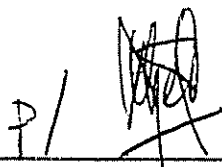
Manuel Carballo, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



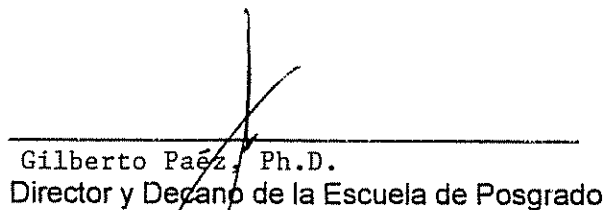
Paul Hanson, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Ramón Mexzón, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Carlos Navarro, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Gilberto Paéz, Ph.D.
Director y Decano de la Escuela de Posgrado



Rosina Taveras Macarrulla
Candidato

“Deseamos vivir en un mundo que no disminuya sino que aumente la belleza de sus paisajes naturales, la pureza del aire que respiramos y del mar que nos rodea, la tierra fértil y cultivada, la fauna y la flora, el caudal de los ríos, los árboles en las calles y jardines, la carne y las frutas en todas las mesas, y la sonrisa amable en los rostros que miramos”.

Dr. Pericles Franco O.

*A Cuauhtémoc, por su apoyo, dedicación, esfuerzos y sacrificios.
A mis hijos Eliana y Sebastián.*

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mis más sincero agradecimiento:

Al CATIE y a su personal, por la oportunidad que me han brindado.

Al personal de la Biblioteca Conmemorativa Orton

Al gobierno holandés, por haber financiado mis estudios.

Al Dr. Luko Hilje, por su enseñanza, dedicación y la oportunidad que me brindó.

A los miembros de mi Comité de Tesis: Manuel Carballo, Paul Hanson, Ramón Mexzón y Carlos Navarro, por sus observaciones.

Al Dr. Keir F. Byerly por su apoyo en la aplicación del programa de Grados-día.

A Gustavo López y Johnny Pérez por su asesoría en los aspectos de estadística.

Al personal de Fitoprotección del CATIE especialmente a Arturito, Guido, Claudio, Eduardo Hidalgo, por toda su ayuda en laboratorio y campo.

A Francisco Jiménez por su colaboración en los aspectos climatológicos.

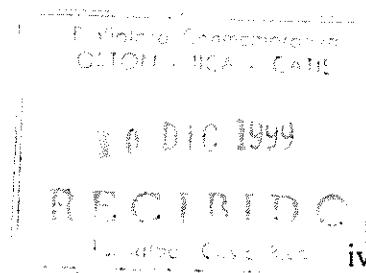
Al personal del Laboratorio de Control Biológico de la Universidad Autónoma de Santo Domingo (UASD) muy especialmente a Quisqueya Pérez y Ramón Guzmán por su confianza.

A la Secretaría de Estado de Agricultura (SEA)

A mis amigos, que por falta de espacio no los mencionaré a todos, pero en especial a: Natasha, Mario y Carla, Gerardo, Omar, Naikoa, Me y Gio, Maira, Jaquelin, Euge, por el apoyo brindado a lo largo de estos dos años.

A mi familia, y muy especialmente a: Ana Virginia Macarrulla, Gilda Pérez, Madelyne, Juan Tomas y a mis hermanos.

TABLA DE CONTENIDO



DEDICATORIA	iv
AGRADECIMIENTOS	v
TABLA DE CONTENIDO	vi
RESUMEN	viii
ABSTRACT	ix
LISTA DE CUADROS	x
LISTA DE FIGURAS	xii
1. INTRODUCCION	1
1.1 Objetivos	2
1.1.1 Objetivo general	2
1.1.2 Objetivos específicos	2
1.2 Hipótesis	3
2. REVISIÓN DE LITERATURA	4
2.1 Taxonomía y distribución geográfica	4
2.2 Importancia económica de <i>H. grandella</i>	4
2.3 Ciclo de vida	6
2.4 Abundancia estacional	8
2.5 Método de grados-día	9
2.6 Factores naturales de mortalidad	11
3. MATERIALES Y MÉTODOS	14
3.1 Ubicación	14
3.2 Ciclo de vida	14
3.3 Abundancia estacional	16
3.4 Caracterización del daño	18
3.5 Datos climáticos	18
3.6 Análisis	18
4. RESULTADOS	21
4.1 Ciclo de vida	21
4.1.1 Tiempo de desarrollo	21
4.1.2 Umbral y constante térmica	26
4.1.3 Peso de la pupa y proporción de sexos	29
4.1.4 Patrón de mortalidad	29
4.1.5 Emergencia y mortalidad de adultos, y oviposición de hembras	29
4.2 Abundancia estacional	39
4.2.1 Tendencias poblacionales	39
4.2.2 Factores determinante de la abundancia	39
4.2.3 Efecto de la temperatura	47
4.3 Caracterización del daño	52
4.3.1 Daño al brote	52
4.3.2 Daño en el tronco	57
4.3.3 Montículos	57
4.3.4 Características del daño	58

5. DISCUSION	66
6 CONCLUSIONES	75
7. RECOMENDACIONES	76
LITERATURA CITADA	77
ANEXOS	83
Anexo 1. Croquis de la plantación de caoba utilizada para este estudio CATIE. Turrialba, Costa Rica	84
Anexo 2. Preparación de la dieta utilizada en la cría de <i>H. grandella</i>	85
Anexo 3. Resumen de los datos de campo en árboles de caoba. CATIE. Turrialba, Costa Rica	86
Anexo 4. Resumen de los datos de ataque de <i>H. grandella</i> en cedro, en el invernadero. Turrialba, Costa Rica 1998.	87

Taveras, R. 1999 Aspectos bioecológicos y caracterización del daño de *Hypsipyla grandella* (Zeller) en caoba, en Turrialba, Costa Rica. Tesis Mag. Sci., CATIE, Turrialba, Costa Rica. 83 p.

Palabras claves: *Hypsipyla grandella*, caoba, ciclo de vida, grados-día, abundancia poblacional, daño, Costa Rica.

RESUMEN

En cámaras bioclimáticas, en el laboratorio, se estudió el efecto de siete temperaturas constantes (10, 12,5, 15, 20, 25, 30 y 35°C) sobre el desarrollo de los estadios inmaduros y la longevidad y reproducción de los adultos de *H. grandella*. Al incrementarse la temperatura, todos estos procesos se aceleraron; el ciclo de vida varió entre 141 y 30 días, a 15 y 30°C, respectivamente. Con los datos de la tasa de desarrollo se calculó el umbral térmico inferior (8,5°C), el cual se utilizó para predecir los picos poblacionales en el campo, mediante el método de grados-día.

Además en una plantación de caoba, en el CATIE, se estudió la relación entre la abundancia de larvas y pupas de *H. grandella* y algunos factores abióticos (humedad relativa, precipitación y temperatura) y bióticos (disponibilidad de brotes de caoba y mortalidad). Esto se hizo durante 16 meses, mediante muestreos quincenales. El insecto apareció en el campo durante todo el año y su densidad poblacional dependió especialmente de la temperatura, la disponibilidad de brotes nuevos y la mortalidad. Asimismo, fue posible predecir los cuatro picos poblacionales observados, los cuales aparecieron cada 1881 grados-día. Entre los factores naturales de mortalidad destacó el parasitoide *Bracon ca. chontalensis* (Braconidae), pero el nivel de mortalidad que causó fue muy bajo, insuficiente para evitar la alta incidencia de *H. grandella* en el campo.

Al evaluar los daños ocasionados por *H. grandella*, se observó que la larva prefiere atacar los brotes, aunque también se alimenta del raquis de las hojas y de la corteza del tronco. Sin embargo, en ciertas épocas no consumió una alta proporción de los brotes verdes presentes en los árboles de caoba, lo cual podría obedecer a diferencias en las características físicas o químicas de los brotes durante el año. Asimismo, el daño al tronco fue mayor cuando la disponibilidad de brotes verdes era menor.

Taveras, R. 1999 Bioecological aspects and damage characterization of *Hypsipyla grandella* (Zeller) in mahogany, in Turrialba, Costa Rica, Mag. Sci. Thesis. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 83 p

Keywords: *Hypsipyla grandella*, mahogany, life cycle, degree-days, population density, damage, Costa Rica.

ABSTRACT

In environmental chambers, in the laboratory, the effect of seven constant temperatures (10, 12.5, 15, 20, 25, 30, and 35° C) on the development of immature stages, as well as longevity and reproduction of *H. grandella* adults, were studied. All these processes accelerated as temperature increased; the life cycle then varied between 141-30 days, at 15 and 30°C, respectively. The lower thermal threshold (8.5°C) was calculated based upon development rate data, and then it was used to predict population peaks in the field by the degree-day approach.

In addition, in a mahogany stand, in CATIE, the relationship was studied between the abundance of *H. grandella* larvae and pupae and some abiotic (humidity, precipitation, and temperature) and biotic (availability of mahogany shoots and mortality) factors. This was done during 16 months, every two weeks. The insect appeared in the field during the whole year and its population density depended especially on temperature, new shoots, and mortality. Likewise, it was possible to predict the four population peaks observed, which appeared every 1881 degree-days. The parasitoid *Bracon* ca. *chontalensis* (Braconidae) stood out among the natural mortality factors, but the level of mortality caused was very low, not enough to avoid the high incidence of *H. grandella* in the field.

In evaluating the damage caused by *H. grandella*, the larva was observed to prefer to attack the shoots, although it also feeds on the rachis of the leaves and the bark of the bole. However, in certain periods, the larva did not consume a high proportion of green shoots present in the mahogany trees, which could be due to changes in physical or chemical characteristics of the shoots occurring during the year. Similarly, damage to the bole was greater when the availability of green shoots was less.

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Tiempo de desarrollo (días) de los estadios inmaduros de <i>H. grandella</i> , a temperaturas constantes.....	22
Cuadro 2. Ecuación de regresión, coeficiente de determinación (R^2) y de variación (C.V.) y umbral inferior, para la tasa de desarrollo de cada uno de los estadios inmaduros de <i>H. grandella</i> , a temperaturas constantes, entre 12.5 y 35°C.....	24
Cuadro 3. Tiempo de desarrollo (días) de los estadios inmaduros de <i>H. grandella</i> , por sexo, a temperaturas constantes.....	25
Cuadro 4. Tiempo de desarrollo (días) de los diferentes instares larvales de <i>H. grandella</i> , a temperaturas constantes.....	27
Cuadro 5. Tiempo de desarrollo (días) de los diferentes instares larvales de <i>H. grandella</i> , por sexo, a temperaturas constantes.....	28
Cuadro 6. Constante térmica para <i>H. grandella</i> a cada temperatura, en grados Celsius ($^{\circ}\text{C}$) y Fahrenheit (F), asumiendo un umbral de desarrollo de 8.5 $^{\circ}\text{C}$	30
Cuadro 7. Peso y proporción de sexos en las pupas de <i>H. grandella</i> , a temperaturas constantes.....	30
Cuadro 8. Peso (g) de las pupas de <i>H. grandella</i> , por sexo, a temperaturas constantes.....	31
Cuadro 9. Parámetros básicos de una tabla de vida para <i>H. grandella</i> , en respuesta a temperaturas constantes.....	33
Cuadro 10. Ecuaciones de regresión y coeficientes de determinación (R^2) para la emergencia acumulativa (%) de los adultos de <i>H. grandella</i> , en general y por sexo, a temperaturas constantes.....	36
Cuadro 11. Ecuación de regresión y coeficiente de determinación (R^2) de la mortalidad acumulada (%) en general y por sexo.....	36
Cuadro 12. Datos bimensuales de la proporción de sexos, con base en el número de pupas y exuvias pupales de <i>H. grandella</i> recolectadas en el campo. CATIE Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.....	41
Cuadro 13. Datos bimensuales de la proporción de sexos, con base en el número de larvas de <i>H. grandella</i> recolectadas en el campo y criadas hasta el estadio de pupa en el laboratorio. CATIE Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.....	41

Cuadro 14. Ecuaciones de regresión y coeficiente de determinación para la relación entre el número de individuos de <i>H. grandella</i> y algunas variables abióticas y bióticas, por fecha de muestreo. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.	43
Cuadro 15. Factores de mortalidad según el desarrollo de las larvas de <i>H. grandella</i> . CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.	44
Cuadro 16. Predicción de los picos poblacionales de <i>H. grandella</i> detectados en el campo, según el método de grados-día (gd), para una constante térmica de 1881 gd. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.	51
Cuadro 17. Promedios de los números de individuos de <i>H. grandella</i> y montículos de aserrín, así como de la profundidad de la galería y la altura de los árboles de cedro, en el invernadero. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.	65

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Tiempo (días) y tasa de desarrollo de los huevos (A), larvas (B) y pupas (C) de *H. grandella*, a temperaturas constantes. Las líneas continuas muestran la tendencia esperada (teórica) 23
- Figura 2.** Curvas de sobrevivencia para *H. grandella*, en respuesta a temperaturas constantes 32
- Figura 3.** Emergencia acumulativa de adultos (A), hembras (B) y machos (C) de *H. grandella*, a partir del primer día en que hubo emergencia a cada temperatura constante. Las líneas continuas muestran la tendencia esperada (teórica) 35
- Figura 4.** Porcentaje de mortalidad de adultos (A), hembras (B) y machos (C) de *H. grandella*, a partir del primer día en que murió el primer adulto a cada temperatura constante. Las líneas continuas muestran la tendencia esperada (teórica) 37
- Figura 5.** Oviposición acumulativa de *Hypsipyla grandella* a 25°C, a partir del primer día en que hubo postura. La línea continua muestra la tendencia esperada (teórica) 38
- Figura 6.** Número diarios de huevos fértiles e infértiles depositados por hembras de *H. grandella* a temperatura constante (25° C) 38
- Figura 7.** Número total de individuos de *H. grandella* por fecha de muestreo, en árboles de caoba, CATIE. Turrialba, Costa Rica 1998-1999 40
- Figura 8.** Número total de larvas y pupas vivas de *H. grandella*, según su estado de desarrollo, por fecha de muestreo, en árboles de caoba, CATIE. Turrialba, Costa Rica 1998-1999 40
- Figura 9.** Valores totales, mensuales, del número de individuos de *H. grandella* y de la precipitación. CATIE. Turrialba, Costa Rica 1998-1999. Los círculos denotan el número de individuos y los cuadrados la precipitación 45
- Figura 10.** Número total de brotes y de individuos de *H. grandella*, por fecha de muestreo, en árboles de caoba. CATIE. Turrialba, Costa Rica 1998-1999. Los círculos denotan el número de individuos y los cuadrados el de los brotes 46
- Figura 11.** Número total de brotes intactos y de individuos de *H. grandella*, por fecha de muestreo, en árboles de caoba. CATIE. Turrialba, Costa Rica 1998-1999. Los círculos denotan el número de individuos y los cuadrados el de los brotes intactos 46

Figura 12. Curva de regresión para el número acumulado de individuos de <i>H. grandella</i> recolectados en el campo durante los 18 meses de estudio. CATIE. Turrialba, Costa Rica.....	48
Figura 13. Curvas de regresión entre el número acumulado de individuos de <i>H. grandella</i> y la cantidad de grados-días acumulados, durante cada uno de los cuatro picos poblacionales detectados en el campo CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.....	49
Figura 14. Picos poblacionales de <i>H. grandella</i> detectados en el campo, y su relación con la cantidad de grados-día (gd) acumulado a partir del 1° de marzo de 1998. Cada triángulo negro indica la fecha específica en que se completó la constante térmica (1881 13 gd). CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.....	50
Figura 15. Líneas de regresión para el número de brotes atacados y el de individuos (A) y el de larva vivas (B) de <i>H. grandella</i> recolectados en el campo, quincenalmente. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.....	53
Figura 16. Líneas de regresión para el número de brotes de caoba, verdes, atacados y el de individuos (A) y el de larva vivas (B) de <i>H. grandella</i> recolectados en el campo, quincenalmente. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.....	53
Figura 17. Líneas de regresión para el número de brotes de caoba, intactos y el de individuos (A) y el de larva vivas (B) de <i>H. grandella</i> recolectados en el campo, quincenalmente. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.....	54
Figura 18. Líneas de regresión para el número de brotes de caoba secos y el de pupas de <i>H. grandella</i> recolectados en el campo, quincenalmente. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.....	55
Figura 19. Líneas de regresión para el número de brotes verdes atacados y el número total de brotes verdes de caoba observados en el campo, quincenalmente. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.....	55
Figura 20. Líneas de regresión para el número de brotes verdes atacados y número total de brotes verdes de caoba observados en el campo quincenalmente, en las etapas I (A), II (B) y III (C) de la plantación estudiada. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.....	56
Figura 21. Líneas de regresión para el número de brotes verdes atacados y número de individuos de <i>H. grandella</i> recolectados en el campo quincenalmente, en las etapas I (A), II (B) y III (C) de la plantación de caoba estudiada. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.....	59

Figura 22. Líneas de regresión para el número de brotes de caoba intactos y número de individuos de <i>H. grandella</i> recolectados en el campo quincenalmente, en las etapas I (A), II (B) y III (C) de la plantación estudiada. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.....	60
Figura 23. Líneas de regresión para el número de ataques en el tronco y el de brotes atacados (A) y de los brotes verdes (B) de caoba observados en el campo, quincenalmente. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.....	61
Figura 24. Líneas de regresión para el número de ataques en el tronco y el de individuos (A) y de larvas vivas (B) de <i>H. grandella</i> recolectados en el campo, quincenalmente. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.....	61
Figura 25. Línea de regresión para el número total de montículos de aserrín asociados con los brotes de caoba y el de individuos de <i>H. grandella</i> recolectados en el campo, quincenalmente. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.....	62
Figura 26. Líneas de regresión para el número total de montículos de aserrín frescos asociados con los brotes de caoba y el de individuos (A) y el de larvas vivas (B) de <i>H. grandella</i> recolectados en el campo, quincenalmente. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.....	63
Figura 27. Línea de regresión para la profundidad de la galería construida por la larva de <i>H. grandella</i> en los brotes de cedro y la altura de los árboles en el invernadero. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.....	64
Figura 28. Línea de regresión para el número total de montículos de aserrín y la profundidad de la galería construida por la larva de <i>H. grandella</i> en los brotes de cedro, en el invernadero. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.....	64

1. INTRODUCCION

Históricamente, varias especies de caobas (*Swietenia* spp) y cedros (*Cedrela* spp) (Meliaceae) han sido la principal fuente de maderas preciosas provenientes de las regiones neotropicales, por lo que se han explotado de manera extractiva e irracional; esto ha provocado no solamente la carencia de tan útil recurso, sino también la pérdida de valioso material genético (Patiño 1997).

Una manera de suplir una abundante cantidad de madera proveniente de dichas especies, es el establecimiento de plantaciones comerciales en gran escala. No obstante, en el continente americano dichos esfuerzos generalmente han fracasado (Grijpma y Ramalho 1973, Patiño 1997), debido especialmente al ataque del barrenador *Hypsipyla grandella* (Zeller) (Lepidoptera: Pyralidae), que es quizás la principal plaga forestal en América Latina y el Caribe. Su principal daño consiste en la perforación de los brotes nuevos, especialmente el brote terminal, el cual se deforma o ramifica, reduciendo de esta forma el valor comercial del árbol afectado (Grijpma y Ramalho 1973).

Para su combate se han investigado varias opciones (Newton *et al* 1993), pero con pocos resultados de valor práctico. Además, la utilización de insecticidas en su contra tiene poca aceptación, debido a su alto costo y a varios factores operativos. Por tanto, se han investigado otros métodos para su manejo, con resultados poco factibles operativa y económicamente, debido sobre todo al bajo umbral económico, que es de apenas una larva por árbol.

En el decenio de los 70 hubo grandes esfuerzos en el CATIE, para desarrollar opciones de manejo de esta plaga (Grijpma 1973a, Whitmore 1976a, 1976b), los cuales fueron descontinuados. Algunos, que enfatizan la búsqueda y selección de árboles tolerantes al daño, se han retomado en años recientes y han dado resultados promisorios (Cornelius *et al.* 1995, Mesén 1999). Asimismo, actualmente existe interés en complementar dichos hallazgos con otras tácticas de manejo integrado de plagas (Anónimo 1995).

En cuanto a dichas tácticas, hay buen potencial para el desarrollo de un enfoque preventivo, basado en sustancias repelentes, disuasivas o interruptoras del desarrollo (Shannon *et al.* 1997, Mancebo 1998), así como en el control biológico mediante parasitoides y agentes entomopatógenos, cuya existencia se ha documentado en Costa Rica (Grijpma 1973a, Whitmore 1976a, 1976b).

Para el desarrollo de un programa de manejo integrado de *H. grandella* es un requisito conocer aspectos básicos de su biología y ecología, así como la caracterización detallada de su daño. Por tanto, el estudio de la influencia de la temperatura sobre su ciclo de vida podría permitir la predicción de sus picos de abundancia, mediante modelos matemáticos existentes, y en combinación con los datos sobre la disponibilidad de brotes en los árboles, la determinación de las épocas en que el riesgo de daño es mayor, para aplicar en ese momento las sustancias antes mencionadas.

Además, la identificación de los factores de mortalidad natural (especialmente parasitoides y agentes entomopatógenos) y la cuantificación de su efecto, permitirían determinar las causas por las cuales ellos no controlan de manera eficiente a dicha plaga y sugerir métodos para incrementar dicho efecto.

1.1 OBJETIVOS

1.1.1 Objetivo general: Contribuir al conocimiento de aspectos básicos de la biología y ecología de *H. grandella*, así como caracterizar su daño en la caoba, como fundamento para el futuro desarrollo de programas de manejo integrado de dicha plaga.

1.1.2 Objetivos específicos

- Estudiar el efecto de la temperatura sobre el ciclo de vida de *H. grandella*.
- Determinar la abundancia estacional de *H. grandella* en el campo.
- Cuantificar los principales factores naturales de mortalidad de *H. grandella*.
- Caracterizar y cuantificar la magnitud del daño de *H. grandella* en caoba.

1.2 Hipótesis

- La temperatura es un factor crítico para el desarrollo de *H. grandella*.
- La abundancia de *H. grandella* varía durante el año, dependiendo de factores bióticos y abióticos
- *H. grandella* tiene enemigos naturales que podrían regular sus poblaciones.
- *H. grandella* causa daños en árboles de caoba, cuyo tipo y magnitud varían durante el año.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Taxonomía y distribución geográfica

H. grandella (Lepidoptera: Pyralidae) pertenece a la subfamilia Phycitinae, cuyos miembros se caracterizan porque los adultos tienen palpos labiales bien desarrollados; palpos maxilares presentes y en varios grados de desarrollo, raras veces vestigiales; lengua bien desarrollada o reducida; y alas anteriores enteras no divididas, con 11 o menos venas (Berríos 1972). Su sinonimia corresponde a *Nephoteryx grandella* Zeller, *Hypsipyla cnabella* Dyar, e *Hypsipyla grandella* (Zeller) (Becker 1976)

Dicho insecto se distribuye ampliamente en el continente americano, desde Florida (EE UU.) hasta Argentina, incluyendo las islas del Caribe. Se ha registrado en los siguientes países: Argentina, Barbados, Belice, Brasil, Colombia, Costa Rica, Cuba, Estados Unidos, Granada, Guatemala, Guyana, Haití, Honduras, Jamaica, Martinica, México, Panamá, Paraguay, Perú, Puerto Rico, Surinam, Trinidad y Tobago y Venezuela (Becker 1976).

2.2 Importancia económica de *H. grandella*

La larva de *H. grandella* puede atacar al menos 17 especies de la familia Meliaceae, que son las siguientes: *Cacapa guianensis*, *C. procera*, *Cedrela angustifolia*, *C. fissilis*, *C. lilloi*, *C. mexicana*, *C. odorata*, *C. salvadorensis*, *C. tonduzii*, *C. tubiflora*, *Guarea caoba*, *G. trichilioides*, *Khaya nyasica*, *K. senegalensis*, *Swietenia macrophylla*, *S. mahagoni* y *Trichilia* sp (Becker 1976).

Su principal daño consiste en barrenar los brotes nuevos, sobre todo el brote terminal, el cual se deforma o ramifica, por lo que se reduce o anula el valor comercial del árbol. Además, se retarda el crecimiento y, si los ataques son repetidos en plántulas o árboles jóvenes, el insecto puede causar su muerte (Grijpma y Ramalho 1973)

Otras estructuras que pueden ser afectadas son el follaje, la corteza del tronco y los frutos. Cuando los huevos son depositados en las hojuelas, la larva de primer instar prueba en diferentes lugares de éstas y a veces penetra en su nervadura principal, pero a veces lo hace en el raquis de la hoja; allí puede permanecer por 2-4 días y luego viajar al tallo, para penetrar por la parte superior de las axilas de las hojas (Ramírez-Sánchez 1964). Asimismo, el daño puede presentarse cerca del suelo, pero en este caso la larva no penetra hasta la médula del tallo, sino que solamente lo descortezza (Dourojeanni 1963); algunas larvas, después de barrenar el tallo, construyen su galería hacia alguna de las ramas.

En árboles muy altos los ataques son menos frecuentes, y cuando se presentan lo hacen en las ramas o en los frutos, pudiendo causar la caída prematura de éstos. Por ejemplo, en el cedro macho (*Carapa guianensis*) pueden alcanzarse infestaciones de más del 90% de las semillas, en árboles individuales (Cibrián *et al.* 1995).

En cuanto a su impacto general, se ha determinado que algunas especies de caobas (*Swietenia* spp.) y cedros (*Cedrela* spp.) pueden medir hasta 40 m de altura y alcanzar hasta 2 m de diámetro, bajo condiciones favorables (Pennington y Styles, en Newton *et al.* 1993). No obstante, esto pocas veces se logra, debido a que el ataque de *H. grandella* se presenta desde el estado de plántula y comúnmente es recurrente, lo cual impide la formación normal del árbol.

Asimismo, puesto que el nivel de tolerancia de daño es de apenas una larva por árbol, y a que la fecundidad de la hembra es de 200-300 huevos (Grijpma 1973a, Samaniego y Sterringa 1976), los cuales deposita en grupos de 1-7 por árbol (Ramírez-Sánchez 1964), bastan pocas hembras para infestar toda una plantación. Esto ha desestimulado la siembra de caoba y cedro en todo el continente, y hay países, como Puerto Rico, Guatemala, Perú y Cuba, donde se han documentado pérdidas muy altas (Newton *et al.* 1993).

2.3 Ciclo de vida

Los huevos de *H. grandella* son ovalados, y levemente aplanados en la superficie por la cual son adheridos a los árboles donde son colocados. Miden cerca de 975 μ de longitud y 650 μ de ancho. Son blancos al ser depositados, pero se tornan rojos antes de 24 h (Ramírez-Sánchez 1964).

La hembra deposita sus huevos de forma individual, los cuales eclosionan a los 3-4 días, aunque este período puede extenderse hasta por ocho días (Roovers 1971). Ella generalmente inicia la oviposición en las últimas horas de la noche (Dourojeanni 1963, Ramírez-Sánchez 1964)

En cuanto a su desarrollo, normalmente la larva pasa por seis instares, aunque podría haber más o menos instares (Ramírez-Sánchez 1964); por ejemplo, las larvas criadas en dieta artificial pueden pasar por seis instares, durante 27 días, o por siete durante 29 días (Hidalgo-Salvatierra y Berríos 1973). Ramírez-Sánchez (1964), al estudiar el desarrollo de larvas alimentadas con tallos de cedro, determinó que su tasa varía dependiendo de la abundancia y calidad del alimento, la temperatura, la humedad relativa, etc.; el tiempo total de desarrollo de la larva a 26°C, en promedio, fue de casi tres semanas.

La larva de primer instar penetra casi de inmediato al interior del brote, después de la eclosión del huevo (Dourojeanni 1963). Su cuerpo es castaño rojizo, con la cabeza castaño oscuro y el área ocelar negra; al emerger, la cabeza es más ancha que el diámetro del cuerpo. El color de la larva cambia gradualmente hacia el castaño, cerca del penúltimo instar. En el último instar puede ser azul claro o rosado claro; la larva de este instar tiene forma cilíndrica y mide cerca de 3 cm de longitud y 5 mm de diámetro (Becker 1973).

La pupa, de tipo obtecta, tiene una tonalidad castaño en la parte ventral, y castaño oscuro, casi negra, en el dorso, y la piel tiene puntuaciones dispersas, excepto en el vientre del tórax, que es liso (Ramírez-Sánchez 1964, Becker 1973); mide 1-2 cm de longitud y 0,5 cm de ancho. Dicho estadio se inicia con la segregación de hilos de seda finos, con los que construye un

tenue capullo, y permanece así durante unos 14 días (Dourojeanni 1963) En el campo, casi siempre se les halla dentro de los extremos muertos de las ramas, aunque ocasionalmente pueden aparecer en el suelo, al pie de árboles atacados (Roovers 1971); es difícil observar pupas en el campo durante la estación lluviosa.

La emergencia del adulto, la cual dura apenas un minuto y ocurre por la parte anterior de la cubierta pupal, se presenta más frecuentemente durante las primeras horas de la noche, antes de las 21 h (Ramírez-Sánchez 1964), cuando la luz del ambiente alcanza una intensidad de 0-15 lux (Sliwa y Becker 1976). El adulto es una palomilla gris bruñido, con las alas anteriores alargadas y grisáceas, mientras que las alas posteriores tienen forma de abanico y son blanquecinas, con reflejos violáceos (Dourojeanni 1963); la hembra es más grande que el macho, con una envergadura alar de 28-34 mm, mientras que en el macho es de 22-26 mm.

En cuanto a la proporción de sexos (hembras machos) hay variaciones, dependiendo de los investigadores. En algunos casos se ha determinado que es de 1:1 (Ramírez-Sánchez 1964), mientras que en otros es de 1:2 (Roovers 1971). La cópula ocurre durante la noche, especialmente entre las 1-5 h (Roovers 1971), y en 2-3 días la hembra ha sido fertilizada y está lista para ovipositar (Dourojeanni 1963). Durante su vida ella deposita unos 200 huevos, en promedio, en grupos de 1-3 por árbol (Grijpma 1974, en Newton *et al.* 1993). La longevidad de los adultos es de 7,5 días, en promedio (Holsten 1977).

En resumen, el ciclo de vida se completa en cinco semanas, aunque puede variar entre 4-7 semanas dependiendo de las condiciones climáticas y de la disponibilidad de alimento. Por ejemplo, el intervalo desde el estadio de huevo hasta la oviposición de la hembra fue de 36 días, a 26°C y 60% HR (Grijpma 1974). Asimismo, Becker (1976) documentó que en larvas criadas en dieta natural, con tallos y follaje de *C. fissilis*, el ciclo duró 63-85 días en el verano, y 80-95 días en el invierno, en el sur de Brasil.

2.4 Abundancia estacional

La abundancia de *H. grandella* puede variar durante el año, en respuesta a factores abióticos y bióticos, entre los cuales destacan la lluvia y la radiación solar. Dourojeanni (1963), en Perú, observó que la mayor oviposición del insecto se presenta en los meses lluviosos (diciembre-febrero), cuando la mayor temperatura y humedad acortan su ciclo de vida y hay gran abundancia de brotes tiernos; dicho autor notó que las hembras fértiles son más atraídas por los árboles más expuestos a la radiación solar

En ese mismo país, Yamazaki *et al.* (1990) verificaron la fuerte influencia de los factores climáticos, y especialmente de la lluvia. Entre septiembre y marzo hubo dos picos poblacionales del insecto, los cuales coincidieron con el aumento en la cantidad de brotes de cedro y caoba; el daño comenzó a incrementarse desde el inicio de la estación lluviosa (septiembre) y alcanzó su nivel máximo en octubre, para después decrecer hacia el final de la estación lluviosa. Durante la época seca, por lo general la población del insecto se mantuvo a niveles bajos

En Turrialba, Costa Rica, Newton *et al.* (1998) realizaron estudios para evaluar la relación entre el ataque del insecto y el crecimiento y fenología de la caoba (*S. macrophylla*) y el cedro (*C. odorata*), y determinaron que hubo picos estacionales en el daño, coincidentes con los períodos de producción de nuevos brotes.

El conocimiento de los patrones de abundancia estacional de *H. grandella* podría ser importante para el desarrollo de programas de manejo integrado de esta plaga (Newton *et al.* 1993, Speight 1996). Así, por ejemplo, sus picos poblacionales podrían correlacionarse con la acumulación de temperaturas favorables para el desarrollo de este insecto, mediante modelos matemáticos existentes, como los de grados-día, que se basa en el requerimiento de temperatura para el crecimiento y desarrollo de los insectos (Taylor 1981, 1982, Pruess 1983). Estos modelos podrían permitir la predicción de dichos picos para, en combinación con la información sobre la disponibilidad de brotes en los árboles, determinar las épocas en que el riesgo de daño es mayor y aplicar entonces medidas de manejo preventivas o curativas.

Debido a la importancia potencial del método de grados-día, a continuación se dedica una sección a la discusión de su concepto, métodos analíticos y utilidad.

2.5 Método de grados-día

Los insectos, por ser ectotérmicos o "de sangre fría", no tienen constante la temperatura de su cuerpo. Puesto que la temperatura influye fuertemente en su crecimiento, desarrollo y sobrevivencia, al afectar sus reacciones metabólicas, es el "tiempo fisiológico", más que la edad o el tiempo cronológico, lo determinante en estos procesos fisiológicos (Davidson 1944, Chapman 1971, Wigglesworth 1972). El tiempo fisiológico es una medida de la cantidad de calor requerida para completar cierta etapa del desarrollo de un insecto, ya que cada estadio de desarrollo de un insecto tiene su propio requerimiento total de calor, lo cual se denomina *constante térmica* (Wigglesworth 1972)

Desde el punto de vista cuantitativo, para medir o predecir el efecto de la temperatura sobre algún proceso biológico, comúnmente se utiliza la cantidad de calor acumulada por encima de cierto valor de temperatura, el cual se denomina *umbral térmico inferior* (UTI) (Wigglesworth 1972). Este umbral debe determinarse bajo condiciones controladas, en cámaras bioclimáticas. Para esto cada estadio del insecto de interés se somete a diferentes temperaturas, constantes, y se registra el tiempo en que se desarrolla en cada una de ellas; posteriormente se convierte en la tasa, que es su valor recíproco, para linealizar los datos y, por extrapolación, calcular el UTI, que es el punto en que la recta cruza al eje de las abscisas (Dent 1991)

Todo valor de temperatura superior al UTI promueve el desarrollo del insecto y, cuando se alcanza la constante térmica de cada estadio, éste completa su desarrollo. Así, la acumulación de calor por encima del UTI se puede expresar como *grados-día*, los cuales consisten en una sola unidad que combina el tiempo y la temperatura, para estimar el desarrollo de un organismo de un punto a otro de su ciclo de vida, y hasta predecir cuándo un estadio de desarrollo será alcanzado, incluso en el campo (Pruess 1983, University of California 1990). Esto es de

particular importancia en el manejo de plagas, para sincronizar las medidas de manejo con las épocas de mayor abundancia de aquéllas.

Existen varios métodos para calcular los grados-día pero, independientemente de esto, para predecir los picos poblacionales de una plaga se necesitan datos de campo, basados en recuentos de los estadios inmaduros o la captura de adultos mediante trampas. Asimismo, es preciso disponer de las temperaturas reales, obtenidas en una estación meteorológica.

Los nombres de cada uno de los métodos existentes para el cálculo de los grados-día obedecen a la forma en que el programa simula la curva de la temperatura diaria por un período de 24 h, y su cálculo se basa en la estimación del área bajo la curva y los umbrales. Entre los métodos lineales destacan el del seno sencillo, doble seno, triangulación sencilla y triangulación doble, aunque también hay métodos no lineales (Pruess 1983, University of California 1990). Los métodos lineales se describen brevemente, a continuación.

Método del seno sencillo. Utiliza las temperaturas máximas y mínimas, para generar una curva de seno para un período de 24 h, y estima los grados-día para ese día mediante el cálculo del área por encima del umbral y por debajo de la curva. Se asume que la curva de la temperatura es simétrica en torno a la temperatura máxima.

Método del doble seno. Ajusta la curva de seno con la temperatura mínima y máxima del día y después ajusta una curva por separado desde la máxima temperatura de ese día hasta la mínima del siguiente día. Los grados-día para ese día corresponden a la suma de los dos medio días.

Método de triangulación sencilla. Se traza una línea recta entre la temperatura mínima y la máxima del día y se asume que la temperatura mínima del día siguiente es la misma, y traza otra línea en ese punto, formando dos lados de un triángulo. Se asume que la curva de la temperatura es simétrica en torno a la temperatura máxima.

Método de triangulación doble. Utiliza el cálculo de dos intervalos de 12 h o el cálculo de medio día. Se traza una línea recta entre la temperatura mínima y la máxima del día y la

máxima y mínima del día siguiente, formando dos lados de un triángulo. Los grados-día para un día corresponden a la suma de los dos medio días

2.6 Factores naturales de mortalidad

Las poblaciones de *H. grandella*, al igual que las de cualquier otra especie de insecto, son afectadas por factores abióticos y bióticos. Entre los factores bióticos destacan sus enemigos naturales, de los cuales sobresalen los parasitoides y los entomopatógenos.

En realidad, ha habido más estudios acerca de los enemigos naturales de su congénere *H. robusta*, del Viejo Mundo, de los cuales se han registrado al menos 50 especies (Rao y Bennett 1969), las cuales incluyen apenas dos especies de coleópteros, como depredadores, y un nemátodo parásito. Por su parte, los parasitoides corresponden a Braconidae (17 especies), Ichneumonidae (13), Chalcididae (9), Trichogrammatidae (2), Tachinidae (2), Elasmidae (1), Eulophidae (1) y Eurytomidae (1)

Entre los decenios de 1960 y 1970 se introdujeron varias especies de estos parasitoides desde la India hacia Trinidad y otras islas del Caribe y países de América Central, para controlar a *H. grandella* (Cock 1985, en Newton *et al.* 1993). Después de estas introducciones se han registrado al menos 22 especies de parasitoides en el Nuevo Mundo, las cuales se complementan con seis especies de entomopatógenos. Aunque sobre sus depredadores no hay información publicada, es posible que algunas avispas grandes, hormigas y arañas cumplan un papel en la regulación de sus poblaciones. En cuanto a los parasitoides, pertenecientes a las familias Braconidae, Ichneumonidae, Tachinidae y Trichogrammatidae, se les ha hallado parasitando huevos, larvas o pupas.

Los parasitoides de huevos corresponden a Trichogrammatidae algunas de cuyas especies son *Trichogramma beckeri*, *T. fasciatum*, *T. nana*, *T. pretiosum* y *T. semifumatum* (Grijpma 1973b, Hidalgo-Salvatierra y Madrigal 1973, Bennett, 1976, Nagarkatti 1976), y se detectó

solamente un parasitoide de huevo-larva, *Phanerotoma hendicassiella* (Braconidae) (Bennett 1976).

Hay varios parasitoides de larvas, como *Hormius* sp., *Agathis* sp., *Apanteles* spp., *Bracon chontalensis* e *Hypomicrogaster hypsipylae* (Braconidae), así como *Afrephialtes* sp. y *Eiphosoma* sp. (Ichneumonidae) (De Santis 1973, Bennett 1976c, Yaseen 1984); *H. hypsipylae* es un parasitoide gregario, mientras que *B. chontalensis* y *Hormius* sp. son ectoparasitoides. En cuanto a parasitoides de pupas, se ha hallado a *Brachymeria conica* (Chalcididae), *Anthrocephalus renali* (Chalcidoidea), *Tetrastichus spirabilis* (Eulophidae), y *Metopiops mirabilis* y *Chrysodoria* sp. (Tachinidae) (Bennett 1976c, Gripjma 1976, Yaseen 1984); *T. spirabilis* es un endoparasitoide gregario y *A. renali* es un endoparasitoide solitario que ataca pupas recién formadas.

Algunos de estos parasitoides posiblemente se refugian y alimentan en las plantas silvestres que crecen en las plantaciones forestales. Por ejemplo, Mexzón y Chinchilla (1999) informan de la asociación de las avispas de la familia Braconidae (p.ej. *Apanteles*, *Cotesia*) con *Ageratum conyzoides* y *Baltimora recta* (Asteraceae), de Chalcididae (p.ej. *Brachymeria*, *Comura*) con *Melanthera aspera* (Asteraceae), *Scleria melaleuca* (Cyperaceae), *Cassia tora* (Leguminosae) y *Urena lobata* (Malvaceae), de Eulophidae con *C. tora*, *M. aspera*, de Ichneumonidae (p.ej. *Eiphosoma*) con *Cassia reticulata* (Leguminosae), así como de moscas (Tachinidae) con *Chamaesyce hirta* (Euphorbiaceae). Algunas de estas plantas pueden sembrarse como vegetación acompañante en cultivos frutales perennes (Mexzón 1997) y quizás incluso en plantaciones forestales.

En relación con los entomopatógenos, se ha hallado bacterias, hongos y nemátodos que matan a la larva de *H. grandella*. La bacteria *Bacillus thuringiensis* causa mortalidad, especialmente en la larva de primer instar (Jiménez 1973). Asimismo, los principales hongos que la atacan son *Beauveria bassiana*, *B. tenella*, *Cordyceps* sp. y *Metarrhizium anisopliae* (Tillmanns 1964, Berrios e Hidalgo-Salvatierra 1971); la última especie causa mortalidad sobre todo en la larva de instar 5 (Berrios e Hidalgo-Salvatierra 1971). Finalmente, Nickle y Gripjma (1976)

registraron el ataque de la larva por parte del nemátodo *Hexamermis albicans* (Mermithidae), el cual puede causar infestaciones de 5-25% de las larvas de *H. grandella* en el campo.

Otro factor de mortalidad a considerar es el canibalismo entre las larvas, el cual se ha documentado tanto en el campo como en el laboratorio (Gripjma 1974). Por ejemplo, Ramírez-Sánchez (1964) observó que, en condiciones de escasez de alimento, las larvas encerradas en un trozo pequeño de cedro se comieron entre sí.

A pesar de la presencia de tantos agentes de control biológico, ellos no controlan de manera eficiente las poblaciones de la plaga cuando se establecen plantaciones con fines comerciales (Newton *et al.* 1993). Sin embargo, se reconoce que el control biológico podría cumplir un papel importante para el manejo de *H. grandella* (Gripjma 1974, Bennett 1976a). Aunque se han realizado esfuerzos en Belice y el Caribe introduciendo parasitoides exóticos, los cuales parasitan a *H. robusta* en el Viejo Mundo, no se ha tenido el éxito deseado (Bennett 1976b).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

La investigación se desarrolló en tres componentes o módulos, cuyos resultados fueron complementarios entre sí

3.1 Ubicación. Se realizó en el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), en Turrialba, Costa Rica, a 9°52'N y 83°38'O, 590 msnm, en la zona de bosque húmedo premontano (Tosi 1969); la temperatura y precipitación media anual son de 22°C y 2479 mm, la humedad relativa de 87% y la radiación solar de 11,82 uJ/m² (Jiménez 1994).

El experimento sobre el ciclo de vida se efectuó en el Laboratorio de Entomología (Unidad de Fitoprotección). Las evaluaciones de campo se realizaron en una plantación del Banco de Conservación de Caoba, en la finca experimental Cabiria 2, la cual está compuesta por individuos de *Swietenia macrophylla* de varias procedencias, de los siguientes países: México, Guatemala, Belice, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Panamá (Anexo 1); dicha plantación, sembrada a 3x3 m, consta de tres etapas, sembradas el 20-IX-96 la primera, y el 8-VIII-97 las otras dos.

3.2 Ciclo de vida. Se estudió la respuesta del insecto a la temperatura, en tres cámaras bioclimáticas (Percival I-35L), a seis temperaturas constantes (10, 15, 20, 25, 30 y 35°C), 85-95% HR y fotoperíodo de 8:16 (L:O); posteriormente, se incluyó una temperatura más (12,5°C), debido a que para ciertos estadios no fue posible obtener respuesta a 10°C, pero había la posibilidad de obtenerla entre 10-15°C

El material experimental se tomó de una colonia permanente de *H. grandella*, en la que los primeros instares larvales se alimentaron con hojas frescas de cedro (*Cedrela odorata*) de una misma procedencia, y las larvas después se transfirieron a una dieta artificial (Anexo 2).

Para determinar la duración del desarrollo de los huevos se tomó una cohorte de 200 huevos, con menos de 24 h de depositados y se colocaron a cada una de las temperaturas constantes. Los huevos se colocaron individualmente dentro de frascos de vidrio de 30 ml (3x4 cm), conteniendo un disco de follaje de cedro fresco y tierno, cortado con un sacabocados. Para mantener suficiente humedad y evitar la desecación, en cada recipiente se utilizó un trozo de papel toalla humedecido y se prensó con la tapa del frasco. Los huevos se observaron cada 24 h, para determinar su duración, hasta que eclosionaran o murieran.

Conforme emergieron las larvas, se mantuvieron en los respectivos frascos, alimentadas con follaje fresco, a las mismas temperaturas, hasta alcanzar el tercer instar. A partir de este instar se colocaron en frascos de vidrio de 30 ml, conteniendo 5 ml de dieta artificial. Las larvas se observaron diariamente y se registraron sus cambios a través de la cápsula cefálica, que confirmaba su paso a un instar sucesivo.

Las pupas resultantes se mantuvieron a las mismas temperaturas, colocadas individualmente en frascos de plástico de 30 ml (3 x 3,5 cm). Se sexaron (Hidalgo-Salvatierra 1973) para determinar la proporción de sexos, se pesaron en una balanza analítica (OhausTM), y se observaron diariamente para registrar su duración.

Puesto que hubo alta mortalidad de los huevos y larvas de primer instar a 20 y 25°C, que son consideradas como favorables para el desarrollo del insecto, se realizó un pequeño experimento para determinar la posible influencia de la humedad en su desarrollo, a temperatura constante (20°C). Para ello, se incluyeron los siguientes tres tratamientos: seco, húmedo y mojado, utilizando tres grupos de 30 huevos por tratamiento. Los huevos se colocaron individualmente sobre un trozo de papel toalla, dentro de frascos de vidrio similares a los utilizados en los experimentos previos. En el tratamiento seco no se adicionó agua, mientras que en los otros dos al papel toalla se le aplicaron 0,5 ml de agua, día de por medio para el tratamiento húmedo, y diariamente para el mojado. Los huevos se observaron diariamente, y a los 7 y 10 días después de colocados se registró el número de huevos rojos, de larvas emergidas y las larvas muertas de cada tratamiento.

Al emerger los adultos, se recolectaron para estudiar su longevidad y el período de oviposición de las hembras. Sin embargo, estos estudios no se pudieron efectuar en forma adecuada, debido a que las parejas de *H. grandella* no copulan cuando están dentro de jaulas pequeñas y poco ventiladas, según se determinó en pruebas preliminares. Por tanto, para obtener al menos una idea aproximada de la longevidad y la oviposición, conforme emergieron, los adultos se colocaron juntos, dentro de una jaula grande (55x50x40cm) construida con malla fina de tul, sujeta por sus vértices de las paredes y parrillas de la cámara bioclimática. Se contaba el número total de huevos depositados diariamente en la malla, y los adultos se transferían a una jaula limpia; los adultos muertos se extraían y se les determinaba el sexo.

3.3 Abundancia estacional. Se evaluó quincenalmente, durante 16 meses (mayo 1998-setiembre 1999), para lo cual se muestrearon 60 árboles, 20 en cada una de las etapas de la plantación de caoba en Cabiria 2. Esta plantación no recibe aplicaciones de insecticidas para el combate de plagas.

Se realizó un muestreo sistemático, pero eligiendo aleatoriamente el primer árbol en cada etapa. A partir de éste se seleccionaba un árbol distanciado a 10 árboles, y así sucesivamente, hasta completar los 20 árboles de cada etapa. Se anotó la procedencia de cada árbol, indicada en una placa metálica en cada uno. En cada árbol muestreado se inspeccionaron los brotes, y se contó su número, según cuatro categorías (total, secos, atacados e intactos), en todas las ramas desarrolladas a partir del tronco principal, así como el de montículos, y la cantidad de ataques en el tronco. Los datos para cada categoría de brotes se contabilizaron solamente durante los últimos 12 meses, pero el total de brotes se contó durante los 16 meses del estudio. Las variables de respuesta fueron:

- **Total brotes:** Todos los brotes presentes en cada árbol.
- **Brotes secos:** Brotes o porciones terminales del tallo que estuvieran colapsados y negros, como evidencia de daños viejos de *H. grandella*.
- **Brotes atacados:** Brotes con evidencia de ataque reciente, con o sin montículos.
- **Brotes verdes:** Todos los brotes, excepto los secos.
- **Brotes verdes atacados:** Los brotes verdes con daño por *H. grandella*.

- **Brotos intactos:** Brotes sin evidencia alguna de ataque.
- **Montículos jóvenes:** Promontorios rojizos, suaves y húmedos, formados por una mezcla de aserrín, seda y excremento, resultantes de la alimentación de la larva.
- **Montículos viejos:** Promontorios de textura reseca, más bien desagregados.
- **Ataque al tronco:** Presencia de montículos jóvenes o viejos en las axilas de ramas o en la corteza del tronco.

Todos los brotes infestados se cortaron y llevaron al laboratorio, para registrar la cantidad de larvas y pupas presentes. Las larvas se clasificaron en tres categorías (pequeñas, medianas y grandes), pertenecientes a los instares 1-3 (pequeñas), 4 (medianas) y 5-6 (grandes), aproximadamente. Tanto las pupas y exuvias pupales provenientes del campo, como las pupas criadas a partir de las larvas, fueron sexadas (Hidalgo-Salvatierra 1973) para determinar la proporción de sexos.

En cuanto a los factores naturales de mortalidad, en las larvas que estaban muertas se determinó la causa de mortalidad (parasitoides, agentes entomopatógenos, canibalismo, etc.). Las larvas vivas se colocaron individualmente en frascos de vidrio de 30 ml, con dieta artificial y se mantuvieron en un cuarto de cría, a la temperatura del ambiente. A cada larva o pupa recolectada en el campo se le asignó un código, según la placa del respectivo árbol y se inspeccionó cada tres días, para detectar la posible mortalidad y su agente causal.

El parasitismo se cuantificó estableciendo la proporción entre el número de larvas o pupas de *H. grandella* sobrevivientes y de parasitoides emergidos de ellas, para lo cual se anotó el estadio específico en que emergieron los parasitoides; estos se preservaron en alcohol (70%), para su identificación posterior. Por su parte, el diagnóstico de los agentes entomopatógenos se basó en los signos y síntomas de las enfermedades causadas por virus, bacterias u hongos. Para bacterias, se tomaron muestras de la hemolinfa de las larvas y se aislaron en un medio de agar; para virus, se realizaron frotis de las larvas enfermas, en placas; y para los hongos se hicieron aislamientos en un medio de PDA (Lecuona 1996).

3.4 Caracterización del daño. Se efectuó con base en los datos de las evaluaciones realizadas para el numeral 3.3. En el caso de los brotes infestados llevados al laboratorio, éstos se seccionaron longitudinalmente, para registrar los números de larvas presentes y relacionarlos con los de montículos frescos y viejos registrados en cada brote. La información sobre el ataque al tronco consistió solamente en la presencia o ausencia de éste, sin contar el número de larvas ni de montículos.

Complementariamente, para adquirir una idea más precisa de las características del daño de *H. grandella* en árboles individuales, se aprovechó un experimento realizado con otro propósito, utilizando arbolitos de cedro (*Cedrela odorata*), en un invernadero del CATIE. Para dicho experimento se habían inoculado tres larvas de *H. grandella* del instar 1, en cada árbol. Los datos se tomaron un mes después de la inoculación, cuando las larvas estaban empezando a empupar, por lo que habían completado su daño. Las variables registradas fueron el número de larvas o pupas presentes, la cantidad de montículos por árbol, la longitud de las galerías y la altura del árbol.

3.5 Datos climáticos. Los datos de precipitación, temperatura, humedad relativa y radiación solar fueron tomados de la estación meteorológica ubicada en los predios del CATIE. Dicha estación está ubicada a 3200 m de la plantación estudiada.

3.6 Análisis. El tipo de análisis está en función de la naturaleza de cada uno de los tres componentes o módulos, así:

Ciclo de vida. La relación entre el tiempo de desarrollo (por estadio y sexo) de *H. grandella* y la temperatura se analizó mediante análisis de varianza y pruebas de regresión y correlación, utilizando el sistema estadístico SAS (SAS Institute 1985).

Los datos del tiempo de desarrollo se transformaron en los de la tasa de desarrollo, que es su inverso, dividiéndolo el valor 1 entre cada tiempo, para linealizarlos. Así se pudo obtener el umbral térmico inferior (UTI), por extrapolación, el cual corresponde al punto en que la recta cruza al eje de las abscisas (Davidson 1944, Wigglesworth 1972). A su vez, dicho valor

permitió calcular la constante térmica (tiempo fisiológico requerido para completar el desarrollo, a cada temperatura), mediante la fórmula $K = y(t - a)$, donde: K (constante térmica), y (tiempo de desarrollo), t (temperatura) y a (UTI) (Wigglesworth 1972)

Posteriormente se calculó una constante térmica general, promediando las constantes térmicas obtenidas a 15, 20, 25 y 30°C (Wigglesworth 1972)

Abundancia estacional. Inicialmente fue necesario definir el tipo de análisis temporal de los factores estudiados, considerando la abundancia de larvas y pupas de *H. grandella* en función de los valores de cada factor acumulados entre dos fechas consecutivas de muestreo, hasta: **a)** la fecha específica de cada muestreo; **b)** dos semanas antes de cada muestreo y **c)** un mes antes de cada muestreo. Puesto que los resultados de la prueba de regresión múltiple aportaron coeficientes de determinación de 0,59, 0,58 y 0,61 respectivamente, se eligió la primera opción

Los factores estudiados (variables independientes) en su posible influencia sobre la abundancia del insecto fueron las variables climáticas (precipitación y humedad relativa), los números de brotes de caoba (total, verdes e intactos), la mortalidad y el parasitismo. Con ellas se realizó un análisis de regresión y correlación múltiple. Una vez que se determinaron los factores que podían influir en la abundancia de la población, se realizó un análisis de regresión por pasos ("stepwise regression") el cual es un análisis discriminatorio para escoger las variables que más influyen en el comportamiento de la población. Posteriormente se efectuó un diagnóstico de colinealidad, excluyendo aquellas variables que se relacionaban unas con otras. Finalmente, se efectuaron análisis de regresión y correlación entre estas variables seleccionadas.

Además, con base en el valor del umbral térmico inferior (UTI), estimado a partir de datos experimentales (sección 3.2), se trató de predecir los picos poblacionales (larvas y pupas) de *H. grandella* detectados en el campo en los muestreos quincenales, mediante el método de grados-día (Pruess 1983, University of California 1991) Para estimar la cantidad de grados-día necesarios para que el insecto alcanzara cada pico, se empleó el método del seno sencillo, el

cual considera al UTI junto con los valores de las temperaturas máxima y mínima diarias. Esto se hizo mediante el programa Day Degree Utility (DDU) (University of California 1991), para lo cual se eligió el 1° de marzo de 1998 como punto inicial ("biofix") para comenzar la acumulación térmica. Durante los 16 meses del estudio, la menor temperatura efectiva diaria (es decir, promotora del desarrollo de *H. grandella*) fue de 11,22°C y la máxima de 17,61°C

Caracterización del daño. Las relaciones entre la magnitud del daño, que incluyó las cantidades de brotes (por categorías) y el daño en el tronco, la cantidad de montículos y los números de individuos (larvas y pupas) de *H. grandella* se analizaron mediante análisis de varianza y pruebas de regresión y correlación. Este tipo de análisis también se efectuó para cada una de las tres etapas de la plantación de caoba estudiada.

En el experimento realizado en el invernadero, las pruebas de regresión y correlación se emplearon para analizar las relaciones entre la cantidad de individuos de *H. grandella* presentes en cada árbol y las evidencias de su daño (número de montículos y profundidad de las galerías), y la altura de los árboles

4. RESULTADOS

4.1 Ciclo de vida

4.1.1 Tiempo de desarrollo. La temperatura influyó notoriamente en el tiempo de desarrollo de todos los estadios inmaduros de *H. grandella*, por lo que éste se acortó conforme la primera aumentó. El tiempo total de desarrollo varió entre 30 y 141 días, a 30 y 15°C, respectivamente, y difirió entre las temperaturas evaluadas ($p < 0,05$), excepto entre 25 y 30°C (Cuadro 1). No obstante, al comparar cada estadio a diferentes temperaturas, su duración disminuyó al aumentar la temperatura ($p < 0,05$), excepto la larva a 25 y 30°C.

El tiempo de desarrollo de cada uno de los tres estadios estudiados, mostró una tendencia potencial y negativa en respuesta a la temperatura (Fig 1), lo cual sucedió hasta 30°C, pues a 35°C solamente los huevos pudieron desarrollarse (Cuadro 1). Por tanto, al calcular la tasa de desarrollo, que es su inverso, se obtuvo una tendencia lineal pero solamente hasta 30°C. Dicha tasa fue mayor para el huevo (1,26), seguida por la pupa (0,44) y la larva (0,28) (Cuadro 2)

Al calcular el tiempo de desarrollo por sexo, para cada estadio, no hubo diferencias ($p > 0,05$), excepto para la pupa a 20°C (Cuadro 3). No obstante, el tiempo total de desarrollo difirió solamente a 15°C, a la cual el tamaño de la muestra fue muy pequeño, de apenas uno o dos individuos.

En cuanto a la larva, no se desarrolló a temperaturas inferiores a 15°C ni superiores a 30°C (Cuadro 1). Comúnmente presentó seis instares, pero a las dos menores temperaturas tuvo uno o dos instares adicionales, los cuales mostraron tiempos de desarrollo muy extensos (Cuadro 4); a 15°C éste fue de 22 días, mientras que a dicha temperatura los otros instares variaron entre 8 y 18 días, y a 20°C fue de 26 días, cuando los otros instares variaron entre 4 y 13 días.

Cuadro 1. Tiempo de desarrollo (días) de los estadios inmaduros de *H. grandella*, a varias temperaturas constantes.

°C	Huevo		Larva		Pupa		Total	
	N	X ± D.E.	N	X ± D.E.	N	X ± D.E.	N	X ± D.E.
10	0	SD		SD		SD		SD
12.5	8	23.00 ± 2.66 a		SD		SD		SD
15	99	12.67 ± 1.20 b	10	65.90 ± 8.70 a	3	29.00 ± 1.00 a	3	141.33 ± 38.52 a
20	143	7.57 ± 0.68 c	54	39.25 ± 8.66 b	32	19.19 ± 2.11 b	30	61.53 ± 4.15 b
25	113	4.26 ± 0.64 d	91	18.69 ± 2.47 c	58	13.43 ± 1.20 c	58	36.13 ± 2.58 c
30	126	3.77 ± 0.49 e	57	17.17 ± 2.23 c	22	9.90 ± 1.85 d	20	29.75 ± 2.46 c
35	83	3.12 ± 0.33 f		SD		SD		SD

SD = Sin datos, debido a que no hubo desarrollo a estas temperaturas

N= número de individuos;

X=promedio

D E = desviación estandar

Los valores seguidos por la misma letra dentro de la misma columna no difieren entre sí ($p < 0,05$), según la prueba de Tukey

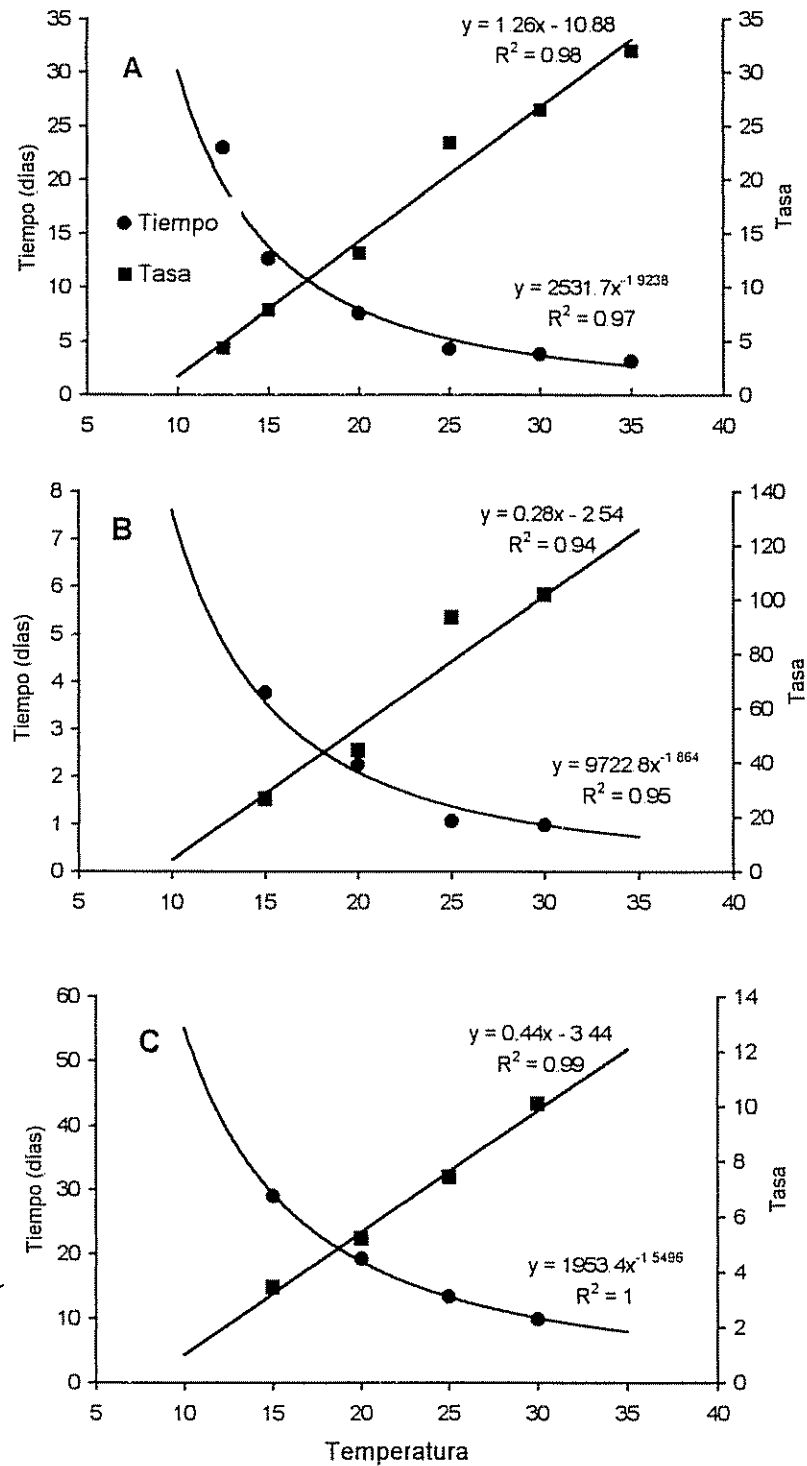


Figura 1. Tiempo (días) y tasa de desarrollo de los huevos (A), larvas (B) y pupas (C) de *H. grandella*, a varias temperaturas constantes. Las líneas continuas muestran la tendencia esperada (teórica).

Cuadro 2. Ecuación de regresión, coeficiente de determinación (R^2) y de variación (C.V.) y umbral inferior, para la tasa de desarrollo de cada uno de los estadios inmaduros de *H. grandella*, a varias temperaturas constantes, entre 12.5 y 35°C.

Estadios	Ecuación	R^2	C.V.	Umbral (°C)
Huevo	$Y = -10.88 + 1.26X$	0.98	9.30	8.66
Larva	$Y = -2.54 + 0.28X$	0.94	14.54	9.09
Pupa	$Y = -3.44 + 0.44X$	0.99	4.81	7.74

Cuadro 3. Tiempo de desarrollo (días) de los estadios inmaduros de *H. grandella*, por sexo, a varias temperaturas constantes.

°C	Huevo		Larva		Pupa		Total	
	N	X ± D.E.	N	X ± D.E.	N	X ± D.E.	N	X ± D.E.
Hembras								
15	8	12.13 ± 1.25 a	8	65.87 ± 9.63 a	2	29.50 ± 0.7 a	2	89.00 ± 18.38 a
20	24	7.58 ± 0.58 b	24	38.33 ± 8.33 b	15	18.13 ± 1.55 c	15	61.73 ± 4.23 c
25	44	4.14 ± 0.40 c	44	19.09 ± 2.46 c	27	13.04 ± 1.43 d	27	36.15 ± 2.38 d
30	36	3.56 ± 0.50 d	36	17.67 ± 2.25 c	10	10.00 ± 0.82 e	10	29.90 ± 2.13 e
Machos								
15	2	12.5 ± 2.12 a	2	66.00 ± 5.66 a	1	28.00 ± 0.00 a	1	104.00 ± 0.00 b
20	30	7.33 ± 0.55 b	30	40.13 ± 8.98 b	17	20.11 ± 2.14 b	17	63.65 ± 7.62 c
25	47	4.26 ± 0.67 c	47	18.31 ± 2.44 c	31	13.77 ± 2.79 d	31	36.13 ± 2.79 d
30	21	3.57 ± 0.51 d	21	16.33 ± 1.98 c	12	9.83 ± 2.44 e	10	29.60 ± 2.88 e

Los valores seguidos por la misma letra (para cada sexo, a la misma temperatura) dentro de la misma columna no difieren entre sí ($p < 0,05$), según la prueba de Tukey.

El tiempo de desarrollo de cada instar siempre se redujo al aumentar la temperatura ($p < 0,05$), excepto a 30°C , que en algunos casos se diferenci6 de 25 o 35°C , pero en otros no (Cuadro 4). El 6nico caso bien contrastante ocurri6 para el instar 6, para el cual no hubo diferencias entre 15 y 20°C , ni entre 25 , 30 y 35°C .

En cuanto al experimento para determinar la influencia de la humedad sobre el desarrollo de los huevos, a los 7 d6as despu6s de colocados (ddc) la cantidad de huevos rojos fue muy similar (16-17) entre los tres tratamientos, equivalente al 53-57% de los huevos colocados. La cantidad de larvas vivas fue levemente mayor al aumentar la humedad, con valores de 9, 10 y 14 (30, 33 y 47%), para los tratamientos seco, h6medo y mojado, respectivamente; esta tendencia se invirti6 para las larvas muertas, pues aunque hubo pocas, sus cantidades fueron de 5, 3 y 0 (17, 10 y 0%). Estos valores cambiaron notoriamente a los 10 ddc, pues la cantidad de huevos rojos difiri6 m6s entre los tres tratamientos, con valores de 8, 5 y 3 (27, 17 y 10%), para los tratamientos seco, h6medo y mojado, respectivamente. La cantidad de larvas vivas se increment6 al aumentar la humedad, con valores de 6, 15 y 25 (20, 50 y 83%), y la de larvas muertas disminuy6, con valores de 16, 10 y 2 (53, 33 y 7%), respectivamente.

Al separar cada instar seg6n su futuro sexo, el tiempo de desarrollo no difiri6 entre hembras y machos ($p > 0,05$), con excepci6n de los instares 2 y 6 a 15°C y el instar 7 a 20°C (Cuadro 5); tanto a 15 como a 20°C , el tama6o de la muestra fue muy peque6o.

4.1.2 Umbral y constante t6rmica. La tasa de desarrollo se obtuvo mediante la conversi6n de los valores del tiempo de desarrollo. Esto permiti6 calcular el umbral t6rmico inferior para cada estadio, el cual correspondi6 a $8,66^{\circ}\text{C}$ (huevo), $9,09$ (larva) y $7,74$ (pupa) (Cuadro 2). No obstante, estos umbrales, obtenidos por extrapolaci6n con la ecuaci6n de regresi6n, no coincidieron exactamente con los umbrales reales, pues ya a 10°C no hubo desarrollo de ninguno de los estadios. A dicha temperatura no hubo eclosi6n, sino a $12,5^{\circ}\text{C}$, y la larva y pupa no se desarrollaron sino a partir de 15°C .

Cuadro 4. Tiempo de desarrollo (días) de los diferentes instares larvales de *H. grandella*, a varias temperaturas constantes.

°C	Instar 1		Instar 2		Instar 3		Instar 4		Instar 5		Instar 6		Instar 7		Instar 8	
	N	X ± D.E	N	X ± D.E	N	X ± D.E	N	X ± D.E	N	X ± D.E	N	X ± D.E	N	X ± D.E	N	X ± D.E
15	24	8.67 ± 1.79a	22	9.09 ± 2.91a	22	8.36 ± 2.32a	19	10.11 ± 3.70a	19	9.63 ± 3.73a	17	18.06 ± 11.89a	7	22.00 ± 6.73a		SD
20	59	5.42 ± 0.99b	57	3.77 ± 0.73b	57	3.88 ± 0.97b	57	5.49 ± 1.50b	56	6.16 ± 2.04b	54	13.26 ± 4.97a	4	10.50 ± 7.19b	1	26.0 ± 0.00
25	97	2.72 ± 0.94c	93	2.09 ± 1.01c	91	2.27 ± 1.00c	91	3.13 ± 0.81c	91	3.38 ± 1.20c	91	5.12 ± 2.65b		SD		SD
30	61	2.16 ± 0.61cd	58	1.78 ± 0.68cd	58	1.76 ± 0.82c	57	3.04 ± 0.80c	57	2.56 ± 0.73cd	57	5.91 ± 1.73b		SD		SD
35	35	1.63 ± 0.49d	26	1.12 ± 0.33d	19	1.74 ± 0.65c	14	2.29 ± 0.47c	9	1.89 ± 0.93d	2	3.00 ± 1.41b		SD		SD

SD = Sin datos, debido a que a esa temperatura las larvas completaron su desarrollo en un instar anterior.

Los valores seguidos por la misma letra dentro de la misma columna no difieren entre si ($p < 0,05$), según la prueba de Tukey.

Cuadro 5. Tiempo de desarrollo (días) de los diferentes instares larvales de *H. grandella*, por sexo, a varias temperaturas constantes.

°C	Instar 1		Instar 2		Instar 3		Instar 4		Instar 5		Instar 6		Instar 7		Instar 8	
	N	X ± D.E	N	X ± D.E	N	X ± D.E	N	X ± D.E	N	X ± D.E	N	X ± D.E	N	X ± D.E	N	X ± D.E
Hembras																
15	8	9.00 ± 1.51a	8	8.5 ± 1.92a	8	8.88 ± 3.04a	8	10.38 ± 3.85a	8	9.25 ± 1.49a	8	16.75 ± 5.6a	4	24.00 ± 7.62		SD
20	24	5.42 ± 0.88b	24	3.58 ± 0.58c	24	3.88 ± 0.90b	24	5.29 ± 1.12b	24	6.29 ± 2.29b	24	12.54 ± 2.92c	1	6.00 ± 0.00a	1	26.00 ± 0.00
25	44	2.57 ± 0.79c	44	2.14 ± 1.09d	44	2.3 ± 1.07c	44	3.14 ± 0.80c	44	3.32 ± 1.23c	44	5.64 ± 2.70d		SD		SD
30	36	2.14 ± 0.49d	36	1.78 ± 0.72d	36	1.61 ± 0.73d	36	2.97 ± 0.74c	36	2.75 ± 0.65c	36	6.42 ± 1.79d		SD		SD
Machos																
15	2	8.00 ± 2.83a	2	5.5 ± 2.12b	2	9.5 ± 2.12a	2	9.00 ± 0.00a	2	9.50 ± 3.54a	2	24.50 ± 3.54b		SD		SD
20	30	5.53 ± 1.04b	30	3.87 ± 0.73c	30	3.87 ± 1.04b	30	5.77 ± 1.75b	30	6.07 ± 1.86b	30	13.83 ± 6.13c	3	12.00 ± 8.00b		SD
25	47	2.83 ± 1.03c	47	2.02 ± 0.94d	47	2.26 ± 0.94c	47	3.13 ± 0.82c	47	3.45 ± 1.18c	47	4.64 ± 2.53d		SD		SD
30	21	2.19 ± 0.81d	21	1.76 ± 0.62d	21	1.95 ± 0.92d	21	3.14 ± 0.91c	21	2.24 ± 0.77c	21	5.05 ± 1.24d		SD		SD

SD = Sin datos, debido a que a esa temperatura las larvas completaron su desarrollo en un instar anterior.

Los valores seguidos por la misma letra (para cada sexo, a la misma temperatura) dentro de la misma columna no difieren entre sí ($p < 0.05$), según la prueba de Tukey.

Con esta información fue posible calcular la constante térmica de *H. grandella* para cada temperatura (Cuadro 6). Además, se estimó una constante general, utilizando el promedio de las constantes térmicas a 15, 20, 25 y 30°C, la cual correspondió a 1319,90 grados-día.

4.1.3 Peso de la pupa y proporción de sexos. El efecto de la temperatura sobre el desarrollo también se determinó mediante su influencia sobre el peso y la proporción de sexos de la pupa. El peso fue menor ($p < 0,05$) a las dos temperaturas extremas (15 y 30°C), y no varió entre ambas, pero sí entre ellas y las intermedias (20 y 25°C) (Cuadro 7)

Al separar las pupas por sexo, no hubo diferencias entre hembras y machos a las dos temperaturas extremas ($p > 0,05$), pero sí a las intermedias, a las cuales las hembras superaron a los machos (Cuadro 8). En cuanto a la proporción de sexos, hubo un sesgo a favor de las hembras a las dos temperaturas extremas, mientras que a las intermedias se acercó bastante a la igualdad 1:1 (Cuadro 7)

4.1.4 Patrón de mortalidad. El patrón o secuencia de mortalidad conforme cada individuo de *H. grandella* se desarrolló, fue claramente influenciado por la temperatura (Fig. 2). La mortalidad del huevo varió entre 28,5 y 96%, a 20 y 12,5°C, respectivamente (Cuadro 9); sus mayores valores se obtuvieron a las dos temperaturas extremas (12,5 y 35°C). A casi todas las temperaturas, excepto a 25°C, la mortalidad del instar 1 fue intermedia, variando entre 24 y 42%, a 35 y 20°C, respectivamente.

A partir de ese instar, la mortalidad se estabilizó, salvo a 35°C, pero en la transición entre la pupa y la emergencia del adulto fue alta de nuevo, con valores que variaron entre 41 y 70%, a 20 y 15°C, respectivamente.

4.1.5 Emergencia y mortalidad de adultos, y oviposición de hembras. Para los adultos resultantes en cada temperatura, se analizó su patrón de emergencia, a partir del primer día en que la hubo; se omitieron los adultos de 15°C, debido al pequeño tamaño de la muestra. Al

Cuadro 6. Constante térmica para *H. grandella* a cada temperatura, en grados Celsius (°C) y Fahrenheit (F), asumiendo un umbral de desarrollo de 8.5°C.

°C	°F	Tiempo de desarrollo (y)	Constante térmica (K)	
			°C	°F
15	59	141.33	918.65	1685.56
20	68	61.53	707.60	1305.67
25	77	36.13	596.15	1105.06
30	86	29.75	639.63	1183.33

Cuadro 7. Peso y proporción de sexos en las pupas de *H. grandella*, a varias temperaturas constantes.

°C	Peso (g)		Sexos		
	N	X ± D.E	H	M	H:M
15	10	0.070 ± 0.026 a	8	2	4.00 *
20	54	0.134 ± 0.033 b	24	30	0.80 ns
25	91	0.124 ± 0.035 b	44	47	0.94 ns
30	57	0.081 ± 0.033 a	36	21	1.71 *

Los valores seguidos por la misma letra, para el peso, no difieren entre sí ($p < 0.05$), según la prueba de Tukey

Los valores de la proporción de sexos fueron significativos (*) o no significativos (ns) ($p < 0.05$), según la prueba de chi-cuadrado

Cuadro 8. Peso (g) de las pupas de *H. grandella*, por sexo, a temperaturas constantes.

°C	Sexo	N	X ± D.E.
15	H	8	0.074 ± 0.030 a
	M	2	0.053 ± 0.020 a
20	H	24	0.147 ± 0.034 b
	M	30	0.123 ± 0.029 c
25	H	44	0.134 ± 0.030 d
	M	47	0.116 ± 0.030 e
30	H	36	0.086 ± 0.037 f
	M	21	0.070 ± 0.020 f

Los valores seguidos por la misma letra (para cada sexo, a la misma temperatura) dentro de la misma columna no difieren entre sí ($p < 0,05$), según la prueba de Tukey

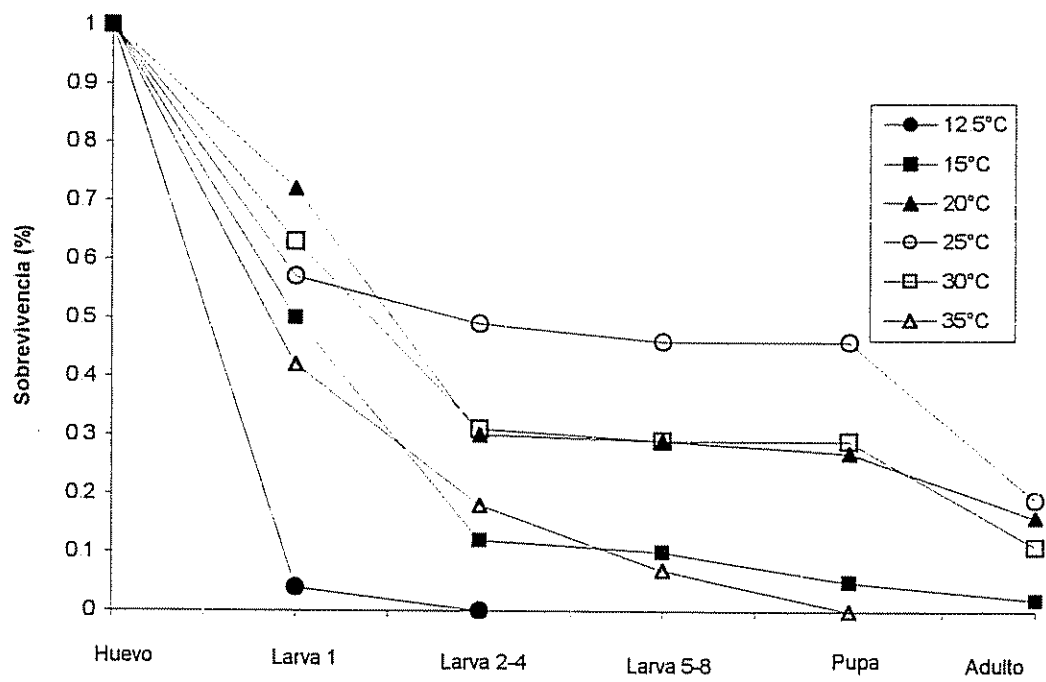


Figura 2. Curvas de sobrevivencia para *H. grandella*, en respuesta a varias temperaturas constantes

Cuadro 9. Parámetros básicos de una tabla de vida para *H. grandella*, en respuesta a varias temperaturas constantes.

Estadio	12.5°C			15°C			20°C			25°C			30°C			35°C		
	n_x	l_x	%M	n_x	l_x	%M	n_x	l_x	%M	n_x	l_x	%M	n_x	l_x	%M	n_x	l_x	%M
Huevo	200	1.00	96	200	1.00	50.5	200	1.00	28.50	200	1.00	43.50	200	1.00	37.00	200	1.00	58.50
Larva 1	8	0.04	100	99	0.50	75.76	143	0.72	58.74	113	0.57	14.16	126	0.63	51.59	83	0.42	57.83
Larva 2-4				24	0.12	20.83	59	0.30	3.39	97	0.49	6.19	61	0.31	6.56	35	0.18	60
Larva 5-8				19	0.10	47.37	57	0.29	5.26	91	0.46	0.00	57	0.29	0.00	14	0.07	100
Pupa				10	0.05	70.00	54	0.27	40.74	91	0.46	58.24	57	0.29	61.40	0	0.00	
Adulto				3	0.02		32	0.16		38	0.19		22	0.11		0	0.00	

n_x =número de individuos a observados en cada estadio; l_x =proporción de individuos que sobrevive en cada estadio; % M=porcentaje de mortalidad en cada estadio.

considerar el total de adultos, se obtuvieron curvas crecientes pero desaceleradas, que muestran que al aumentar la temperatura se alcanzó más rápido el 100% de emergencia (Fig. 3A, Cuadro 10). Dicho valor se alcanzó a los 25, 12, y 10 días, a 20, 25 y 30°C, mientras que el 50% de emergencia se había alcanzado a los 7, 5 y 4 días, respectivamente. Esta tendencia en general se mantuvo al considerar ambos sexos por separado (Fig. 3B, 3C, Cuadro 10)

Para registrar la mortalidad de los adultos y la oviposición no fue posible dar un seguimiento individual a cada hembra o macho, pues fueron colocados juntos, dentro de las jaulas de oviposición. Sin embargo, la metodología empleada permitió obtener una idea aproximada del efecto de la temperatura sobre ambos parámetros

En relación con la mortalidad, al considerar el total de adultos, se obtuvieron curvas crecientes y desaceleradas para 20 y 25°C, y una curva creciente y acelerada para 30°C. En todos los casos, al aumentar la temperatura se alcanzó más rápido el 100% de mortalidad (Fig. 4A, Cuadro 11). Dicho valor se alcanzó a los 31, 14 y 10 días a 20, 25 y 30°C, mientras que el 50% de mortalidad se había alcanzado a los 7, 5 y 4 días, respectivamente. Al considerar los sexos por separado, las hembras siguieron esta tendencia, mientras que los machos a 25 y 30°C duraron el mismo tiempo para alcanzar el 100% de mortalidad (Fig. 4B, 4C, Cuadro 11).

En cuanto a la oviposición, la cual solamente fue posible obtener a 25°C, se tuvo una curva creciente y desacelerada (Fig. 5), la cual revela que el 100% se alcanzó a los 11 días, y que para el día 4 se había obtenido el 50% de la oviposición. Asimismo, los huevos recolectados diariamente presentaron una tendencia unimodal, cuyo pico se alcanzó al cuarto día de iniciada la oviposición (Fig. 6); la mayoría de los huevos fue fértil y el máximo de huevos infértiles fue de 12%, en esa misma fecha.

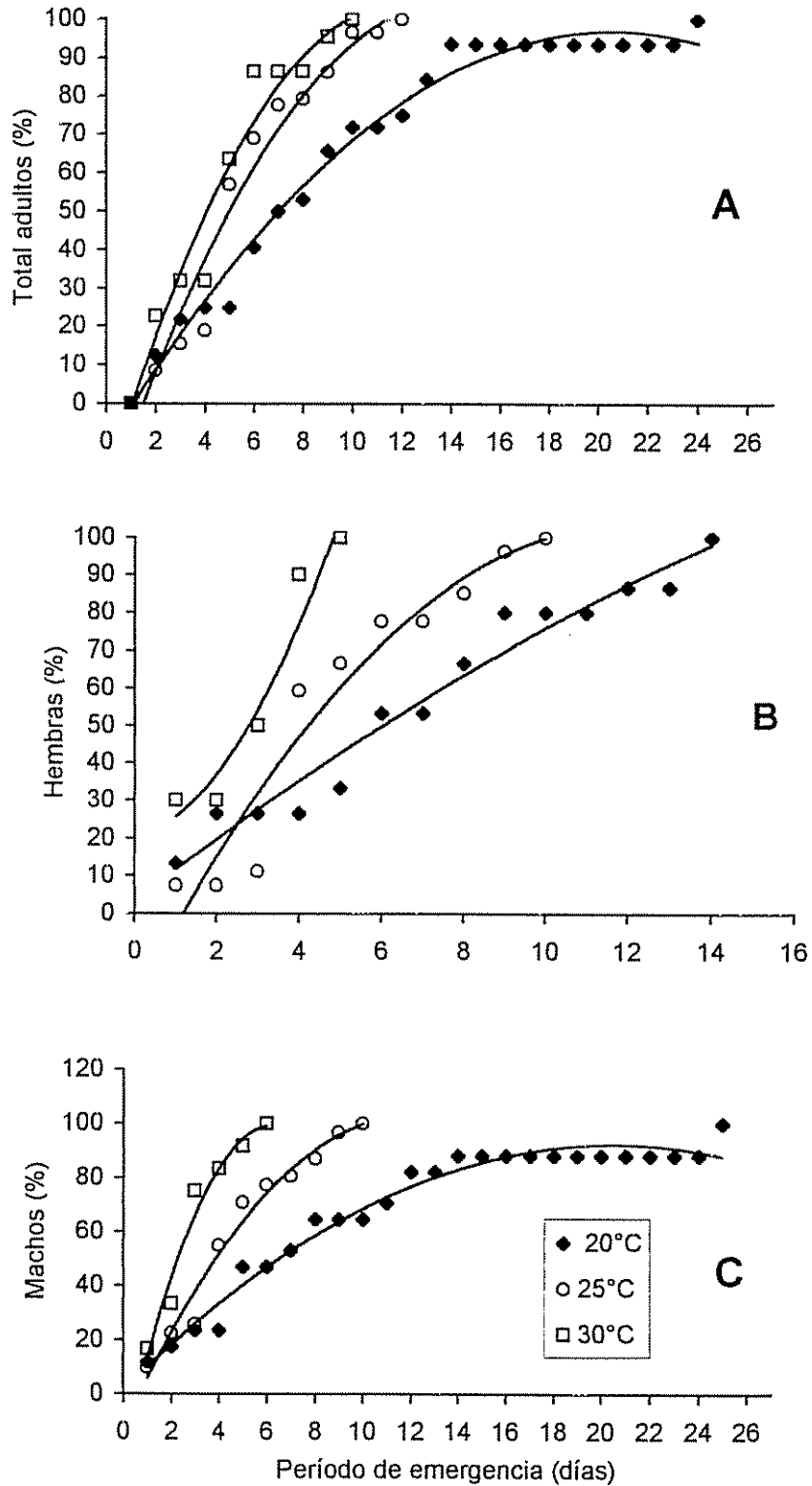


Figura 3. Emergencia acumulativa de adultos (A), hembras (B) y machos (C) de *H. grandella*, a partir del primer día en que hubo emergencia a cada una de varias temperatura constante. Las líneas continuas muestran la tendencia esperada (teórica).

Cuadro 10. Ecuaciones de regresión y coeficientes de determinación (R^2) para la emergencia acumulativa (%) de los adultos de *H. grandella*, en general y por sexo, a temperaturas constantes.

°C	Ecuación	R^2
Adultos		
20	$Y = -0.26x^2 + 10.56x - 11.35$	0.98
25	$Y = -0.66x^2 + 18.57x - 26.37$	0.96
30	$Y = -0.90x^2 + 21.17x - 21.51$	0.95
Hembras		
20	$Y = -0.12x^2 + 8.51x + 3.25$	0.96
25	$Y = -0.88x^2 + 21.19x - 23.60$	0.93
30	$Y = 2.86x^2 + 2.86x + 20.00$	0.94
Machos		
20	$Y = -0.22x^2 + 8.88x + 1.41$	0.97
25	$Y = -0.82x^2 + 19.45x - 12.85$	0.97
30	$Y = -3.13x^2 + 39.02x - 22.50$	0.97

Cuadro 11. Ecuación de regresión y coeficiente de determinación (R^2) de la mortalidad acumulada (%) de los adultos, de *H. grandella* en general y por sexo.

Mortalidad acumulada (%)	Ecuación	R^2
Adultos		
20	$Y = -0.09x^2 + 5.86x - 0.04$	0.98
25	$Y = -0.42x^2 + 14.21x - 12.69$	0.98
30	$Y = 0.69x^2 + 3.09x + 3.33$	0.99
Hembras		
20	$Y = -0.04x^2 + 4.50x - 0.13$	0.96
25	$Y = -0.06x^2 + 9.58x - 14.49$	0.96
30	$Y = 0.83x^2 + 5.12x + 8.21$	0.98
Machos		
20	$Y = -0.15x^2 + 7.48x - 1.62$	0.97
25	$Y = 0.69x^2 + 2.31x + 11.39$	0.99
30	$Y = -0.62x^2 + 17.12x - 9.19$	0.97

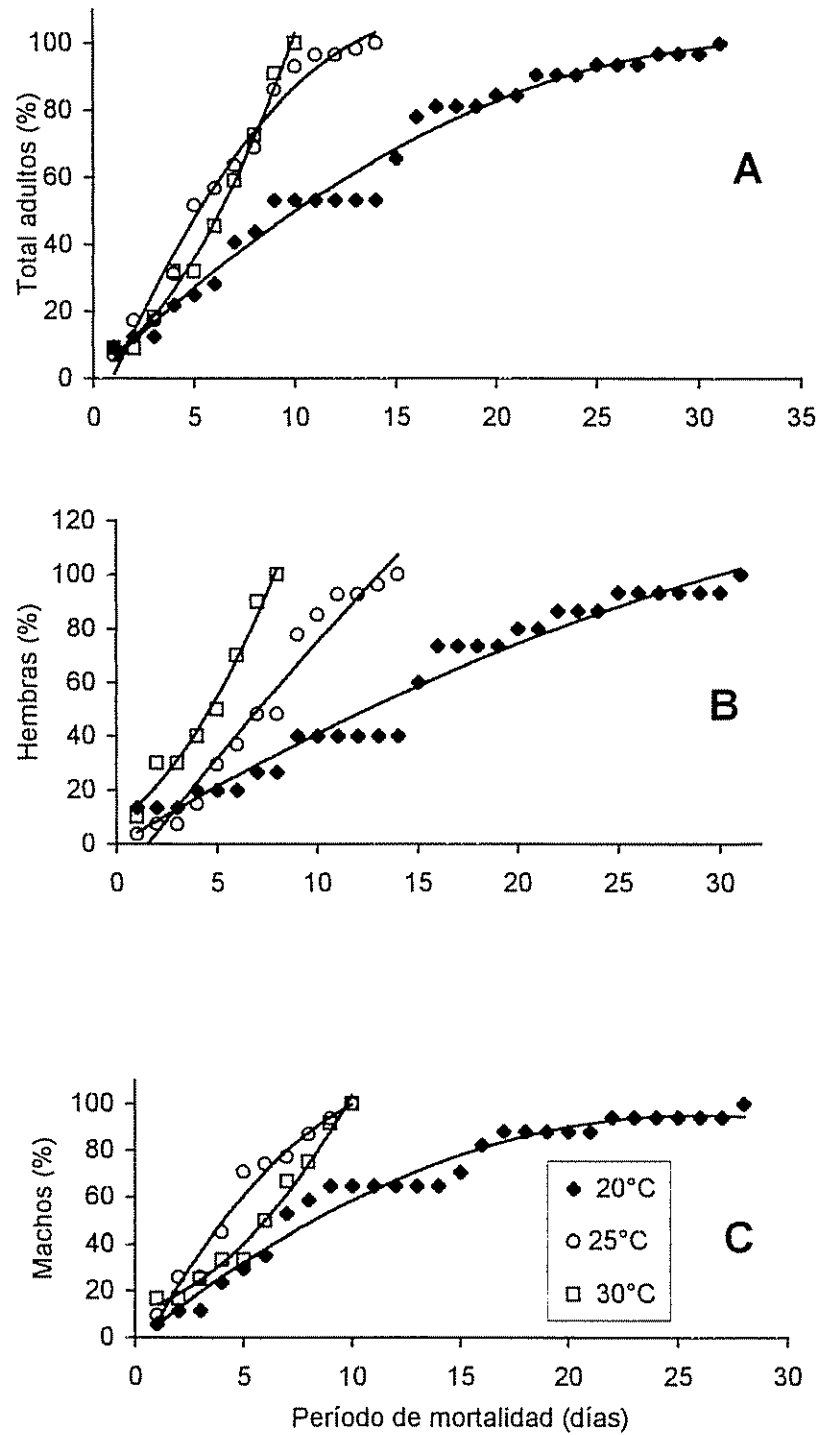


Figura 4. Porcentaje de mortalidad de adultos (A), hembras (B) y machos (C) de *H. grandella*, a partir del primer día en que murió el primer adulto a cada una de varias temperatura constante. Las líneas continuas muestran la tendencia esperada (teórica)

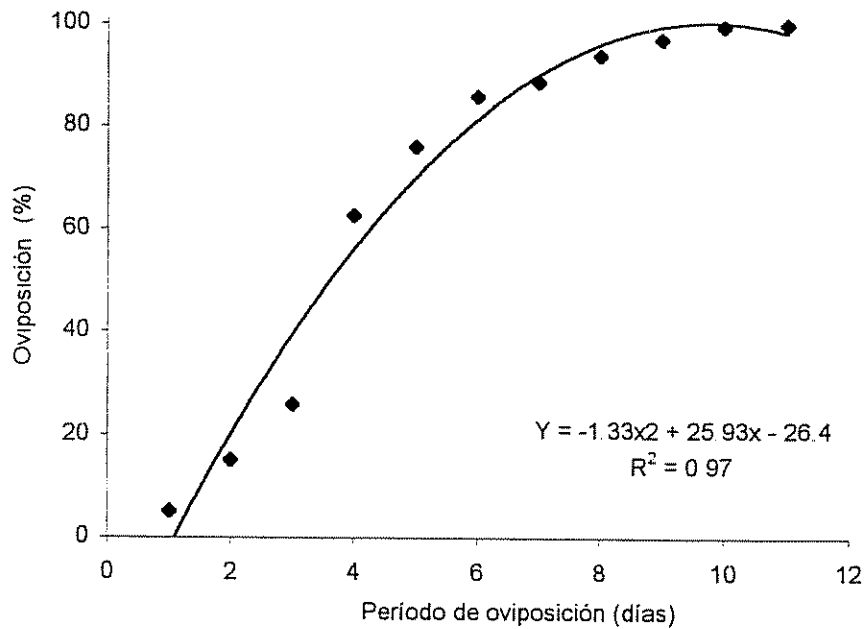


Figura 5. Oviposición acumulativa de *H. grandella* a 25°C, a partir del primer día en que las hembras colocaron huevos. La línea continua muestra la tendencia esperada (estimada).

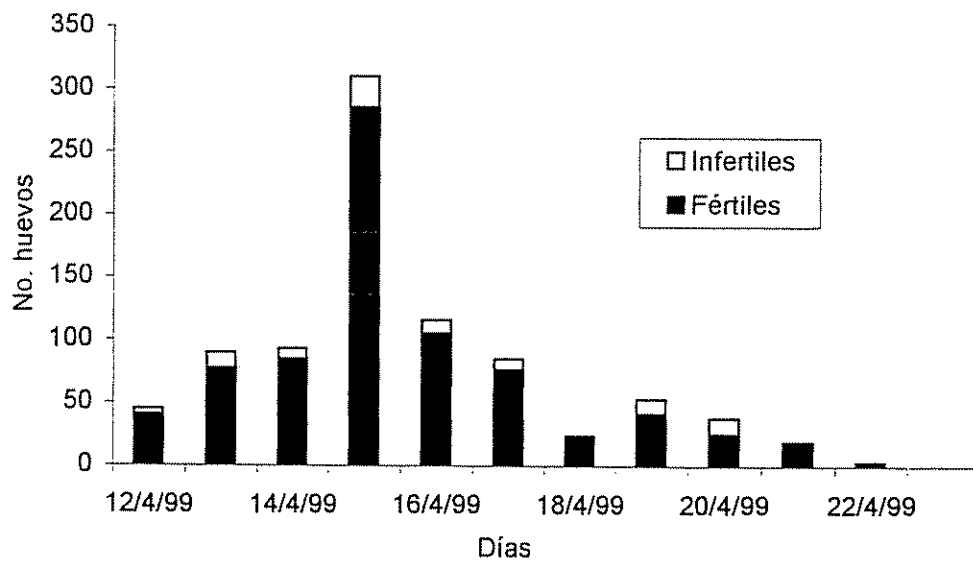


Figura 6. Número diarios de huevos fértiles e infértiles depositados por hembras de *H. grandella* a 25°C.

4.2 Abundancia estacional

4.2.1 Tendencias poblacionales. Las evaluaciones en el campo mostraron que el tamaño de la población de *H. grandella* varió bastante durante los 16 meses de estudio, con el menor número de individuos (22) en junio y el mayor (130) en octubre de 1998. Hubo cuatro picos poblacionales más o menos bien definidos, en julio y octubre de 1998, y en marzo y julio de 1999 (Fig. 7), cuyos números de individuos fueron de 89, 130, 93 y 56, respectivamente.

Tanto la composición de edades de las larvas como la abundancia de pupas variaron entre las fechas de muestreo (Fig. 8). Porcentualmente, la cantidad de larvas pequeñas varió entre 0-86%, dependiendo de la fecha de muestreo, mientras que la de larvas medianas lo hizo entre 6-39% y la de larvas grandes entre 0-69%; para todo el periodo de estudio, los valores promedio fueron de 36, 22 y 30%, respectivamente. En contraste con la abundancia de larvas, que en algunos muestreos fue de hasta 100 individuos, la máxima cantidad observada de pupas fue de 25, nunca superó el 39% del total de individuos, y mostró un valor promedio de 12%.

Del total de pupas y exuvias pupales (215) recolectadas en el campo, 116 (54%) correspondieron a hembras y 99 (46%) a machos. Este leve sesgo a favor de las hembras se mantuvo durante la mayor parte del tiempo, excepto entre mayo-agosto de 1999 (Cuadro 12); las únicas diferencias importantes ($p < 0,05$) se detectaron en noviembre-diciembre de 1998 y en julio-agosto de 1999, pero en este último caso el tamaño de la muestra fue muy pequeño. Por su parte, la proporción de sexos en larvas recolectadas en el campo y criadas en el laboratorio hasta el estadio de pupa, cuyo total fue de 981, fue de 418 hembras (55%) y 348 machos (45%), también con un leve sesgo a favor de las hembras, casi siempre presente, sin diferencias importantes ($p > 0,05$) (Cuadro 13).

4.2.2 Factores determinantes de la abundancia. Se trató de esclarecer el peso relativo de factores abióticos (precipitación y humedad relativa) y bióticos (disponibilidad de brotes de caoba y mortalidad) en la abundancia poblacional de *H. grandella*.

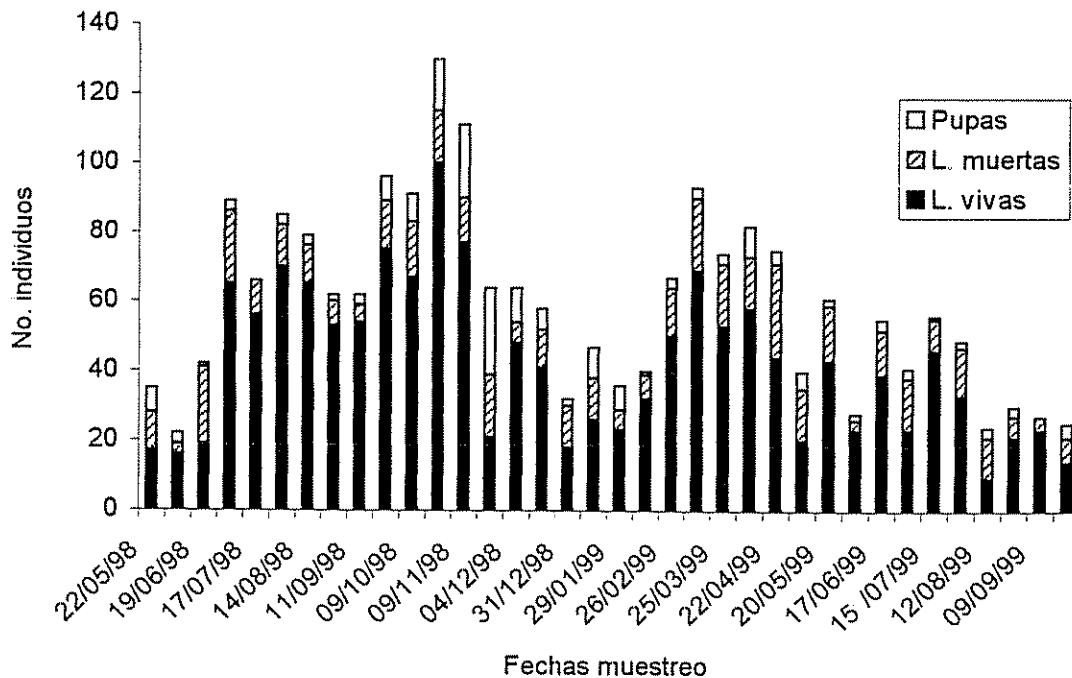


Figura 7. Número total de individuos (larvas muertas, vivas y pupas) de *H. grandella* por fecha de muestreo, en arboles de caoba, CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.

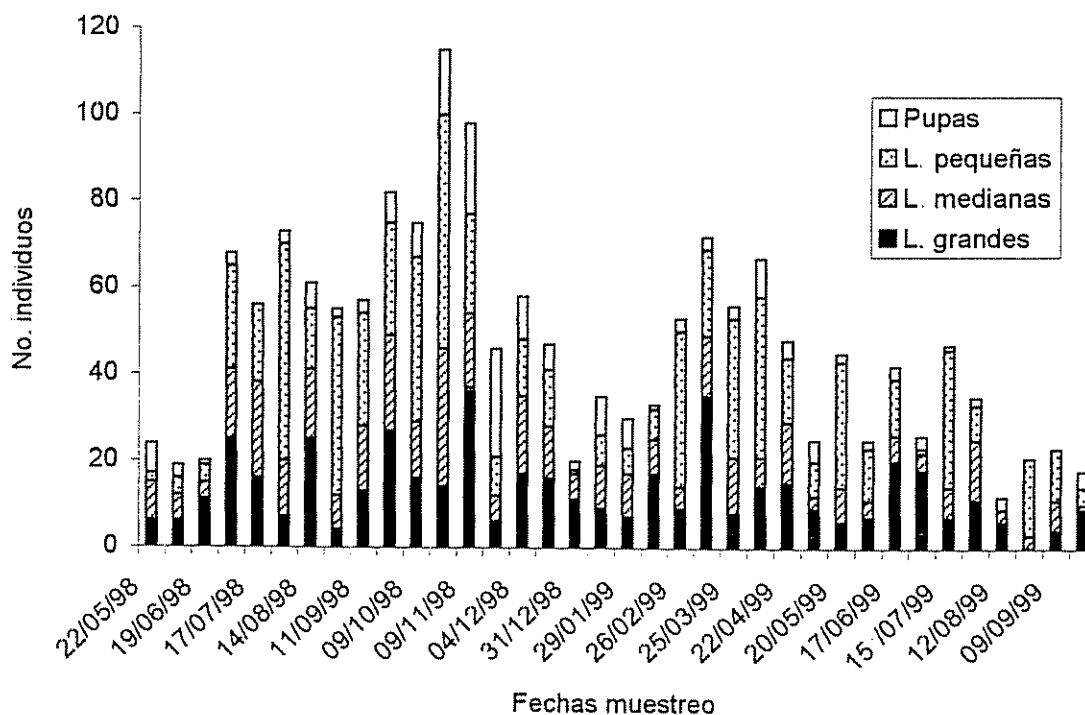


Figura 8. Número total de individuos vivos (larvas y pupas) de *H. grandella*, según su estadio de desarrollo, por fecha de muestreo, en árboles de caoba, CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.

Cuadro 12. Datos bimensuales de la proporción de sexos, con base en el número de pupas y exuvias pupales de *H. grandella* recolectadas en el campo. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.

	Hembras (H)		Machos (M)		H:M	X ²
	N	%	N	%		
Sep-Oct	11	55.00	9	45.00	1.22	ns
Nov-Dic	32	60.38	21	39.62	1.52	*
Ene-Feb	26	56.52	20	43.48	1.30	ns
Mar-Abr	25	56.82	19	43.18	1.32	ns
May-Jun	14	43.75	18	56.25	0.78	ns
Jul-Ago	8	40.00	12	60.00	0.67	*

Cuadro 13. Datos bimensuales de la proporción de sexos, con base en el número de larvas de *H. grandella* recolectadas en el campo y criadas hasta el estadio de pupa en el laboratorio. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.

Meses	Hembras (H)		Machos (M)		H:M	X ²
	N	%	N	%		
Sep-Oct	108	52.17	99	47.83	1.09	ns
Nov-Dic	76	56.72	58	43.28	1.31	ns
Ene-Feb	53	55.79	42	44.21	1.26	ns
Mar-Abr	95	58.28	68	41.72	1.40	ns
May-Jun	51	54.84	42	45.16	1.21	ns
Jul-Ago	35	47.30	39	52.70	0.90	ns

En cuanto a la precipitación, sus valores mensuales parecieron tener una relación inversa con la abundancia (Fig. 9), pero dicha relación fue débil al considerar los valores de cada muestreo, que fueron quincenales (Cuadro 14). Asimismo, el total de brotes de caoba presentes mostró una tendencia errática con la abundancia (Fig. 10), pero esto no sucedió con la cantidad de brotes intactos (Fig. 11), cuya relación fue más estrecha.

En realidad, la prueba de regresión múltiple indicó que todas las variables incluidas, las cuales fueron la precipitación, la humedad relativa, la cantidad de brotes (número total, verdes, atacados e intactos), el parasitismo y la mortalidad total, explicaron fuertemente la abundancia de *H. grandella* ($F= 5, 20$, $gl= 27$, $p < 0,001$, $R^2= 0,72$), y que los factores más determinantes fueron la mortalidad total y la disponibilidad de brotes ($F= 16,33$, $gl= 27$, $p < 0,0001$, $R^2= 0,57$). El efecto de la temperatura, debido a que requería otro tipo de análisis, se estudió por aparte.

Cuando cada uno de dichos factores se analizó de manera particular, versus el número de individuos (Cuadro 14), los más determinantes fueron, jerárquicamente, la cantidad de brotes atacados ($R^2= 0,63$, $p < 0,001$), la mortalidad total ($R^2= 0,53$, $p < 0,05$), la cantidad de brotes intactos ($R^2= 0,44$, $p < 0,05$) y la humedad relativa ($R^2= 0,43$, $p < 0,05$). A su vez, estos datos confirmaron la escasa o poca relación de la abundancia poblacional con la precipitación ($R^2= 0,03$, $p > 0,05$) (Fig. 9) y con el total de brotes ($R^2= 0,15$, $p > 0,05$) (Fig. 10).

En cuanto a la mortalidad, del número total de larvas recolectadas en el campo (1150), 357 estaban muertas (24%), mientras que del total de pupas (164) estaban parasitadas 35 (21%) por *Brachymeria ca. conica*. La mayor mortalidad se observó en larvas grandes (52%), seguida por las medianas (40%) y las pequeñas (7%).

La principal causa de mortalidad de las larvas fueron algunos factores desconocidos, los cuales provocaron el 48% de la mortalidad (Cuadro 15); no obstante, es posible que cerca de la mitad de esta cifra obedeciera al efecto paralizante del parasitoide *Bracon ca. chontalensis* (Braconidae). Esto se evidenció porque las larvas mostraban una coloración rosada y estaban bien conservadas, sin muestras de septicemia ni de esporulación de hongos; de hecho, al ser

Cuadro 14. Coeficiente de correlación para la relación entre el número de individuos de *H. grandella* y algunas variables abióticas y bióticas, durante el estudio. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.

Variables.	R ²	p > r	Significancia
Precipitación acumulada	-0.031	0.8746	ns
Humedad relativa	0.432	0.0216	*
Total brotes	-0.015	0.4529	ns
Brotes verdes	-0.273	0.1602	ns
Brotes atacados	0.633	0.0003	**
Brotes intactos	-0.442	0.0184	*
Parasitismo	0.200	0.3067	ns
Mortalidad	0.530	0.0038	**

Cuadro 15. Factores de mortalidad según el desarrollo de las larvas de *H. grandella*. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.

Edad larva	<u>Bracon</u>		<u>Otros parasitoides</u>		<u>Entomopatógenos</u>		<u>Larvas rosadas</u>		<u>Otras causas</u>	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Grande	91	6.04	9	0.60	14	0.93	34	2.26	40	2.65
Mediana	56	3.72	0	0.00	10	0.66	40	2.65	38	2.52
Pequeña	0	0.00	2	0.13	3.0	0.20	10	0.66	10	0.66
Total	147	9.75	11	0.73	27	1.79	84	5.57	88	5.84

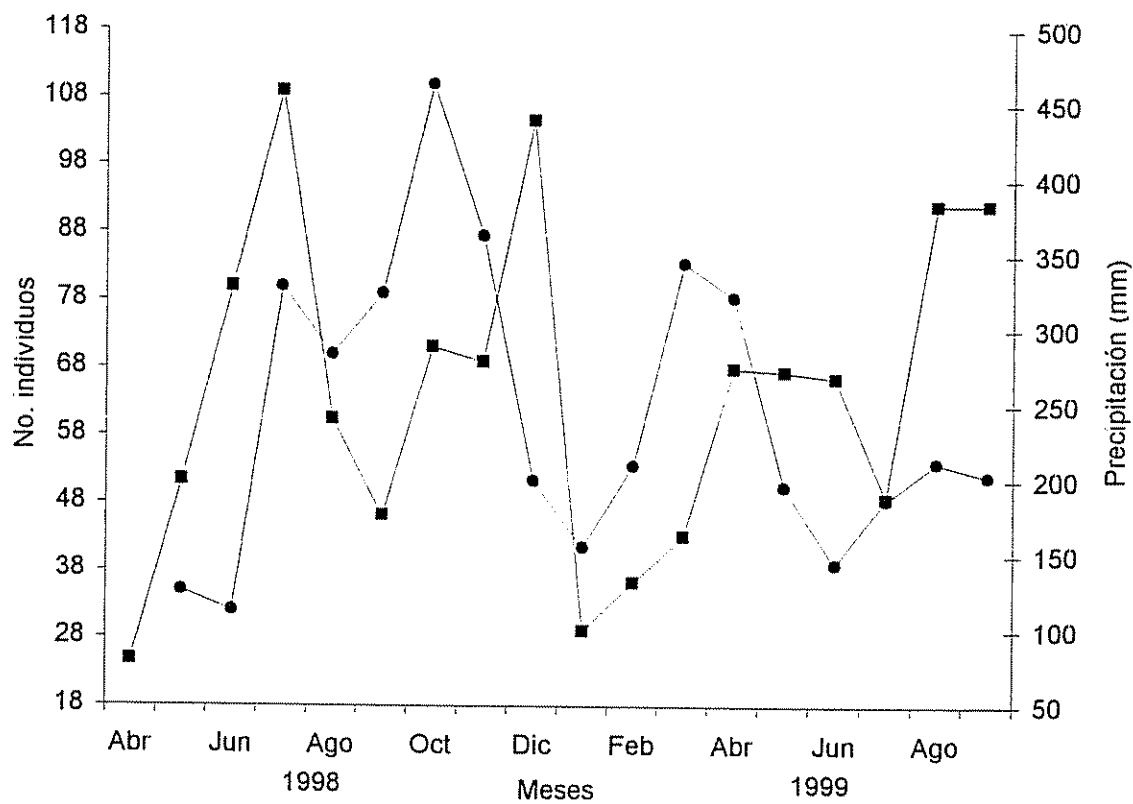


Figura 9. Valores totales, mensuales, del número de individuos de *H. grandella* y de la precipitación. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999. Los círculos denotan el número de individuos y los cuadrados la precipitación.

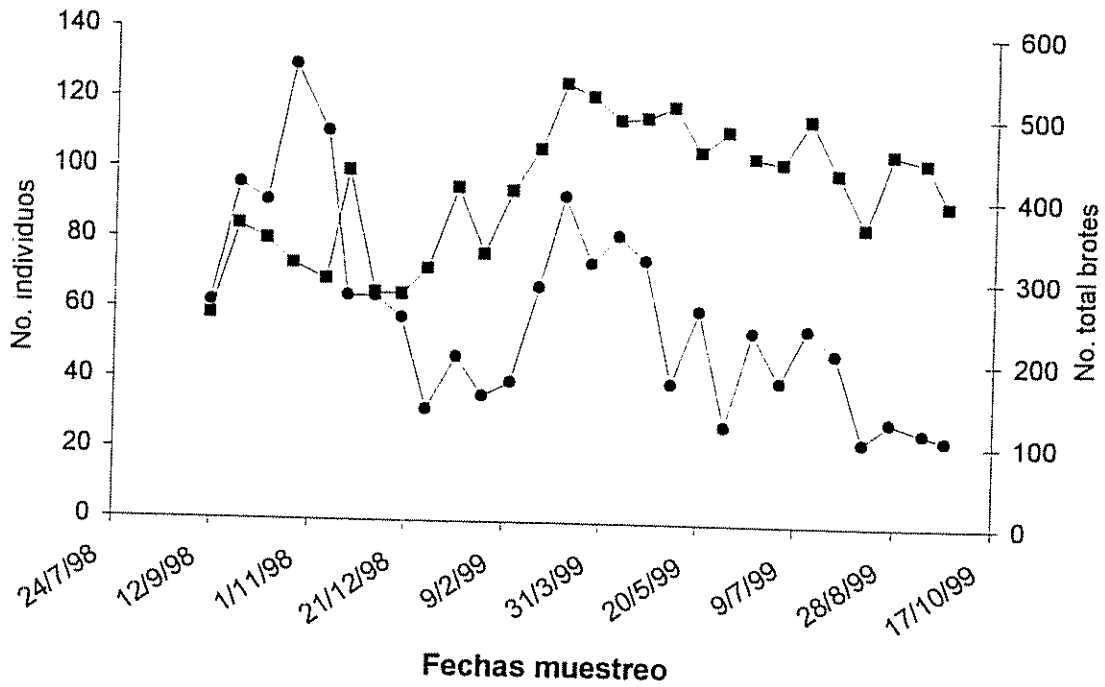


Figura 10. Número total de brotes y de individuos de *H. grandella*, por fecha de muestreo, en árboles de caoba. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999. Los círculos denotan el número de individuos y los cuadrados el de los brotes

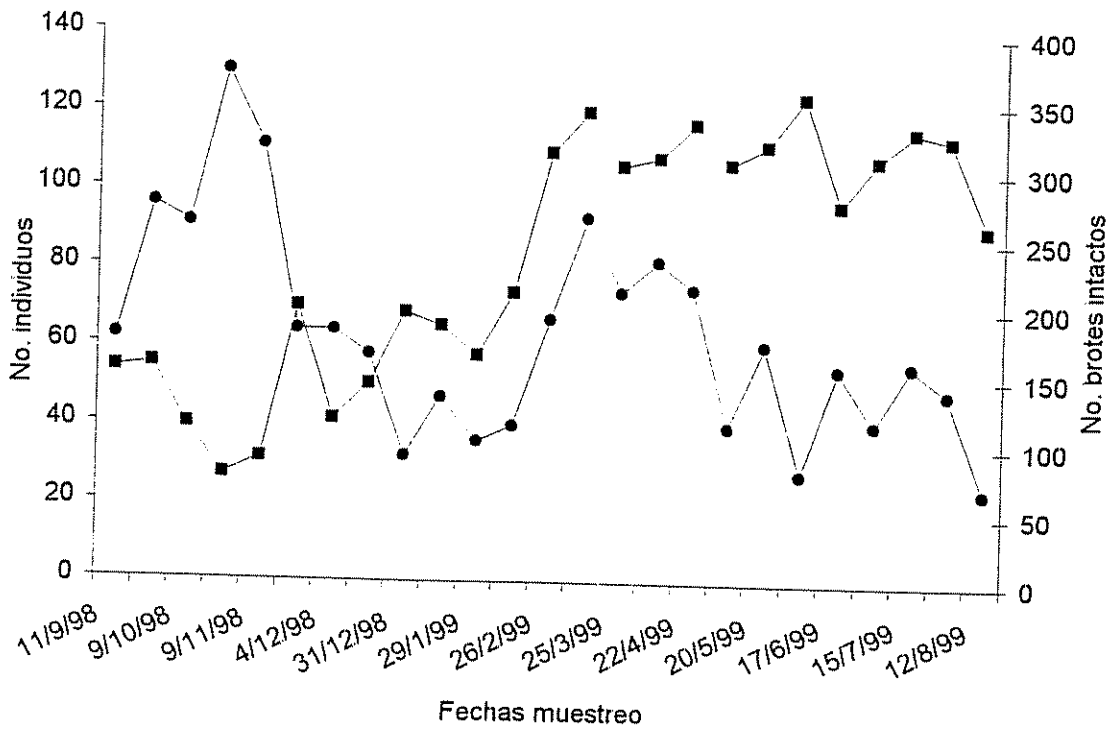


Figura 11. Número total de brotes intactos y de individuos de *H. grandella*, por fecha de muestreo, en árboles de caoba. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999. Los círculos denotan el número de individuos y los cuadrados el de los brotes intactos.

recolectadas algunas aún estaban vivas y permanecían inmóviles. Además, hubo un alto porcentaje de mortalidad (41%) claramente imputable a *B. ca. chontalensis*. El efecto de otros parasitoides, tales como *Apanteles* sp. (grupo *ater*) y *Dolichogenidea* sp. (grupo *laevigata*), fue leve (3%). Por su parte, los hongos entomopatógenos, tales como *Cordyceps* sp. y *Beauveria bassiana*, causaron apenas el 8% de la mortalidad larval.

Aunque no se pudo estimar el nivel de depredación en el campo, ocasionalmente se observaron y recolectaron algunas especies depredando larvas de *H. grandella*, tales como dos especies de chinches (Reduviidae), una de las cuales fue *Heza* sp., y dos especies de avispas, que fueron *Polistes erythrocephalus* y *Polybia* sp.

4.2.3 Efecto de la temperatura. Puesto que la temperatura es un factor clave en el desarrollo de los insectos, se le analizó por separado, más bien para tratar de utilizarla en la predicción de los picos poblacionales. Por tanto, a partir de los datos del laboratorio se calculó un umbral térmico inferior de 8,5°C (Cuadro 2), el cual se utilizó para obtener los grados-día necesarios para causar los picos poblacionales de *H. grandella*.

Al considerar la totalidad de individuos recolectados durante los 16 meses del estudio, de manera acumulativa, se obtuvo una tendencia cuadrática positiva ($R^2 = 0,99$) (Fig. 12). Puesto que se habían detectado cuatro picos poblacionales (Fig. 7), se relacionó la totalidad de individuos en cada pico, lo cual originó una tendencia lineal en el segundo y tercer picos (Fig. 13B, 13C) y cuadrática en el primero y cuarto picos (Fig. 13A, 13D). Al calcular la cantidad de grados-día necesarios para alcanzar el 50% de la población en cada pico, desde la fase inicial del pico, dichos valores fueron de 1005, 948 y 763 para cada uno de los últimos tres picos, con un promedio de 905 grados-día; el valor para el primer pico no se pudo obtener, debido al corto intervalo entre la fecha inicial elegida para acumular los grados-día (1° de marzo de 1998) y el inicio de los muestreos (22 de mayo).

Los cuatro picos poblacionales correspondieron a las evaluaciones del 3-7-98, 23-10-98, 11-3-99 y 15-7-99. Al contabilizar la cantidad de grados-día que separaron a cada uno de estos picos, se determinó que fue de 1881,13 grados, en promedio (Fig. 14, Cuadro 16). Es decir,

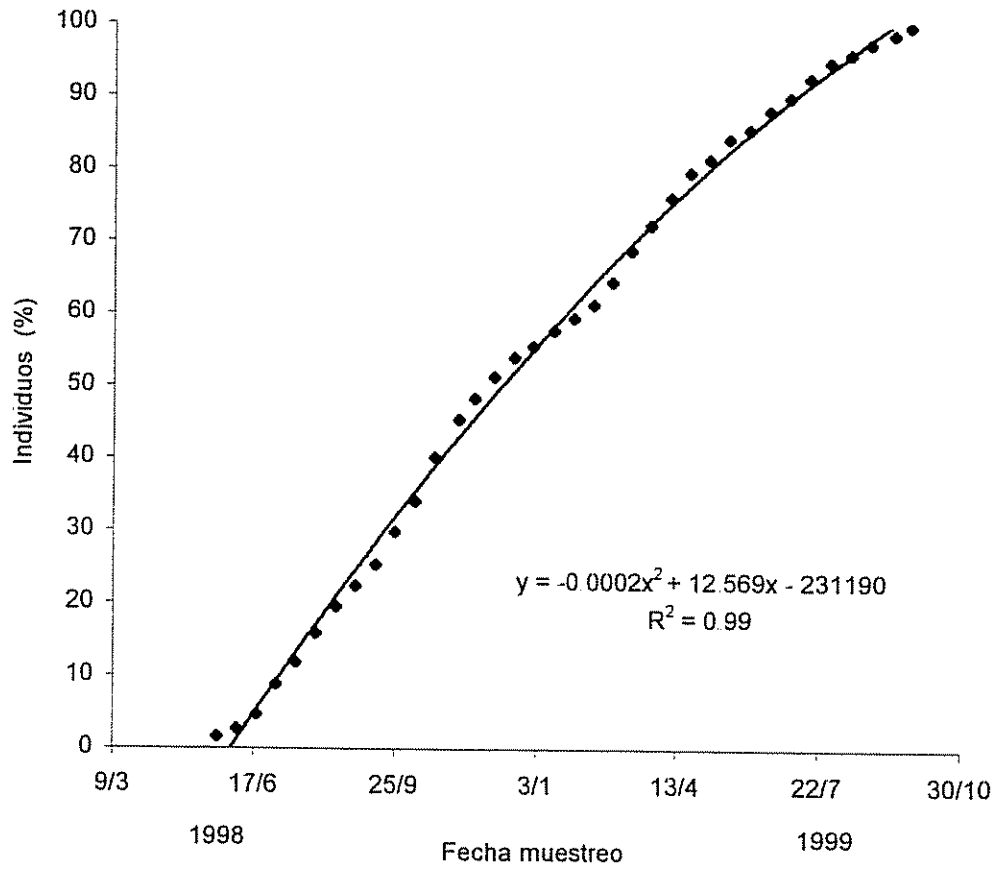


Figura 12. Curva de regresión para el número acumulado de individuos de *H. grandella* recolectados en el campo durante los 16 meses de estudio. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.

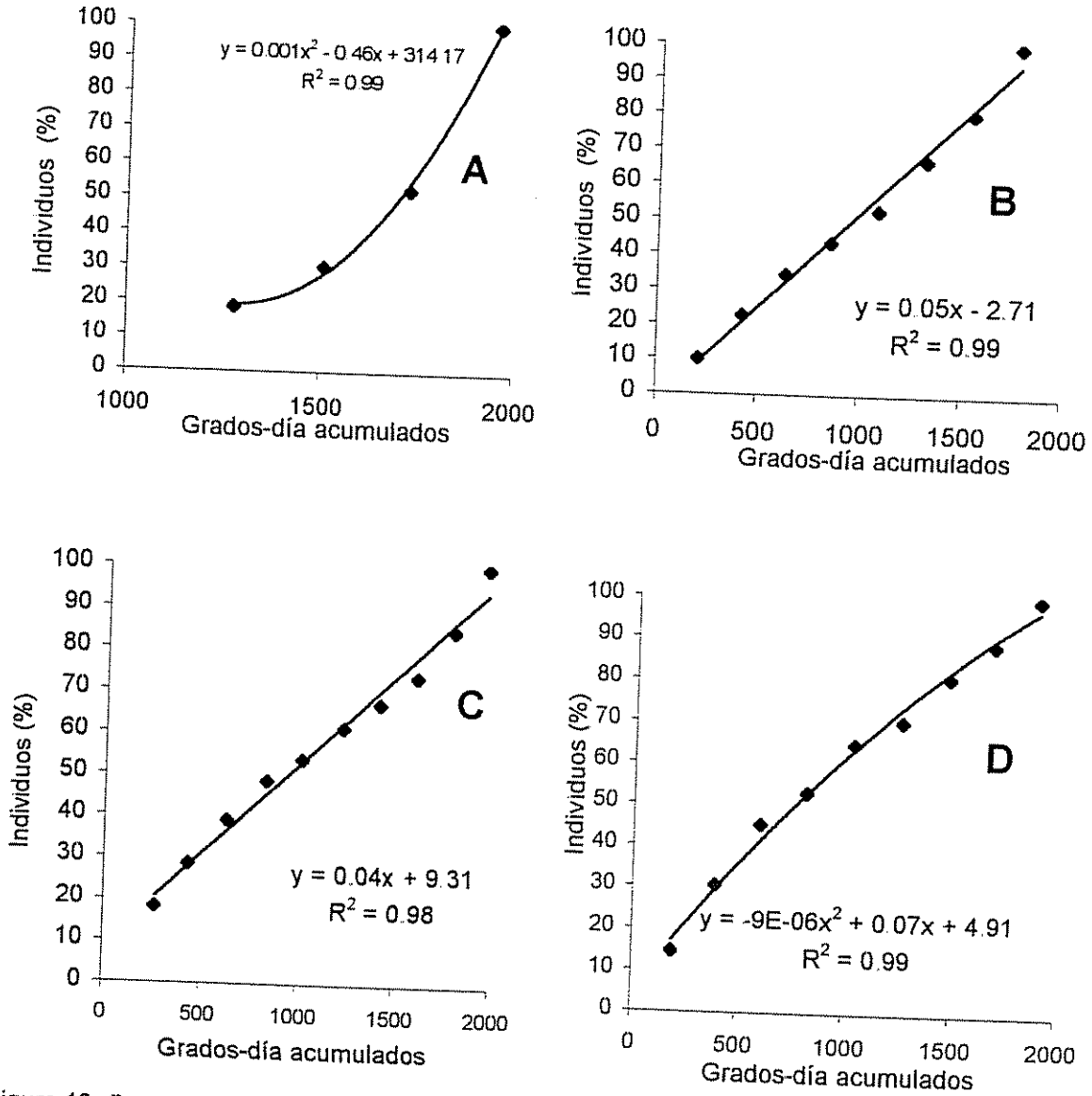


Figura 13. Curvas de regresión entre el número acumulado de individuos de *H. grandella* y la cantidad de grados-días acumulados, durante cada uno de los cuatro picos poblacionales detectados en el campo. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.

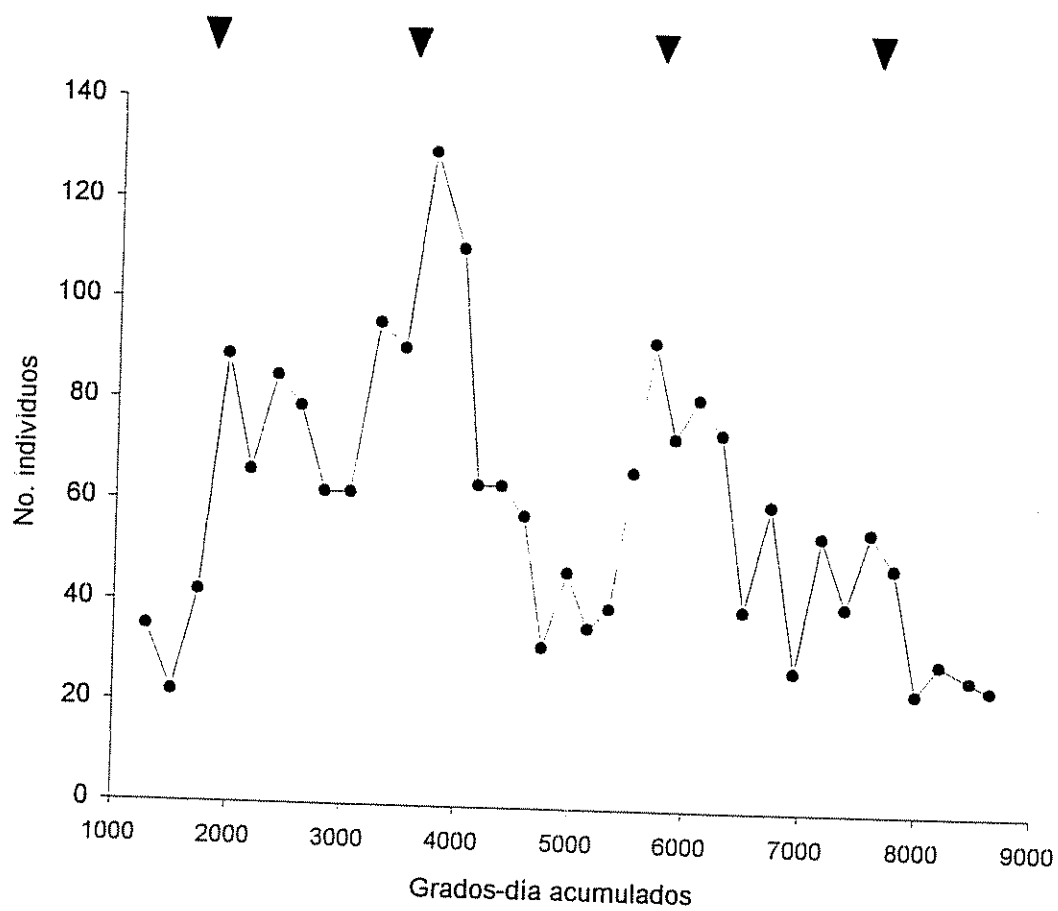


Figura 14. Picos poblacionales de *H. grandella* detectados en el campo, y su relación con la cantidad de grados-día (gd) acumulado a partir del 1° de marzo de 1998. Cada triángulo negro indica la fecha específica en que se completó la constante térmica (1881.13 gd). CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.



Cuadro 16. Predicción de los picos poblacionales de *H. grandella* detectados en el campo, según el método de grados-día (gd), para una constante térmica de 1881.132 gd. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.

Fecha muestreo	Pico poblacional (No.)	Grados-día		Desviación	
		Real	Teórico	Grados-día	Días
07/03/98	89	1954.17	1881.13	-73.04	-5
23/10/98	130	3739.67	3762.26	22.59	2
11/03/99	93	5686.55	5643.39	-43.16	-4
15/07/99	56	7581.88	7524.52	-57.36	-4

este valor equivale a casi el doble de la cantidad de grados-día necesaria para alcanzar el 50% de la población.

4.3. Caracterización del daño

4.3.1 Daño de brotes. El número de brotes de caoba atacados tendió a incrementarse conforme lo hizo la población de *H. grandella*. Hubo una tendencia hacia una relación lineal positiva ($F=16,99$, $gl= 27$, $p < 0,001$, $R^2= 0,40$) entre el número total de individuos de *H. grandella* (larvas y pupas) y el número total de brotes (secos y verdes) atacados (Fig. 15A); el grado de asociación disminuyó ($F= 9,53$, $gl= 27$, $p < 0,01$, $R^2= 0,27$) al excluir las pupas (Fig. 15B). Al omitir el número de brotes secos atacados, tanto el número total de individuos (Fig. 16A) como el de larvas (Fig. 16B) mostraron relaciones con tendencias también lineales y positivas con el número de brotes verdes atacados, con un grado de asociación muy cercano, de ($F= 29,98$, $gl= 27$, $p < 0,0001$, $R^2=0,54$) y ($F= 24,42$, $gl= 27$, $p < 0,0001$, $R^2=0,49$) respectivamente.

Sin embargo, el patrón se invirtió al considerar solamente el número de brotes intactos, pues tanto el número total de individuos (Fig. 17A) como el de larvas (Fig. 17B) mostraron tendencia hacia una relación negativa y cuadrática con dichos brotes, con un grado de asociación casi similar ($R^2= 0,24$ y $0,26$, respectivamente)

Puesto que las pupas halladas en el campo se localizaron en los brotes viejos, se relacionó su cantidad con la de brotes secos y se obtuvo una tendencia hacia una relación lineal positiva ($F= 4,96$, $gl= 27$, $p < 0,05$, $R^2= 0,16$) (Fig. 18).

Por su parte, la relación entre el número de brotes verdes disponibles y el de brotes verdes atacados fue de tipo cuadrático negativo (Fig. 19), con un grado de asociación bajo ($R^2=0,27$). No obstante, puesto que la parcela de caoba estudiada contenía árboles de tres diferentes edades, los datos de daño se segregaron por etapa. En realidad, hubo diferencias entre dichas etapas, en varios de los aspectos analizados. En primer lugar, la población de *H. grandella*

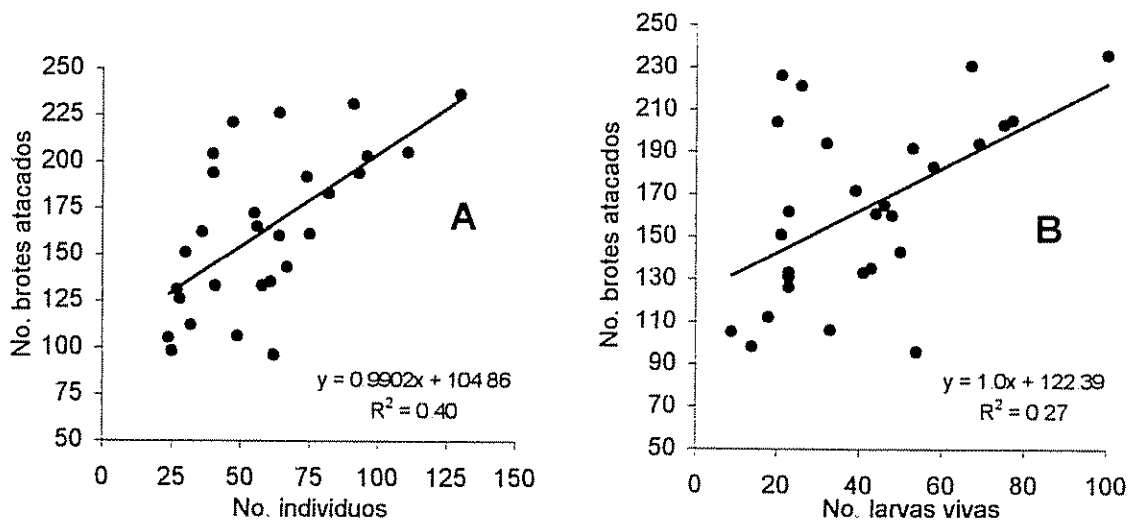


Figura 15. Líneas de regresión para el número de brotes de caoba atacados y el de individuos (A) y el de larvas vivas (B) de *H. grandella* recolectados en el campo, quincenalmente. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.

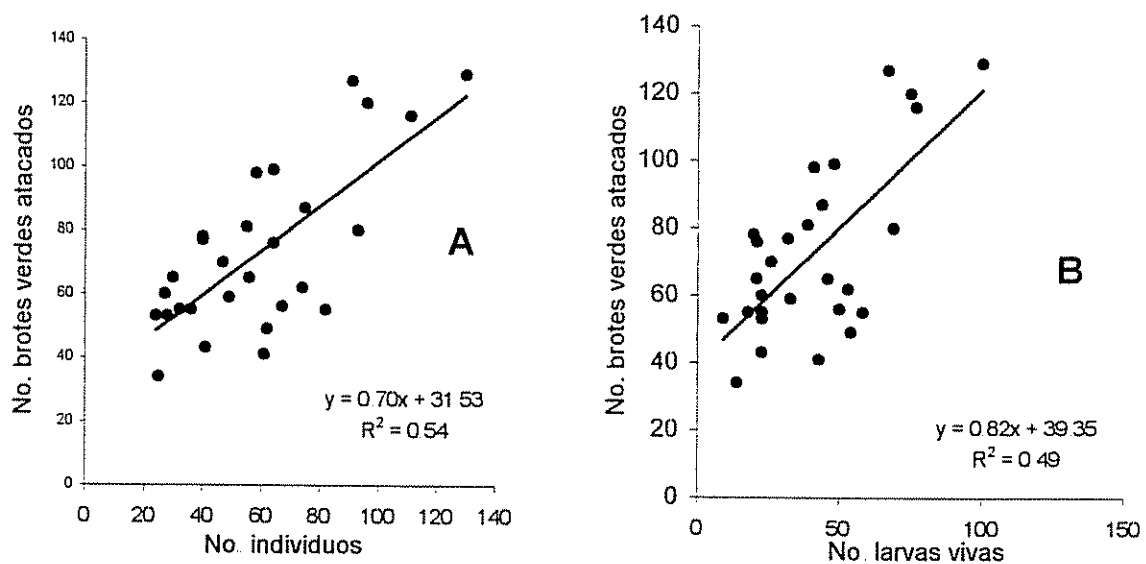


Figura 16. Líneas de regresión para el número de brotes de caoba verdes atacados, y los de individuos (A) y de larvas vivas (B) de *H. grandella* recolectados en el campo, quincenalmente. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.

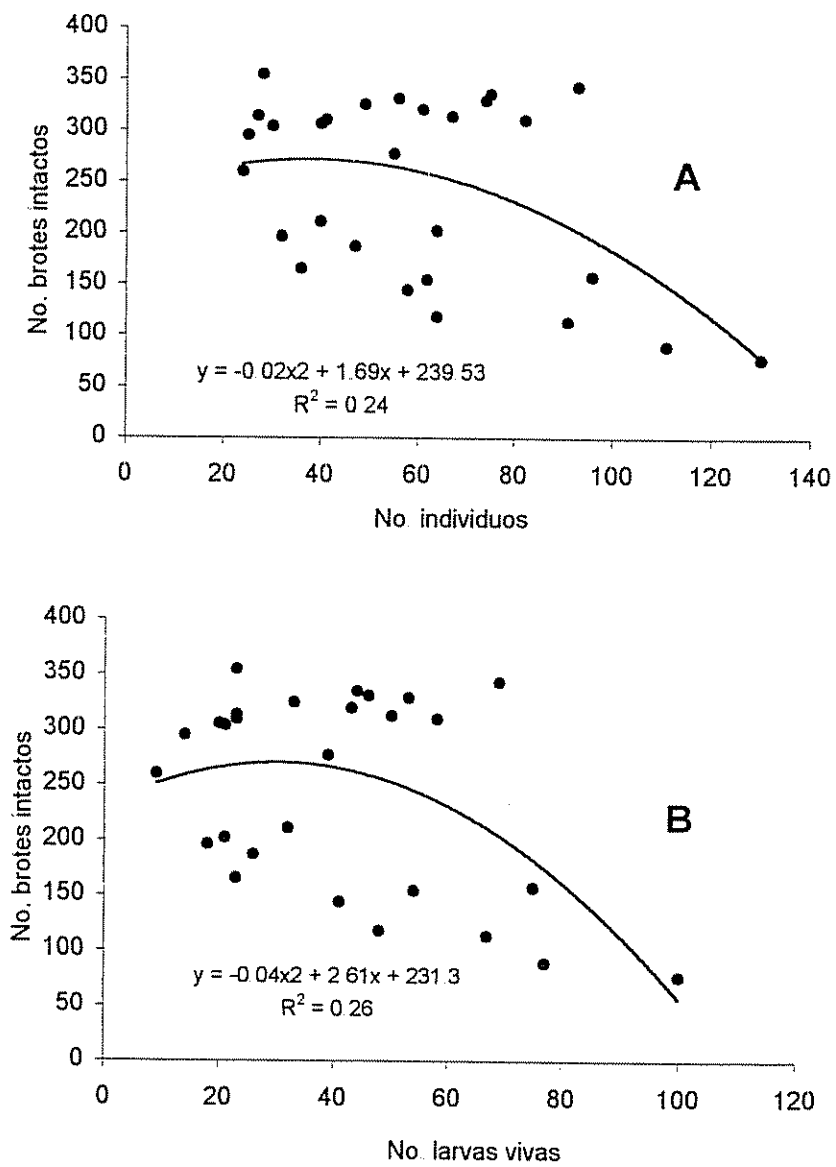


Figura 17. Líneas de regresión para el número de brotes de caoba intactos y los de individuos (A) y de larvas vivas (B) de *H. grandella* recolectados en el campo, quincenalmente. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.

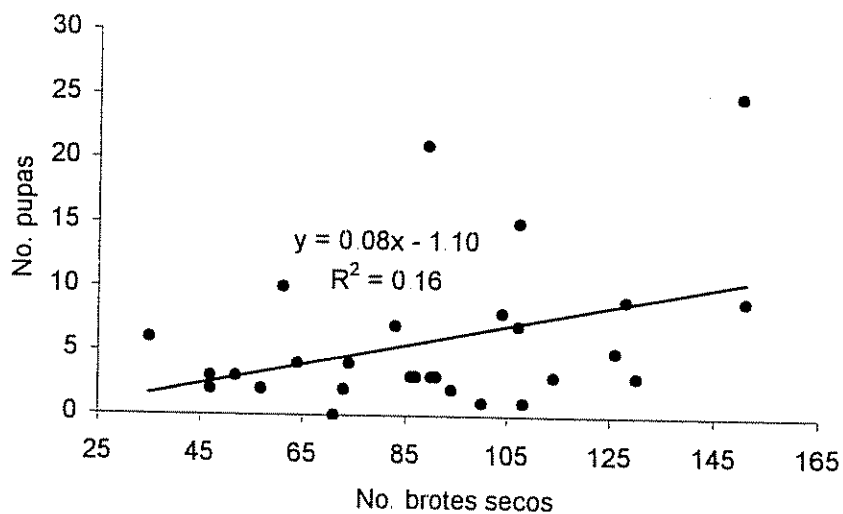


Figura 18. Línea de regresión para el número de brotes de caoba secos y el de pupas de *H. grandella* recolectados en el campo, quincenalmente. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.

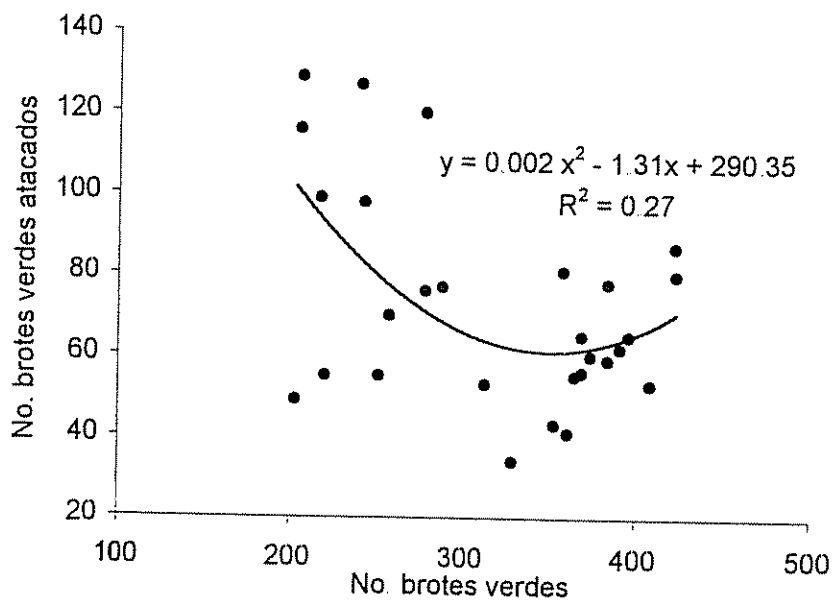


Figura 19. Línea de regresión para el número de brotes verdes atacados y el número total de brotes verdes de caoba observados en el campo, quincenalmente. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.

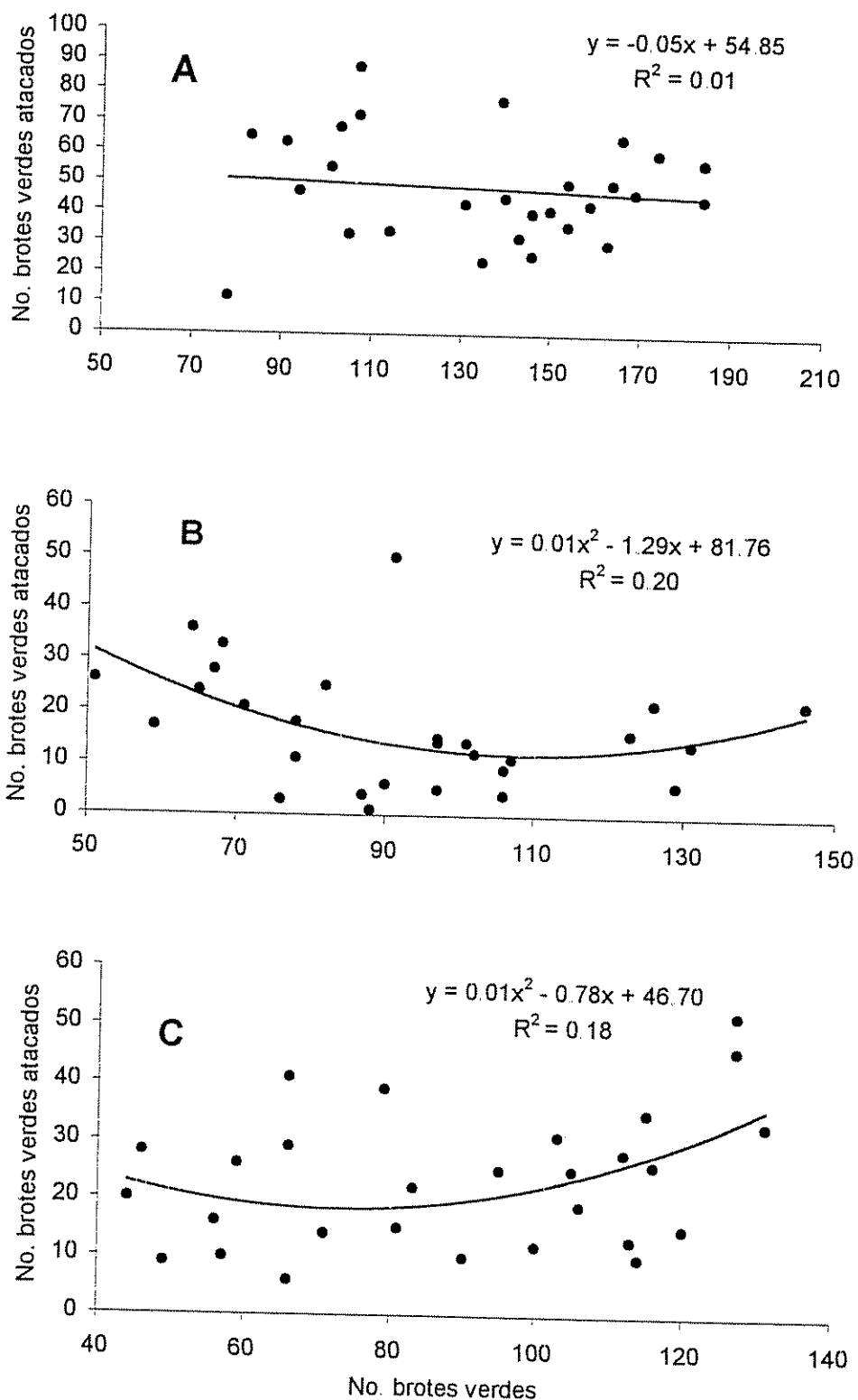


Figura 20. Líneas de regresión para el número de brotes verdes atacados y número total de brotes verdes de caoba observados en el campo, quincenalmente, en las etapas I (A), II (B) y III (C) de la plantación estudiada. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.

varió según la etapa, alcanzando cifras totales de 906, 490 y 262 individuos durante el período en estudio en las etapas I, II y III, respectivamente, durante el período de estudio. Por ejemplo, al relacionar la disponibilidad de brotes verdes con el número atacado de éstos para la etapa I, que fue la de mayor edad, no hubo relación entre estas variables (Fig. 20A), pero para las etapas II y III hubo una tendencia de tipo cuadrático (Fig. 20B, 20C), con un coeficiente de determinación casi similar ($R^2= 0,20$ y $0,18$, respectivamente).

En cuanto a la relación entre el número de individuos de *H. grandella* y el número de brotes atacados por etapas, ésta fue lineal y positiva para las tres (Fig. 21). No obstante, el grado de asociación aumentó conforme la edad disminuyó, así: etapa I ($F= 8,44$, $gl= 27$, $p < 0,01$, $R^2= 0,25$), etapa II ($F= 14$, $gl= 27$, $p < 0,001$, $R^2= 0,36$) y etapa III ($F= 27,50$, $gl= 27$, $p < 0,0001$, $R^2=0,51$), respectivamente. Sin embargo, la tendencia se invirtió al considerar solamente el número de brotes intactos, pues las relaciones fueron cuadráticas para las tres etapas, aunque negativa para las etapas I y II (Fig. 22A, 22B), y positiva para la etapa III (Fig. 22C); los coeficientes de determinación fueron de $0,29$, $0,26$ y $0,13$, respectivamente.

4.3.2 Daño en el tronco. El número de ataques al tronco se incrementó conforme aumentó el número total de brotes atacados, lo cual ocurrió de manera lineal ($F= 6,50$, $gl= 24$, $p < 0,05$, $R^2=0,22$) (Fig. 23A). Por su parte, dichos ataques disminuyeron cuando había más brotes verdes disponibles, lo cual también ocurrió de manera lineal ($F= 23,66$, $gl= 24$, $p < 0,0001$, $R^2= 0,51$) (Fig. 23B).

Asimismo, el número de dichos ataques aumentó al hacerlo la población de *H. grandella*, pues hubo una relación lineal y positiva, tanto con el número total de individuos ($F= 10,13$, $gl= 24$, $p < 0,01$, $R^2= 0,31$) (Fig. 24A) como con el de larvas vivas ($F= 5,92$, $gl= 24$, $p < 0,05$, $R^2= 0,20$) (Fig. 24B).

4.3.3 Montículos. El número de montículos producidos por *H. grandella* aumentó conforme lo hizo la población del insecto. Hubo una tendencia lineal positiva ($F= 24$, $gl= 35$, $p < 0,0001$, $R^2=0,41$) entre el número de individuos (larvas y pupas) presentes, y el número total de montículos (viejos y frescos) observado (Fig. 25). El grado de asociación se incrementó al

descartar los montículos viejos ($F= 87,17$, $gl= 35$, $p < 0,0001$, $R^2= 0,72$) (Fig. 26A), y resultó levemente menor ($F= 71,26$, $gl= 35$, $p < 0,0001$, $R^2= 0,68$) al excluir las pupas (Fig. 26B). Según la tendencia de la Fig. 25, el promedio de montículos por individuo en campo fue de 12.9 y este valor contrasta mucho con el registrado en el vivero y fue de 2.06

4.3.4 Características del daño. Esto se estudió en el invernadero, con árboles de cedro. En ninguno de los casos se encontró la cantidad de larvas colocada inicialmente, que fueron tres por árbol, y lo típico fue que se desarrollaran uno o dos individuos por árbol, para un promedio de 1,06 individuos/árbol (Cuadro 18). El número promedio de montículos por árbol fue de 2,19 y el de montículos por larva fue de 2,06 (Anexo 4).

En cuanto a la longitud o profundidad de las galerías, varió entre 1-24 cm, con un promedio de 12,37 cm. No mostró relación con la altura del árbol (Fig. 27), cuyo valor promedio fue de 72,62 cm (Cuadro 17). Sin embargo, sí hubo una relación lineal y positiva entre la profundidad de las galerías y el número de montículos ($F= 49,39$, $gl= 31$, $p < 0,0001$, $R^2=0,59$) (Fig. 28).

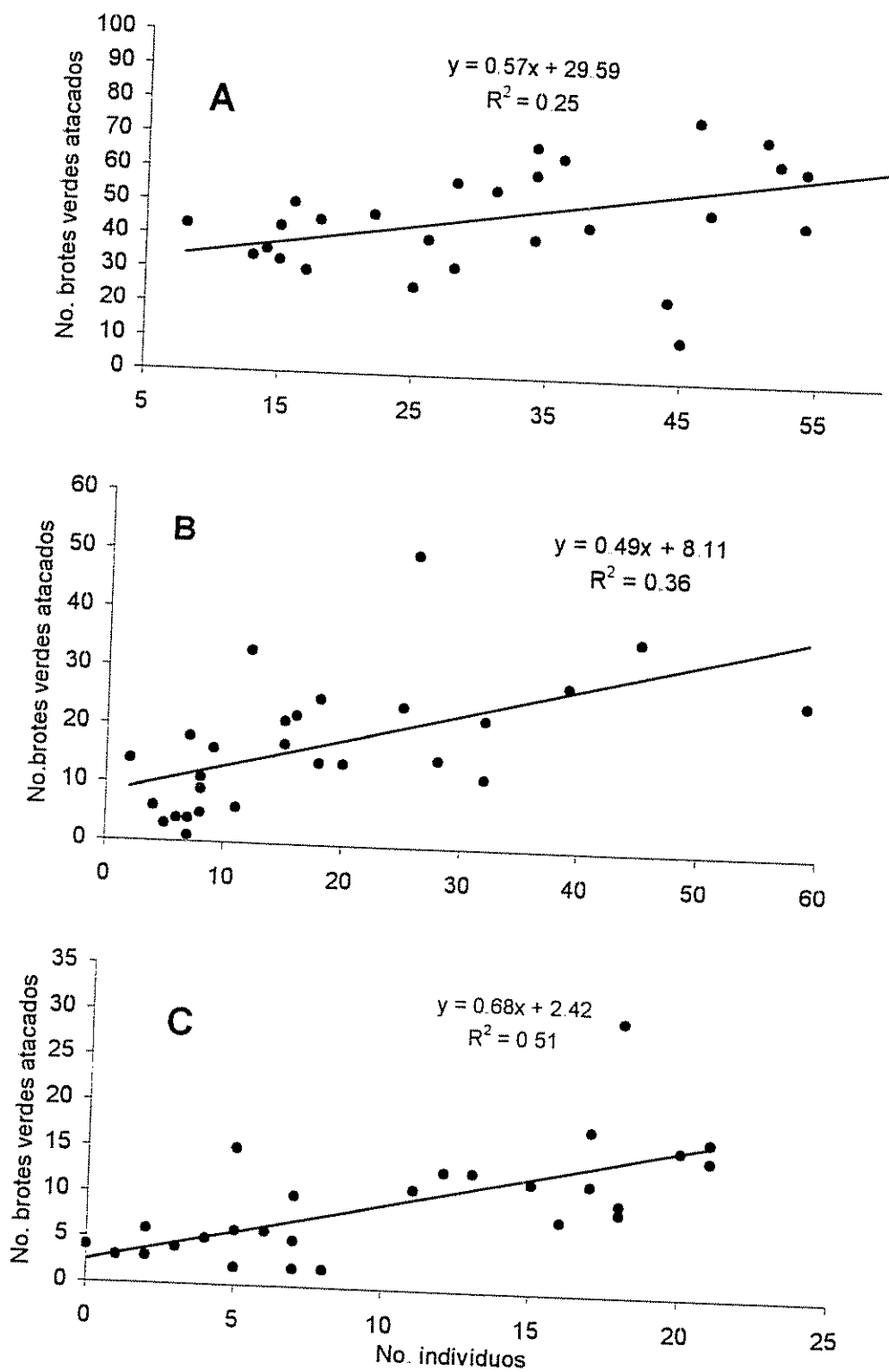


Figura 21. Líneas de regresión para el número de brotes verdes atacados y número de individuos de *H. grandella* recolectados en el campo quincenalmente, en las etapas I (A), II (B) y III (C) de la plantación de caoba estudiada. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 1998-1999.

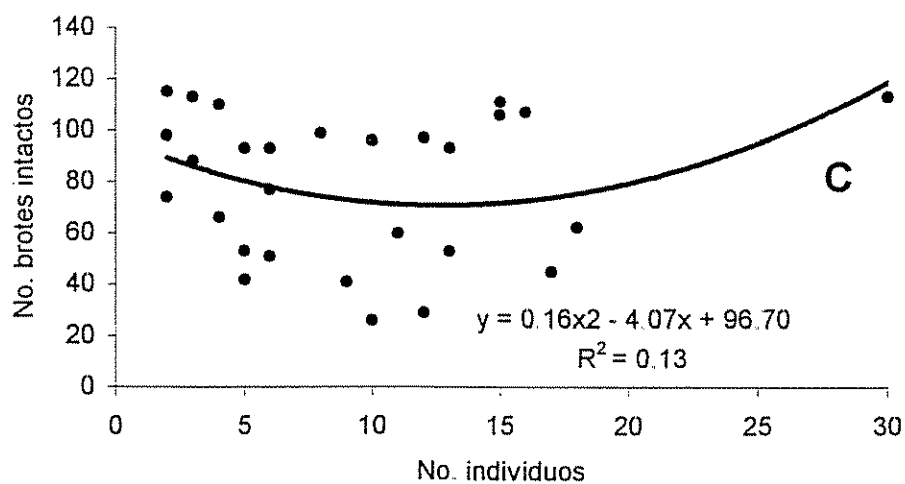
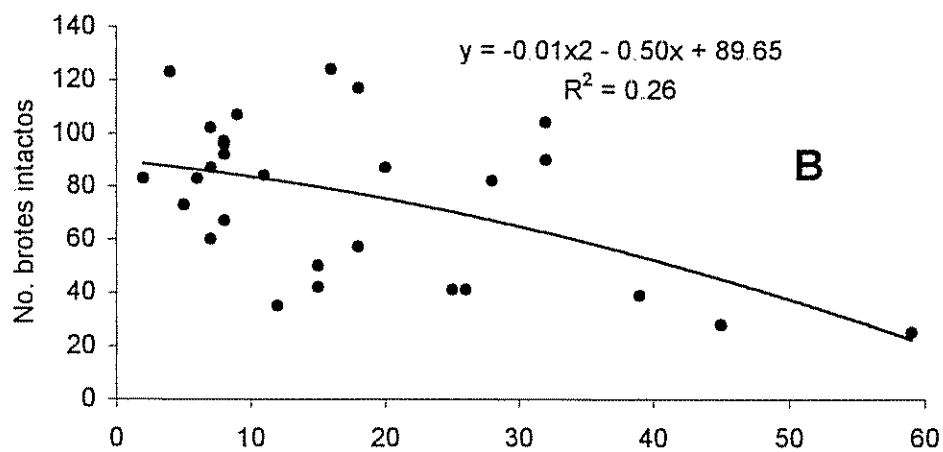
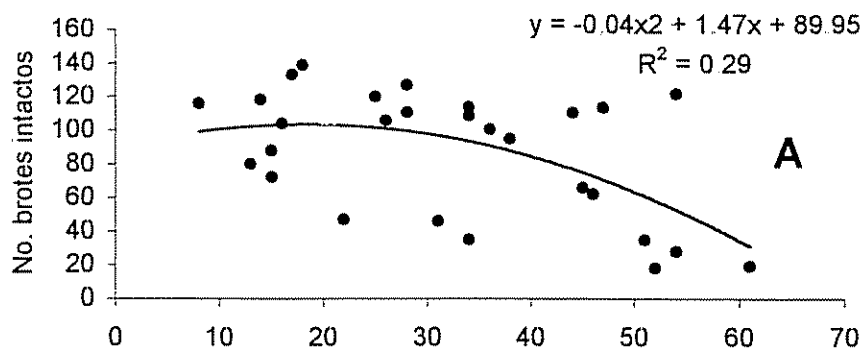


Figura 22. Líneas de regresión para el número de brotes de caoba intactos y el número de individuos de *H. grandella* recolectados en el campo, quincenalmente, en las etapas I (A), II (B) y III (C) de la plantación estudiada. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.

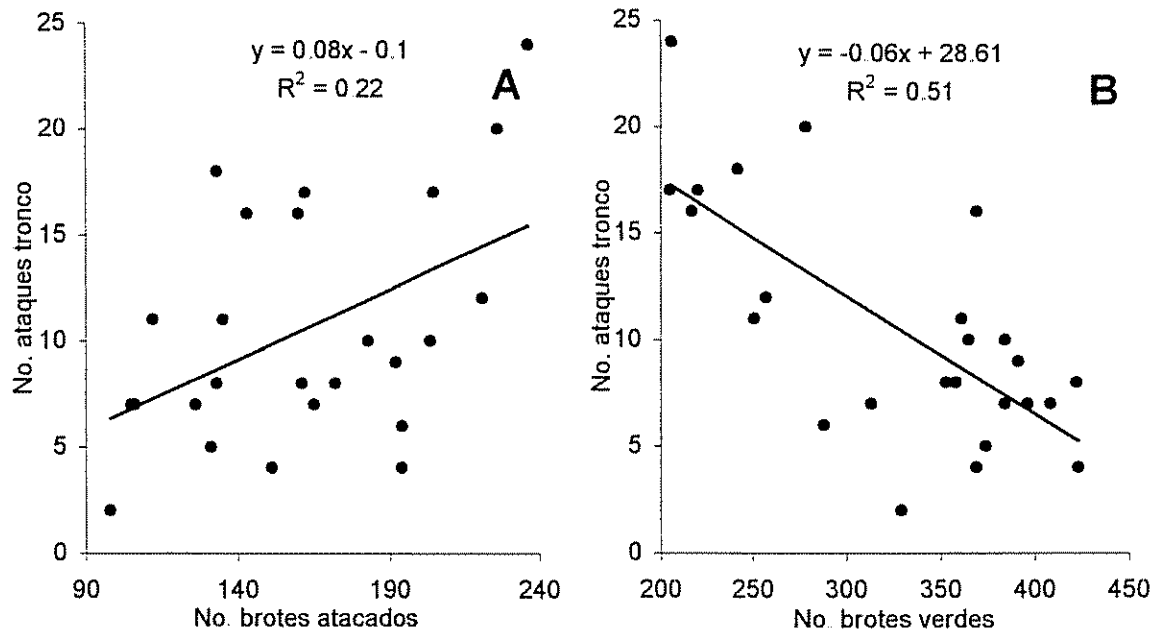


Figura 23. Líneas de regresión para el número de ataques en el tronco de los árboles de caoba, el de brotes atacados (A) y de brotes verdes (B) de caoba observados en el campo, quincenalmente. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.

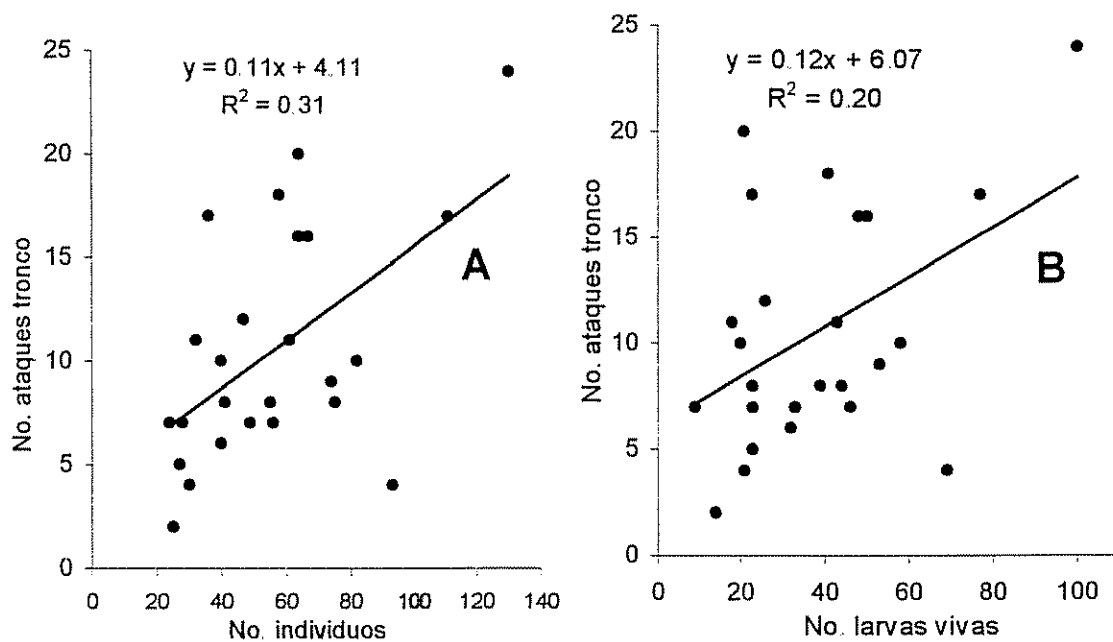


Figura 24. Líneas de regresión para el número de ataques en el tronco de los árboles de caoba, el de individuos (A) y de larvas vivas (B) de *H. grandella* recolectados en el campo, quincenalmente. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.

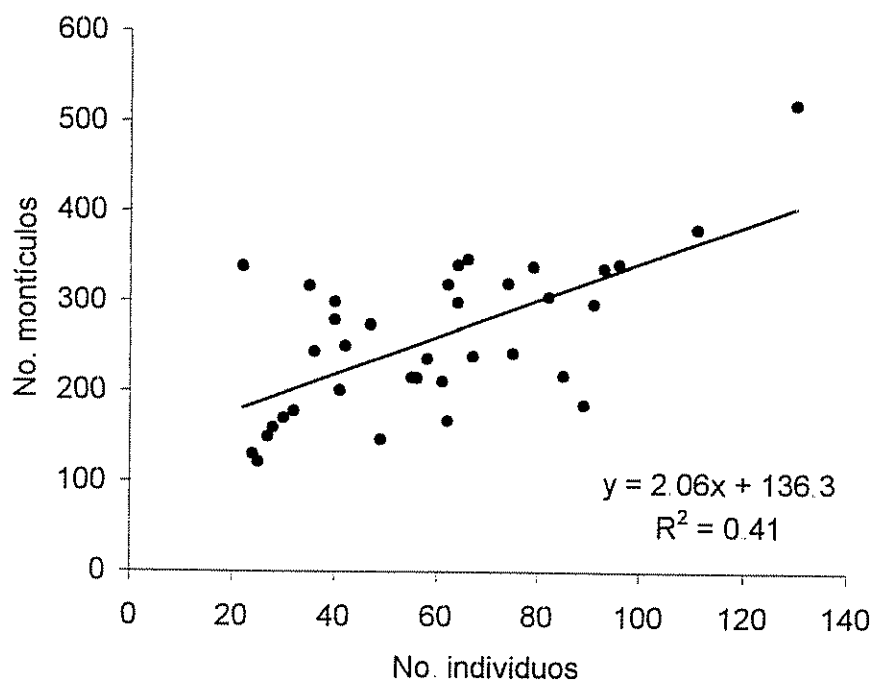


Figura 25. Línea de regresión para el número total de montículos de aserrín asociados con los brotes de caoba y el de individuos de *H. grandella* recolectados en el campo, quincenalmente CATIE, Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.

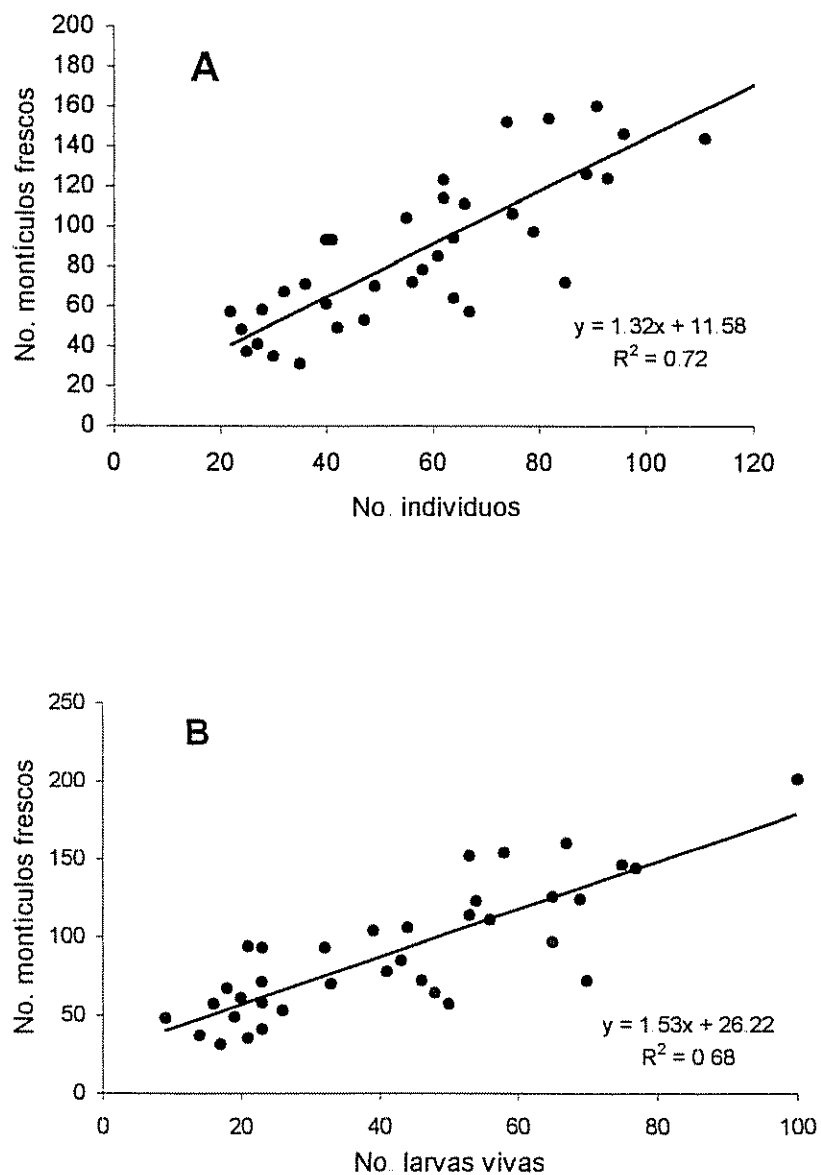


Figura 26. Líneas de regresión para el número total de montículos de aserrín frescos asociados con los brotes de caoba y el de individuos (A) y larvas vivas (B) de *H. grandella* recolectados en el campo, quincenalmente. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.

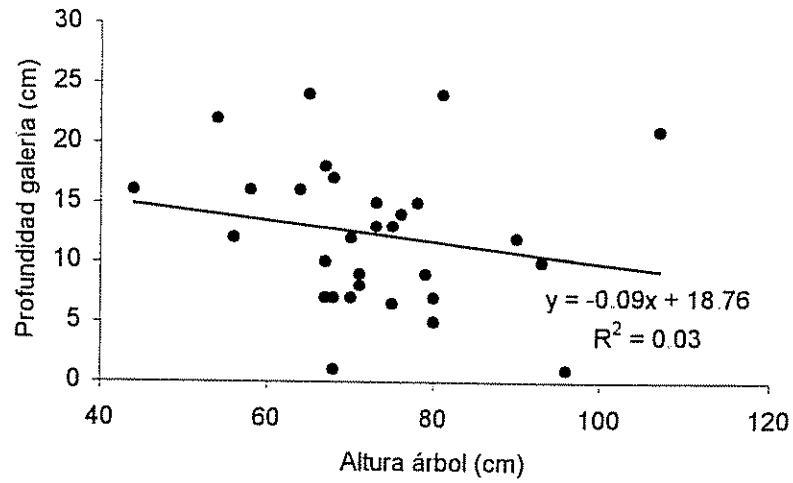


Figura 27. Línea de regresión para la profundidad de la galería construida por la larva de *H. grandella* en los brotes de cedro y la altura de los árboles, en el invernadero. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.

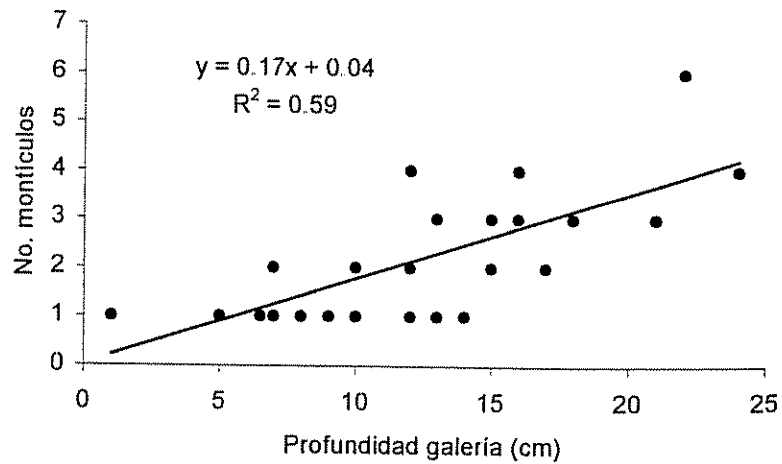


Figura 28. Línea de regresión para el número total de montículos de aserrín y la profundidad de la galería construida por la larva de *H. grandella* en los brotes de cedro, en el invernadero. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 1998-1999.

Cuadro 17. Promedios de los números de individuos de *H. grandella* y de montículos de aserrín, así como de la profundidad de la galería y la altura de los árboles de cedro, en el invernadero. CATIE. Turrialba, Costa Rica 1998-1999.

Variables	N	X \pm D.E.	Ambito
Individuos	33	1.06 \pm 0.51	1 - 2
Montículos	68	2.19 \pm 1.35	1 - 6
Profundidad galería (cm)	31	12.37 \pm 5.99	1 - 24
Altura árbol (cm)	31	72.52 \pm 12.59	44 - 107

5. DISCUSION

La información disponible acerca del ciclo de vida de *H. grandella* es poco precisa. Algunas cifras representan aproximaciones muy generales, basadas en datos de campo o de laboratorio (Ramírez-Sánchez 1964, Roovers 1971, Becker 1976, Holsten 1976) o, cuando se ha estudiado bajo condiciones controladas, se ha obtenido a una sola temperatura (Grijpma 1974). Esta situación limita sensiblemente la posibilidad de efectuar estudios comparativos entre los estadios de *H. grandella* y entre ésta y otras especies de insectos pero, sobre todo, de utilizar dicha información para predecir eventos poblacionales críticos para el manejo de esta plaga forestal.

Con la metodología de la presente investigación se corroboró el efecto determinante de la temperatura sobre el desarrollo de los estadios inmaduros, así como sobre varios procesos de los adultos de *H. grandella*, lo cual coincide con numerosos estudios realizados con otros insectos (Davidson 1944, Wigglesworth 1972, Taylor 1981, Dent 1991).

Los valores extremos para la duración del tiempo total de desarrollo fueron de 141 (15°C) y 30 días (30°C). La tasa de desarrollo fue mayor para el huevo, seguida por la pupa y la larva, lo que obedece a la larga duración de este último estadio, el cual normalmente presentó seis instares. No obstante, a las dos menores temperaturas evaluadas la larva mostró uno o dos instares adicionales, con tiempos de desarrollo muy extensos, de 22-26 días; la presencia de instares supernumerarios fue documentado parcialmente por otros autores (Ramírez-Sánchez 1964, Roovers 1971, Hidalgo-Salvatierra y Berríos 1973).

En cuanto a la pupa, la mayor brevedad de su tiempo de desarrollo, en comparación con el de las larvas, así como la mortalidad durante el estado larval, podría explicar su notoria escasez en el campo; no obstante, es posible que el principal factor explicativo sea que un alto porcentaje de las larvas empupe en el suelo, lo cual no se pudo registrar en esta investigación. Algunos autores (Tillmanns 1964, Roovers 1971) han documentado la aparición de pupas en el suelo, pero sin cuantificar su importancia.

Por otra parte, la temperatura influyó en el peso de la pupa, el cual se redujo a las temperaturas extremas (15 y 30°C). A estas temperaturas el peso no difirió entre los sexos, pero a las intermedias (20 y 25°C) la hembra pesó más que el macho, lo cual quizás obedece a la presencia de mayores reservas alimenticias en su tejido graso (Chapman 1971).

La larva no se desarrolló a temperaturas inferiores a 15°C ni superiores a 30°C. A 35°C solo los huevos completaron su desarrollo, y las larvas no pudieron convertirse en pupas; esto último se debe a que las altas temperaturas impiden el desarrollo de los insectos, ya sea por la desnaturalización de proteínas o por la acumulación de desechos tóxicos resultantes de desbalances metabólicos (Chapman 1971). Asimismo, a temperaturas bajas (12,5°C) la mortalidad del huevo fue muy alta, cercana al 100%, mientras que la del instar I fue intermedia (24-42%) a casi todas las temperaturas, excepto a 25°C, en que fue leve. Otra etapa de alta mortalidad (41-70%) se registró en la transición entre la pupa y la emergencia del adulto.

En cuanto a los adultos, hubo emergencia solamente a las temperaturas menos extremas (20, 25 y 30°C), y la tasa de emergencia aumentó al incrementarse la temperatura, posiblemente como parte de la aceleración de los procesos metabólicos en la pupa. De manera concomitante aumentó su mortalidad, por lo que ésta aconteció más rápido a las menores temperaturas.

Por su parte, las hembras no copularon a ninguna de las temperaturas, excepto a 25°C, cuando lo hicieron una sola vez, lo cual se determinó mediante la disección de su bursa copulatrix para ubicar los espermátóforos. Lara (1974) documentó que la hembra de *H. grandella* copula solamente una vez, durante lo cual el macho le inserta un solo espermátóforo. No obstante, la fecundidad aproximada obtenida fue de apenas 60 huevos, en promedio, la cual dista mucho de la cifra normal, que es de unos 200 huevos (Grijpma 1973). A 25°C, el periodo de oviposición fue relativamente corto (11 días), y a los tres días las hembras ya habían depositado la mitad de su dotación de huevos.

La explicación de estas dificultades para lograr la cópula podría ser la ausencia de corrientes de aire dentro de la cámara bioclimática. Por ejemplo, para *H. robusta* se documentó que el

viento aumenta el éxito de la cópula (Mo y Tanton 1996); en jaulas sin viento no hubo cópula, mientras que al aplicarse corrientes de aire, en forma alternada o continua en las jaulas, la frecuencia de la cópula fue alta. Aunque se desconoce el mecanismo específico mediante el cual el viento favorece la cópula, se puede hipotetizar que de alguna manera interfiere con la liberación o diseminación de la feromona producida por la hembra. Asimismo, Fasoranti (1985) demostró que el vuelo influye notoriamente sobre la cópula y la oviposición de *H. grandella*.

Es posible que la mayoría de las situaciones drásticas observadas en el desarrollo de los estadios inmaduros y en la longevidad y reproducción de los adultos de *H. grandella* no se presenten en el campo, donde la temperatura varía continuamente y hay marcados contrastes entre el día y la noche; por ejemplo, en Turrialba es común que haya diferencias de hasta 13°C entre los valores más alto (diurno) y más bajo (nocturno). La información aquí presentada se originó de estudios en cámaras bioclimáticas, a temperaturas constantes, lo cual no es representativo de lo que sucede en el campo.

Sin embargo, dicha información se utilizó con éxito para predecir los picos poblacionales de *H. grandella*, mediante el método de grados-día (Pruess 1983, University of California 1990). Así, con el cálculo de un umbral térmico inferior común para todos los estadios inmaduros (8,5°C), se obtuvo una constante térmica general (1319,90 grados-día). Aunque en realidad fue posible predecir los cuatro picos poblacionales observados durante los 16 meses de estudio, la cantidad de grados-día acumulados entre cada pico fue de 1881,13 grados-día. La discrepancia entre ambas cifras posiblemente obedece a que la primera cifra excluye la longevidad de los adultos, que no pudo estudiarse en el laboratorio por dificultades operativas, mientras que la segunda cifra incluye el ciclo de vida completo, es decir, de huevo a huevo, de adulto a adulto, etc.

Si bien la temperatura es un factor tan determinante de varios procesos fisiológicos de *H. grandella*, como el crecimiento y el desarrollo de los estadios inmaduros, así como de la emergencia y la longevidad de los adultos, el patrón de abundancia del insecto en el campo posiblemente obedeció a la interacción de múltiples factores. Así, el insecto estuvo presente en

el campo durante los 16 meses de estudio, pero tanto el tamaño de la población como la composición de edades de los estadios inmaduros (larvas y pupas) variaron notoriamente, mientras que los cuatro picos poblacionales observados mostraron diferencias en su magnitud. Esto posiblemente es el reflejo de la expresión del potencial reproductivo del insecto, en función de factores ambientales de tipo abiótico y biótico, entre los cuales la temperatura quizás fue el más crítico.

El potencial reproductivo de un insecto involucra tres factores principales, que son la fecundidad, el tiempo generacional y la proporción de sexos (Hochmut y Manso 1982). En el caso de *H. grandella*, la fecundidad no se ha estudiado detalladamente, pero a 26°C la hembra puede depositar 200 huevos, en promedio (Grijpma 1973a, Samaniego y Sterringa 1973). El tiempo generacional, o la longitud del ciclo de vida, puede variar entre 30-141 días, dependiendo de la temperatura, y la proporción de sexos casi siempre es de 1:1, como se demostró en esta investigación. En cuanto a este último factor, esta cifra fue evidente tanto en experimentos de laboratorio como en los individuos recolectados en el campo, lo cual coincide con Grijpma (1973) y Samaniego y Sterringa (1973); no obstante, Roovers (1971) halló una proporción de 2:1, a favor de las hembras.

De los factores analizados (precipitación, humedad relativa, brotes de caoba y mortalidad del insecto), los más determinantes en la abundancia de *H. grandella* fueron los de tipo biótico, es decir, la mortalidad total y la disponibilidad de brotes intactos, junto con la temperatura.

La precipitación fue importante como factor directo aparentemente, pero en realidad no lo fue. Tampoco tuvo un efecto indirecto, al favorecer la aparición de brotes en los árboles, como lo documentaron Yamazaki *et al.* (1990) en Perú. Ellos observaron que la incidencia de la plaga se incrementó fuertemente al inicio de la estación lluviosa, lo cual coincide con las observaciones de otros autores en Perú (Dourojeanni 1963), Venezuela (Tillmanns 1964) y Florida (Howard 1991). Yamazaki *et al.* (1990) atribuyen este patrón a que la abundancia de agua promueve la aparición de brotes de caoba y cedro; sin embargo, posteriormente la población declinó mucho, supuestamente debido a la interferencia de las lluvias fuertes y continuas con la cópula del insecto.

En esta investigación, la disponibilidad de brotes nuevos, intactos, mostró una relación positiva con la abundancia poblacional de *H. grandella*, pero no con la precipitación. Esto podría obedecer a que en Turrialba, por estar en la vertiente del Caribe, no hay contrastes marcados en los valores de precipitación durante las estaciones lluviosa y seca, lo cual podría favorecer la producción continua de brotes durante todo el año, sin picos tan definidos como en una zona con una marcada estacionalidad climática.

Además, hubo épocas en las que, a pesar de haber brotes nuevos, una alta proporción de ellos no fueron atacados, lo cual también fue observado por Yamazaki *et al.* (1990), pero no fue discutido a profundidad por ellos. Se desconoce la explicación de este fenómeno, aunque podría deberse a que la constitución física o química (metabolitos secundarios) de los brotes varíe dependiendo de la época del año, como se ha demostrado para algunas especies de insectos en regiones templadas (Feeny 1970); por ejemplo, el flujo de resina en la caoba podría permitir al árbol resistir mejor un ataque de *H. grandella* (Whitmore 1978).

En realidad, la incidencia de *H. grandella* fue muy alta, pues el 98% de los árboles de caoba presentes en la plantación estudiada estaban atacados a los 16 meses de iniciada esta investigación, lo cual indica que todos eran susceptibles a dicho ataque. Sin embargo, es llamativo que la relación entre la cantidad de brotes verdes y la de brotes verdes atacados fuera negativa, es decir, que al aumentar la disponibilidad de brotes nuevos no hubiera un incremento de su daño. Pero, además, dicha relación no fue lineal, sino cuadrática, lo cual no es de sencilla explicación en términos biológicos. Un factor que podría contribuir a explicar este fenómeno es la falta de homogeneidad genética en la plantación estudiada, pues ésta contenía una mezcla de diferentes proveniencias, las cuales posiblemente varíen en sus características físicas o químicas y en su respuesta al ataque de *H. grandella*.

Además, la plantación consistía en tres etapas de diferentes edades. Al segregárlas para su análisis, las relaciones entre la cantidad de brotes verdes y la de brotes verdes atacados fueron disímiles, ya que en la etapa I no tuvieron relación, mientras que en las II y III fue cuadrática. Esto podría obedecer no solamente a la edad de los árboles *per se*, sino que también a la

historia de exposición a la plaga y a la intensidad del muestreo. Es decir, por ejemplo en los árboles de la etapa III, que eran los más pequeños, la cantidad de brotes fue muy baja inicialmente, pero aumentó progresivamente durante el estudio, mientras que los árboles de la etapa I habían estado expuestos a *H. grandella* por un período más extenso, y sufrido ataques recurrentes. Además, puesto que el muestreo efectuado fue destructivo, al cortar los brotes para inspeccionarlos en el laboratorio, se indujo la formación de nuevos brotes a una tasa quizás mayor que la que ocurre de manera natural, por el daño del insecto.

Al consumir los tejidos internos de un brote, la larva de *H. grandella* necesita eliminar sus excrementos y residuos del tejido, por lo que construye montículos a lo largo del brote, y especialmente en las axilas de las "ramas" (hojas compuestas). No obstante, las larvas también pueden penetrar por las axilas (Dourojeanni 1963). Hubo una relación positiva entre la profundidad de las galerías y el número de montículos, y aunque ocasionalmente pueden aparecer hasta 11 larvas compartiendo un mismo brote, lo común es que haya solamente una. En promedio, cada larva construye dos montículos, aunque algunas pueden hacer hasta seis.

En realidad, con fines de muestreo para tomar decisiones de manejo de esta plaga, lo más sencillo y conveniente sería basarlas en la captura de adultos mediante trampas con feromonas, pero este método está en una etapa incipiente de investigación (Dr Cam Oehlschlager 1999, ChemTica, Costa Rica). Por tanto, mientras esta técnica no esté disponible, se podrían basar en recuentos de montículos frescos o de brotes atacados, más que de formas inmaduras del insecto.

Esta investigación revela que hay una relación estrecha entre el número de larvas y el número de montículos frescos y, además, este tipo de técnica evitaría hacer un muestreo destructivo. Por su parte, el número de brotes atacados parece ser un criterio menos confiable, pues la relación demostró ser menos estrecha y los ataques pudieron haberse producido con anterioridad. El número de montículos frescos encontrado en el campo fue de 12,9 por individuo y contrastó con lo que sucedió en el invernadero, donde se encontró un promedio de 2,06 montículos por individuo, lo cual podría deberse a la mortalidad a que está sometida la población del insecto en el campo.

Además de los brotes, que son la principal estructura preferida por la larva de *H. grandella* para su alimentación, ésta tiene la capacidad de atacar el tronco del árbol y consumir la corteza. Aunque este comportamiento ha sido informado por varios autores (Dourojeanni 1963, Ramírez-Sánchez 1964, Cibrián *et al.* 1995), no se había cuantificado. El número de ataques al tronco se incrementó conforme lo hicieron la población del insecto y el número total de brotes atacados, lo cual sugiere que es un fenómeno ocasional, quizás provocado por la escasez relativa de brotes intactos.

Bajo altos niveles de competencia intraespecífica, podría ser que las larvas de instares mayores emigren desde los brotes, si agotan dicho recurso; el movimiento de larvas entre brotes ha sido documentado (Tillmanns 1964). Otra posibilidad sería que, por estas circunstancias, las hembras se vieran forzadas a ovipositar en el tronco; como sustento de esta hipótesis, en una oportunidad se recolectaron siete larvas de instar 6, juntas en una sola perforación, lo cual sugiere que provenían de un grupo de huevos.

Otra estructura atacada con cierta frecuencia fue el raquis, pero la importancia de este tipo de daño no se cuantificó. Según Ramírez-Sánchez (1964), las larvas pueden alimentarse ahí por apenas unos dos días y después buscan brotes suculentos para completar su desarrollo.

Mientras que la disponibilidad de brotes favoreció al insecto, por el aporte de alimento para las larvas, la mortalidad actuó como un factor sustractivo en la regulación de la población de *H. grandella*. El nivel de mortalidad natural fue cercano al 25%, pero no está claro cuánto correspondió al efecto de los enemigos naturales. Entre éstos sobresalió *Bracon chontalensis*, que es un parasitoide exclusivo de larvas (Bennett 1976), el cual causó el 41% de la mortalidad total, pero si se comprobara que además hubo larvas muertas por la parálisis inducida por este parasitoide, su nivel de ataque correspondería al 65% de la mortalidad total.

Es evidente que los niveles de mortalidad causada por parasitoides, depredadores y entomopatógenos es insuficiente para regular la población de *H. grandella* de manera eficiente, en términos económicos. No obstante, su sola presencia indica que hay un potencial

de control biológico que podría aprovecharse para el manejo de dicha plaga, especialmente mediante una estrategia de conservación y aumento.

Por ejemplo, el hecho de que el piso de la plantación de caoba estuviera compuesta casi exclusivamente por gramíneas, que carecen de fuentes de alimento para las hembras de los parasitoides, como néctar, podría explicar las bajas poblaciones de *B. ca. chontalensis* y de las otras especies de parasitoides encontrados; es posible que todas estas especies se refugien y alimenten en malezas melíferas en las cercanías de la plantación estudiada (Ramón Mexzón 1999, Universidad de Costa Rica, com. pers.). Dicho autor ha observado a varias especies de Braconidae alimentándose en *Spermacoce laevis*, *S. latifolia* y *Chamaesyce hyssopifolia*, en Turrialba, y podría ser que algunas de estas plantas puedan actuar como fuente alimentaria para los parasitoides de *H. grandella*.

Una opción de manejo sería estudiar en detalle las posibles relaciones tróficas entre las especies de parasitoides y las plantas silvestres nativas, para fundamentar su posible propagación dentro de plantaciones comerciales de caoba, como se ha hecho para algunos cultivos perennes como la palma aceitera (*Elaeis guineensis*) y el pejibaye (*Bactris gasipaes*) en Costa Rica (Mexzón 1995). En el primer cultivo, mediante el manejo de la vegetación melífera se ha logrado reducir las poblaciones de insectos plagas entre 40 y 95% (Mexzón 1997, Mexzón y Chinchilla 1999).

Asimismo, esta opción podría favorecer, directa o indirectamente, a depredadores y a parasitoides cuyo impacto positivo no fue estudiado aquí, como los que atacan los huevos de *H. grandella*. Por ejemplo, se han documentado niveles de parasitismo de 10-40% causados por *Trichogramma* spp en Costa Rica (Grijpma 1973a, Hidalgo-Salvatierra y Madrigal 1973, Bennett 1976, Yaseen y Bennett 1972); en Turrialba, *Trichogramma* spp. son comunes en *Spermacoce laevis* y *S. latifolia* (Ramón Mexzón 1999, Universidad de Costa Rica, com. pers.) Por tanto, la siembra de algunas especies vegetales atractivas para especies de Braconidae (como *Cassia tora*, *Melanthera aspera* y *Urena lobata*) y de *Trichogramma* spp (como *M. aspera* y *Spermacoce* spp) (Mexzón 1997, Mexzón y Chinchilla 1999) podría

favorecer el crecimiento y persistencia de las poblaciones de parasitoides en las plantaciones de caoba.

En realidad, el conocimiento de los enemigos naturales de *H. grandella* y, en particular, de sus parasitoides, además de fragmentario, tiene un fuerte sesgo taxonómico y descriptivo (Ramírez-Sánchez 1964, Tillmanns 1964, Roovers 1971, Bennett y Yaseen 1972, Grijpma 1973, Bennett 1976a, 1976c, Nagarkatti 1976). Por tanto, es necesario no solamente cuantificar los niveles de parasitismo en el campo, sino que también investigar aspectos básicos de tipo biológico y ecológico, con énfasis en las relaciones tritróficas del complejo de parasitoides de *H. grandella* con su insecto hospedante y con la vegetación.

Aunque enfrentar una plaga como *H. grandella* es muy difícil, especialmente debido a su bajo umbral de daño, que es de apenas una larva por árbol, podría procurarse su manejo integrado en una concepción de tipo preventivo, tratando de diseñar un sistema de producción menos vulnerable a dicha plaga. Por tanto, además de la posible diversificación de las plantaciones con otras especies forestales (Newton *et al* 1993), se podría recurrir a otras tácticas preventivas, como la siembra de árboles de caoba o cedro tolerantes al daño del insecto (Mesén 1999) y a la conservación y aumento de sus enemigos naturales mediante la manipulación de alguna vegetación silvestre.

Asimismo, el hecho de poder predecir sus picos de abundancia mediante el método de grados-día, permitiría sincronizar la aplicación de sustancias que supriman dichos picos. Entre estas sustancias, sería preferible priorizar aquellas con efectos disuasivo o repelente (Mancebo 1998), o los insecticidas blandos y selectivos; al respecto, hay avances importantes tanto con insecticidas microbianos (Sánchez y Velázquez 1998), como con productos comerciales derivados del árbol de nim (*Azadirachta indica*) (Mancebo 1998).

6. CONCLUSIONES

- La temperatura es un factor crítico para el desarrollo de los estadios inmaduros, así como para la longevidad y reproducción de los adultos de *H. grandella*.
- En el campo, los picos de abundancia de *H. grandella* se pueden predecir mediante el método de grados-día y se presentan cada 1881 grados-día.
- *H. grandella* aparece en el campo durante todo el año, y su densidad poblacional depende especialmente de la temperatura, la disponibilidad de brotes nuevos de caoba y la mortalidad
- Entre los factores naturales de mortalidad destacó el parasitoide *Bracon ca chontalensis* (Braconidae), pero el nivel de mortalidad que causó fue muy bajo, insuficiente para evitar la alta incidencia de *H. grandella* en el campo
- La larva de *H. grandella* prefiere atacar los brotes (también se alimenta del raquis de las hojas y la corteza del tronco), pero, en ciertas épocas no consume una alta proporción de los brotes presentes en los árboles de caoba.

7. RECOMENDACIONES

- Continuar por al menos tres años la investigación sobre la abundancia poblacional de *H. grandella*, para confirmar los patrones detectados y verificar la eficacia del método de grados-día para predecir los picos poblacionales.
- Efectuar estudios comparativos sobre la abundancia poblacional de *H. grandella* en zonas de marcada estacionalidad climática, para entender mejor los patrones poblacionales de esta plaga y mejorar las recomendaciones de manejo.
- Investigar las relaciones tritróficas del complejo de parasitoides de *H. grandella* con su insecto hospedante y plantas silvestres nativas, para fundamentar la posible propagación de éstas dentro de plantaciones comerciales de caoba.
- Cuantificar, a largo plazo, los niveles de parasitismo y del impacto de depredadores generalistas (avispa, hormigas y arañas) sobre las poblaciones de *H. grandella*.
- Investigar si la ausencia de daño en muchos brotes, durante ciertas épocas de año, se debe a mecanismos defensivos del árbol contra la larva de *H. grandella*.

LITERATURA CITADA

- ANONIMO 1995. Conservation and pest management for realizing the potential of mahogany as a sustainable managed crop. Project proposal. CATIE. Submitted to International Tropical Timber Organization (ITTO). s.p.
- BASKERVILLE, G L.; EMIN, P 1969. Rapid estimation of heat accumulation from maximum and minimum temperatures. *Ecology* 50: 514-517
- BECKER, V O. 1976. Microlepidópteros asociados con *Carapa*, *Cedrela* y *Swietenia* en Costa Rica *In* Whitmore, J.L. (ed.) Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lep. Pyralidae. San José, Costa Rica. IICA Miscellaneous Publication No. 101 v. 2. p 75-101.
- BENNETT, F D. 1976a. Laboratory breeding of parasites for release against *Hypsipyla grandella* (Zeller) *In* Whitmore, J.L. (ed.) Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lep. Pyralidae. San José, Costa Rica. IICA Miscellaneous Publication No. 101. v. 3. p. 104-111
- _____ 1976b. Evaluation of the efficiency of parasites *In* Whitmore, J.L. (ed.) Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lep. Pyralidae. San José, Costa Rica. IICA Miscellaneous Publication No. 101 v. 2. p. 19-28
- _____ 1976c. A note on the parasites and on the seasonal abundance of *Hypsipyla grandella* in British Honduras *In* Whitmore, J.D. (ed.) Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lep., Pyralidae. San José, Costa Rica. IICA Miscellaneous Publication No. 101. v. 1. p. 104-111.
- BERRIOS, F.; HIDALGO-SALVATIERRA, O 1971. Susceptibilidad de la larva al hongo *Metarrhizium anisopliae* (Metch.) *In* Grijpma, P. (ed.) Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lep., Pyralidae. San José, Costa Rica. IICA Miscellaneous Publication No. 101. v. 1. p. 61-66.
- _____ 1972. Estudio de la susceptibilidad del barrenador de las Meliáceas, *Hypsipyla grandella* Zeller al hongo *Metarrhizium anisopliae* (Metchnikoff) Sorokin. Tesis Mag. Sc. IICA. Turrialba, Costa Rica. 76 p.
- CHAPMAN, R F 1971. The insects Structure and function. 2 ed. Elsevier, New York. 819 p
- CIBRIAN, D ; MENDEZ, J. T. ; CAMPOS, R.; YATES III, H. O.; FLORES, J. E. 1995. Insectos forestales de México. Universidad Autónoma de Chapingo-Comisión Forestal de América del Norte (COFAN) Chapingo-Mexico. (Publication No 6) 453 p.

- COCK, M.W. (ed.) 1985. A review of the biological control of pests in the Caribbean and Bermuda up to 1982. CIBC Technical Communication 9, Commonwealth Institute of Biological Control. 218 p.
- CORNELIUS, J.; HERNANDEZ, M.; NEWTON, A.; WATT, A. 1995. Resistance to the mahogany shootborer: Results of research at CATIE, 1990-1995. *In* Semana científica CATIE (2, 1995, Turrialba, C.R.) Resúmenes. Turrialba, C. R. CATIE. p. 92-94.
- DAVIDSON, J. 1944. On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. *Journal of Animal Ecology* 13: 26-38.
- DENT, D. 1991. Insect pest management. CAB International, United Kingdom. 604 p.
- DE SANTIS, L. 1973. Un nuevo microgasterino neotrópico (Hymenoptera, Braconidae) parásito de la larva. *In* Grijpma, P. (ed.) Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lep., Pyralidae. San José, Costa Rica. IICA Miscellaneous Publication No. 101. v. 1. p. 71-72.
- DOUROJEANNI, R. 1963. El barrenador de los brotes (*Hypsipyla grandella*) en cedro y caoba. *Agronomía (Perú)* 30 (1): 35-43.
- FASORANTI, J.O. 1985. Influence of flight on the mating behavior of the mahogany shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller) (Lepidoptera: Pyralidae). *Turrialba* 35(3): 300-302.
- FEENY, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51: 565-581.
- GARA, R.I.; ALLAN, G.; WILKINS, R.M.; WHITMORE, J.L. 1976. Comportamiento en vuelo y selección de hospedero del barrenador de las meliáceas, *Hypsipyla grandella* Zeller (Lep., Phycitidae). *In* Whitmore, J.L. (ed.) Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lep. Pyralidae. San José, Costa Rica. IICA Miscellaneous Publication No. 101. v. 2. p. 116-121.
- GRIJPMA, P. (ed.) 1973a. Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller) Lep., Pyralidae. San José, Costa Rica. IICA Miscellaneous Publication. No. 101. v. 1. 91 p.
- _____. 1973b. Observations on the egg parasite *Trichogramma semifumatum* (Perkins) (Hym. Trichogrammatidae). *In* Grijpma, P. (ed.) Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lep., Pyralidae. San José, Costa Rica. IICA Miscellaneous Publication. No. 101. v. 1. 91 p.
- GRIJPMA, P. 1974. Contribution to integrated control programme of *Hypsipyla grandella* (Zeller) in Costa Rica. Wageningen, p. 2-24.

- _____. 1976. Resistance of Meliaceae against the shoot borer *Hypsipyla*, with particular reference to *Toona ciliata* M.J. Roem. var *australis* (F.V. Muell.) C. DC. *In* Whitmore, J.D. (ed.) Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lep., Pyralidae. San José, Costa Rica. IICA Miscellaneous Publication. No. 101. v. 3 p. 90-96.
- _____; RAMALHO, R. 1973. *Toona* spp., posibles alternativas para el problema del barrenador *Hypsipyla grandella* de las Meliaceae en América Latina. *In* Grijpma, P. (ed.) Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lep., Pyralidae. San José, Costa Rica. IICA Miscellaneous Publication No. 101. v. 1. p. 3-17.
- HAGSTRUM, D.; MILLIKEN, G. 1991. Modeling differences in insect developmental times between constant and fluctuating temperatures. *Annals of the Entomological Society of America* 84 (4): 369-379.
- HIDALGO-SALVATIERRA, O. 1973. Determinación del sexo en pupas. *In* Grijpma, P. (ed.) Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). *In* Grijpma, P. (ed.) Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lep., Pyralidae. San José, Costa Rica. IICA Miscellaneous Publication No. 101. v. 1. p. 67.
- _____; MADRIGAL, L. 1973. *Trichogramma* sp. an egg parasite. *In* Grijpma, P. (ed.) Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lepidoptera: Pyralidae. San José, Costa Rica. IICA Miscellaneous Publication No. 101. v. 1. p. 49-60.
- _____; BERRIOS, F. 1973. Growth of larvae reared on a synthetic diet. *In* Grijpma, P. (ed.) Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lep., Pyralidae. San José, Costa Rica. IICA Miscellaneous Publication. No. 101. v. 1. p. 77-80.
- HIGLEY, L.; PEDIGO, L.; OSTLIE, K. 1986. DEGDAY: A program for calculating degree-days, and assumptions behind the degree-day approach. *Environmental Entomology* 15 (5): 1999-1005.
- HOCHMUT, R.; MILAN, D. 1982. Protección contra las plagas forestales en Cuba. Editorial Científico-Técnica. La Habana, Cuba. 290 p.

- HOLSTEN, E. 1977. Mating behavior of the mahogany shootborer, *Hypsipyla grandella* (Zeller) (Lepidoptera: Pyralidae), in Costa Rica. Ph.D. Thesis. Seattle, University of Washington. 146 p.
- HOWARD, F. W. 1991. Seasonal incidence of shoot infestation by mahogany shoot borer (Lepidoptera: Phycitidae) in Florida. *Florida Entomologist* 74: 150-151.
- HOWE, R.W. 1967. Temperature effects on embryonic development in insects. *Annual Review of Entomology* 12: 15-42.
- JIMENEZ, F. 1973. Estudio comparativo de patogenicidad de diferentes variedades del *Bacillus thuringiensis* en larvas del primer instar de *Hypsipyla grandella* (Zeller). Tesis Ing. Agr., Universidad de Costa Rica, Costa Rica. 58 p.
- _____. 1994. Resumen acumulado de datos agroclimáticos. CATIE. Turrialba, Costa Rica s.p. (Mimeografiado).
- LARA, L. 1974. Algunos aspectos en la biología, desarrollo y reproducción de *Hypsipyla grandella* (Zeller) (Lepidoptera: Pyralidae) en condiciones de laboratorio. M.Sc. Thesis. Seattle, University of Washington. 77 p.
- LECUONA, R.E. 1996. Microorganismos patógenos empleados en el control microbiano de insectos plagas. Buenos Aires, Argentina. Talleres Gráfico Mariano Mas. 338 p.
- MANCEBO, F. 1998. Efectos de extractos vegetales sobre la alimentación y el desarrollo de larvas de *Hypsipyla grandella* (Zeller). Tesis Mag. Sci. Turrialba, Costa Rica. CATIE 83 p.
- MESEN, F. 1999. Avances en el mejoramiento genético de meliáceas con referencia especial a América Central. *In* Consulta Mesoamericana sobre Conservación de Recursos Genéticos Forestales, con Énfasis Especial en Meliáceas. REDCA. San Salvador, El Salvador. 19 p. (Manuscrito).
- MEXZON, R.G. 1995. El control natural de los artrópodos perjudiciales en pejobaye. *In* García J., Fuentes G. y Monge-Nájera, J. (eds). Opciones al uso unilateral de plaguicidas en Costa Rica. v. II. p. 157-164.
- MO, J.; TANTON, T. 1996. Diel activity pattern and effects of wind on the mating success of cedar tip moth, *Hypsipyla robusta* Moore (Lepidoptera: Pyralidae). *Australian Forestry* 59(1): 42-45.
- NAGARKATTI, S. 1976. A new species of *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) from Costa Rica. *In* Whitmore, J.L. (ed). Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lep., Pyralidae. San José, Costa Rica. IICA Miscellaneous Publication No. 101 v. 2. p. 11-13.

- * NEWTON, A C.; BAKER, P.; RAMNARINE, S.; MESEN, J. F.; LEAKEY, R.R.B. 1993. The mahogany shoot borer: Prospects for control. *Forest Ecology and Management* 57: 301-328.
- * _____; CORNELIUS, J.P.; MESEN, J.F.; COREA, E.A. Y WATT, A.D. 1998. Variation in attack by the mahogany shoot borer, *Hypsipyla grandella*. (Lepidoptera: Pyralidae), in relation to host growth and phenology. *Bulletin of Entomological Research* 88: 319-326.
- NICKLE, W.; GRIJMA, P. 1976. *Hexameris albicans* (Siebold) (Nematoda: Mermithidae) a parasite of the larva. *In* Whitmore, J.L. (ed.) Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lep., Pyralidae. San José, Costa Rica. IICA Miscellaneous Publication No. 101. v. 2. p. 70-74
- * PATIÑO, F. 1997. Recursos genéticos de *Swietenia* y *Cedrela* en los neotrópicos: Propuestas para acciones coordinadas. Roma, Italia, FAO. 58 p.
- PRUESS, K.P. 1983. Day-degree methods for pest management. *Environmental Entomology* 12(3): 613-619
- RAMÍREZ-SANCHEZ, J. 1964. Investigación preliminar sobre biología, ecología y control de *Hypsipyla grandella*. Boletín Instituto Forestal Latino Americano de Investigación y Capacitación No. 16: 33-37.
- RAO, V. P.; BENNETT, F. D. 1969. Possibilities of biological control of the meliaceous shoot-borer *Hypsipyla* spp. (Lepidoptera: Phycitidae). Commonwealth Institute of Biological Control Technical Bulletin 12: 61-81.
- ROOVER, M. 1971. Observaciones sobre el ciclo de vida de *Hypsipyla grandella* Zeller en Barinitas, Venezuela. Boletín Instituto Forestal Latino Americano de Investigación y Capacitación. No. 38: 3-46.
- SAMANIEGO, A.; STERLING, J.T. 1976. Un nuevo método para obtener oviposición en cautividad. *In* Whitmore, J.L. (ed.) Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lep., Pyralidae. San José, Costa Rica. IICA Miscellaneous Publication No. 101). v. 2. p. 47-49
- SANCHEZ, V.; VELAZQUEZ, C. 1998. Microorganismos para controlar el barrenador de brotes del cedro rojo y caoba. Folleto Técnico No. 25. INIFAP Campo Experimental El Palmar. Oaxaca, México. 14 p.
- SHANNON, P.J.; VARGAS, C.; CUBILLO, D.; HILJE, L.; WA MASABO, M.A.; SANABRIA, G. 1997. Actividad biológica de hombre grande (*Quassia amara*) sobre *Hypsipyla grandella* (Lep.: Pyralidae). 8 p. (manuscrito)

- SLIWA, D.; BECKER, V. 1976. Observations on emergence and mating of adult in captivity. *In* Whitmore, J.L. (ed.) Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lep., Pyralidae. San José, Costa Rica. IICA Miscellaneous Publication No. 101. v. 2. p. 42-46
- SPEIGHT, M.R. 1996. Forest pests in the tropics: Current status and future threats. *In* Watt, A.D., Stork, N.E., and Hunter, M.D. (eds.) Forest and insects. London. Chapman & Hall, p. 207-227.
- * TAYLOR, F. 1981. Ecology and evolution of physiological time in insects. *American Naturalist* 117: 1-23.
- _____ 1982. Sensitivity of physiological time in arthropods to variation of its parameters. *Environmental Entomology* 11(3): 573-577
- * TILLMANN, H. 1964. Apuntes bibliográficos sobre *Hypsipyla grandella* Zeller. Boletín Instituto Forestal Latino Americano de Investigación y Capacitación No. 14: 82-92.
- TOSI, J. 1969. Mapa ecológico de la República de Costa Rica, según la clasificación de zonas de vida del mundo de L.R. Holdridge. San José, Costa Rica, Centro Científico Tropical.
- UNIVERSITY OF CALIFORNIA. 1990. DDU (Degree-Day Utility). User's guide. Version 2.0. UC IPM Publ. 9. California.
- WHITMORE, J.L. (ed.) 1976a. Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lep., Pyralidae. San José, Costa Rica. IICA Miscellaneous Publication No. 101. v. 2. 139 p.
- _____ (ed.) 1976b. Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). Lep., Pyralidae. San José, Costa Rica. IICA Miscellaneous Publication No. 101. v. 3. 116 p.
- WIGGLESWORTH, V.J. 1972. The principles of insect physiology. 7 ed. London. Chapman & Hall. 827 p.
- WORNER, S. 1988. Evaluation of diurnal temperature model and thermal summation in New Zealand. *Journal of Economic Entomology* 81(1): 9-13.
- * YAMAZAKI, S.; TAKETANI, A.; FUJITA, K.; VASQUES, C.; IKEDA, T. 1990. Ecology of *Hypsipyla grandella* and its seasonal changes in population density in Peruvian Amazon forest. *Japan Agricultural Research Quarterly* 24: 149-155.
- YASEEN, M. 1984. A further note on the introduction of *Hypsipyla* parasites in Trinidad, West Indies. *Turrialba* 34(2): 247-249
- YASEEN, M. y BENNETT, F.D. 1972. Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller) (Lepidoptera: Pyralidae). Methods for breeding parasites for release against *Hypsipyla* spp. in Latin America. *Turrialba* 22(4): 463-467

ANEXO

Anexo 2. Preparación de la dieta utilizada en la cría de *H. grandella*.
(Vargas y Shannon, inédito)

Producto	Gramos
Germen de trigo	120
Azúcar	30
Caseína	20
Agar	20
Levadura de cerveza	15
P-hidroxibenzoato metílico (MHP)	1
Colesterol	0.2
Sales de Wesson's	10
Acido sórbico	2
Semilla molida de cedro	2
Agua destilada	850 ml
Clorotetraciclina	0.3
Mezcla de vitaminas	15

Preparación:

1. Los ingredientes secos se deben mezclar bien (excepto la Clorotetraciclina y la mezcla de vitaminas).
2. Se agregan 850 ml de agua y se agita.
3. Se autoclavan por 45 minutos.
4. Se saca de la autoclave, y se homogeniza la mezcla con un espátula, hasta que se enfríe.
5. Cuando alcance menos de 65°C, se agregan la clorotetraciclina y la mezcla de vitaminas se unen con el resto de la mezcla. Se coloca en frascos porciones individuales de 5ml de dieta.

Anexo 3 Resumen de los datos de campo en árboles de caoba. CATTLE, Turrialba, Costa Rica.

Fechas	individuos	HR (%)	Prec acum	Atacados	Total	Verdes	Intactos	Mortalidad	Parasit.
22/05/99	35	92.36	137	-	-	-	-	11	-
05/06/98	22	91.13	99	-	-	-	-	3	-
19/06/98	42	95.39	151	-	-	-	-	22	-
03/07/98	89	94.96	254	-	-	-	-	21	-
17/07/98	66	95.06	241	-	-	-	-	10	-
31/07/98	85	94.17	106	-	-	-	-	12	-
14/08/98	79	94.60	122	-	-	-	-	1	-
28/08/98	62	93.30	76	-	-	-	-	7	-
11/09/98	62	92.86	117	96	250	203	154	5	1
25/09/98	96	92.49	89	203	360	277	157	14	7
09/10/98	91	93.23	99	230	344	240	113	16	3
23/10/98	130	94.27	173	236	313	206	77	15	4
09/11/98	111	94.71	210	205	294	205	89	13	7
20/11/98	64	94.12	49	228	294	205	202	18	8
04/12/98	64	95.53	139	160	428	278	118	6	3
18/12/98	58	95.71	257	133	278	217	144	11	0
31/12/98	32	95.63	95	112	308	242	144	12	2
15/01/99	47	93.88	56	223	408	251	196	12	6
29/01/99	36	92.54	39	162	327	220	187	6	4
12/02/99	40	91.49	43	194	405	288	165	7	5
26/02/99	67	93.78	94	143	456	369	211	14	5
11/03/99	93	90.08	12	194	537	423	313	21	7
25/03/99	74	91.98	141	183	521	391	343	18	11
08/04/99	82	91.64	11	217	493	365	329	15	3
22/04/99	75	92.70	193	161	496	422	335	27	10
06/05/99	40	94.08	114.5	204	510	384	306	15	8
20/05/99	61	88.54	180.2	135	455	361	320	16	6
03/06/99	28	89.91	101.5	126	481	408	355	3	0
17/06/99	50	87.88	50.9	172	449	358	277	13	9
01/07/99	41	88.81	176	133	443	353	310	15	5
15/07/99	56	86.69	68.6	165	496	396	331	9	4
29/07/99	49	89.41	105.98	106	431	384	325	14	12
12/08/99	24	89.35	235.34	105	365	313	260	6	7
26/08/99	30	86.99	119.7	151	455	369	304	4	2
09/09/99	27	87.39	151.76	131	445	374	314	4	2
23/09/99	25	87.12	217.1	98	393	329	295	7	4

Anexo 4. Resumen de los datos de ataque de *H. grandella* en cedro, en el invernadero. Turrialba, Costa Rica. 1998.

Arbol	Montículos		Individuos No.	Profundidad daño (cm)	Altura árbol (cm)
	Números	Localización			
1	4	Ambas	2	24	65
2	1	Apical	1	8	71
3	1	Apical	1	7	67
4	1	Apical	1	7	70
5	2	Ambas	2	10	93
6	1	Apical	0	5	80
7	1	Apical	1	14	76
8	3	Ambas	1	13	73
9	3	Ambas	1	16	64
10	1	Apical	0	1	68
11	4	Ambas	1	12	70
12	4	Laterales	1	16	44
13	1	Apical	1	9	79
14	2	Ambas	1	15	78
15	4	Ambas	1	16	58
16	1	Lateral	0	10	67
17	2	Ambas	1	7	80
18	1	Apical	1	9	71
19	6	Ambas	1	22	54
20	1	Apical	2	1	96
21	3	Ambas	1	18	67
22	1	Apical	1	12	90
23	3	Ambas	2	21	107
24	3	Ambas	2	16	64
25	4	Ambas	1	24	81
26	2	Ambas	1	17	68
27	1	Lateral	1	7	68
28	1	Apical	1	6.5	75
29	1	Apical	1	13	75
30	3	Ambas	1	15	73
31	2	Ambas	1	12	56
X	2.19		1.06	12.37	72.52
D.E	1.35		0.51	5.99	12.59
N	68		33	31	31
Suma	68		33	383.5	2248