

La mota blanca del guayabo, *Capulinia linarosae* Kondo & Gullan, 2016 (Hemiptera: Coccoidea: Eriococcidae). Su posible origen e incidencia en los problemas fitosanitarios de ese frutal

Guava cottony scale, *Capulinia linarosae* Kondo & Gullan, 2016
(Hemiptera: Coccoidea: Eriococcidae). Its possible origin and incidence
on fitosanitary problems of that fruit crop

Francis Geraud-Pouey & Gustavo Romay

*Unidad Técnica Fitosanitaria, Facultad de Agronomía, Universidad del Zulia.
Maracaibo 4005 Zulia, Venezuela.*

Correspondencia: Francis Geraud-Pouey: fgeraudp@gmail.com

(Recibido: 17-05-2021 / Aceptado: 27-06-2021 / En línea: 15-10-2021)

*A la memoria de Lina Rosa Chirinos-Torres
(1972-1998), querida joven colega cuyo "tiempo es
ahora una mariposa" * que seguirá revoloteando en
nuestros guayabales.*

**Silvio Rodríguez: "Mariposas".*

*A Susana Lina (2003-) y Juan Enrique (1997-)
Geraud Chirinos, quienes sintieron sus primeros
latidos de vida también entre guayabales.*

RESUMEN

El guayabo, *Psidium guajava* L. (Myrtaceae) es un frutal neotropical, con formas silvestres y cultivadas a lo largo de esa región biogeográfica, desde donde estas últimas se supone fueron expandidas por el resto de la faja tropical y subtropical del planeta a partir de tiempos coloniales. El género *Capulinia* (Hemiptera: Coccoidea: Eriococcidae), es también mayormente neotropical, conocido principalmente sobre Myrtaceae, exceptuando hasta hace casi tres décadas al género *Psidium*, entre otros. La mota blanca del guayabo (MBG), *Capulinia linarosae*, fue detectada por primera vez en 1993, en Venezuela, sobre guayabo, su único hospedero hasta ahora conocido, convirtiéndose en uno de los mayores problemas fitosanitarios de ese frutal. A pesar de su aparente monofagia, luce improbable que haya evolucionado sobre guayabo, Varias condiciones sustentan esta hipótesis. El guayabo está ampliamente distribuido geográficamente en el Neotrópico, mientras que *C. linarosae*, se le ubica en una zona muy puntual dentro de esa región; el insecto no era previamente conocido sobre el guayabo; además, resultados de subsiguientes investigaciones acerca de la relación MBG-*Psidium*, lo alejan de ese género de planta. Es probable que haya evolucionado sobre otra Myrtaceae, en una zona donde no existiera *P. guajava*. Quizás dentro de la selva amazónica venezolana, cercana de donde proviene una referencia verbal de su aparente existencia en décadas anteriores a 1993. Basado en esto, en la bioecología del insecto y la biogeografía del género *Capulinia*, intentamos aproximar el

origen de lo que constituye un caso particular en entomología agrícola. Esos conocimientos ampliarían las perspectivas de manejo de ese importante problema.

Palabras clave: Bioecología, Biogeografía, Coccoidea, Neotrópico.

ABSTRACT

Guava, *Psidium guajava* (Myrtaceae) is a Neotropical fruit crop, with wild and cultivated forms along that biogeographic region, from where the latter are supposed to have been expanded throughout the rest of the tropic and subtropic from colonial times. The genus *Capulinia* (Hemiptera: Coccoidea; Eriococcidae), is also mostly neotropical, known mainly from Myrtaceae, except until near three decades ago for the genus *Psidium*, among others. The guava cottony scale (GCS), *Capulinia linarosae*, was detected in 1993 in Venezuela on guava, its only known host so far, becoming a major phytosanitary problem for this fruit crop. Despite its apparent monophagy, it seems unlikely that it evolved on guava. Several conditions support this hypothesis. Guava is widely distributed geographically in the Neotropics, while *C. linarosae* is located in a very specific area within that region; the insect was not previously known on guava; furthermore, the results of subsequent investigations about the GCS-*Psidium* relationship, separate it from this genus of plant. It is likely that it evolved on another Myrtaceae, in an area where *P. guajava* did not exist. Perhaps within the Venezuelan Amazon jungle, close to where verbal reference has been obtained of its existence in decades prior to 1993. Based on this, in the bioecology of the insect and biogeography of the genus *Capulinia*, we try to approximate the origin of what constitutes a particular case in agricultural entomology. Such knowledge would broaden the prospects for managing this important problem.

Key words: Bioecology, Biogeography, Coccoidea, Neotropics.

PREMISA

Revisar las historias de casos relevantes de plagas agrícolas, ha servido para comprender sus orígenes y evolución, al permitir analizar la complejidad de factores que interactúan en definir esos problemas, cuyo manejo es un proceso continuamente perfectible, de acuerdo a las necesidades que se vayan planteando. La revisión de este caso está animada por una inquietante duda: ¿Dónde estaba este insecto para haber pasado desapercibido por tan largo tiempo, en el amplio territorio neotropical del guayabo, su único hospedero conocido? (Fig. 1 A).

EL CASO

La mota blanca del guayabo (MBG), *Capulinia linarosae* Kondo & Gullan, 2016, (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccoidea: Eriococcidae), única especie de ese género conocida asociada con guayaba, *Psidium guajava* L., 1753 (Myrtaceae) (García *et al.* 2016, Kondo *et al.* 2016), especie de insecto hasta entonces desconocida para la ciencia, irrumpió a principios de la década de 1990 (Cermeli y Geraud-Pouey 1997; mencionándola como *Capulinia* sp. cercana a *C. jabolicabae* von Ihering; *sensu* D.R. Miller; USDA ARS SEL) en la otrora creciente zona guayabera de la Planicie de Maracaibo, al noroeste del estado Zulia, República Bolivariana de Venezuela. A partir de entonces, *C. linarosae* llegó a convertirse en el problema entomológico más severo de ese importante frutal en el país, complican-

do considerablemente sus aspectos fitosanitarios (Chirinos & Geraud-Pouey 2011). Hasta mediados de la década de 1980, cuando en esta zona se intensificó la producción basada en selecciones de germoplasmas locales, la producción de guayaba provenía de pequeños huertos dispersos en la geografía nacional.

Cabe destacar que anteriores investigaciones acerca de la entomofauna de la guayaba en la región zuliana, no detectaron la existencia de este particular insecto fitófago (Rubio 1974; Güerere 1984). Hasta 1993, tampoco lo llegamos a observar durante nuestros extensos y frecuentes recorridos para investigación y asistencia técnica relacionada con manejo de plagas agrícolas, por buena parte de la geografía venezolana, desde 1965. Durante ese largo período, con frecuencia nos topamos con pequeños huertos de guayaba o árboles dispersos tanto en áreas agrícolas, como urbanas y hasta bosques naturales con presencia de árboles semisilvestres de guayabo. Además, durante el período 1973-1979, la Unidad Técnica Fitosanitaria de la Universidad del Zulia (UTF) bajo la dirección de José R. Labrador, como parte de estudios bioecológicos de moscas de frutas (Diptera: Tephritidae), realizó muestreos en el estado Zulia y algunas otras regiones del País, tomando notas de otros problemas entomológicos, dentro de los cuales la guayaba fue uno de los principales cultivos incluidos (Katiyar 1979). No obstante, nunca fue reportado algo parecido a la MBG. Tampoco había sido mencionada en el Manual de Entomología Agrícola de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela (FAGRO, UCV), un referente histó-

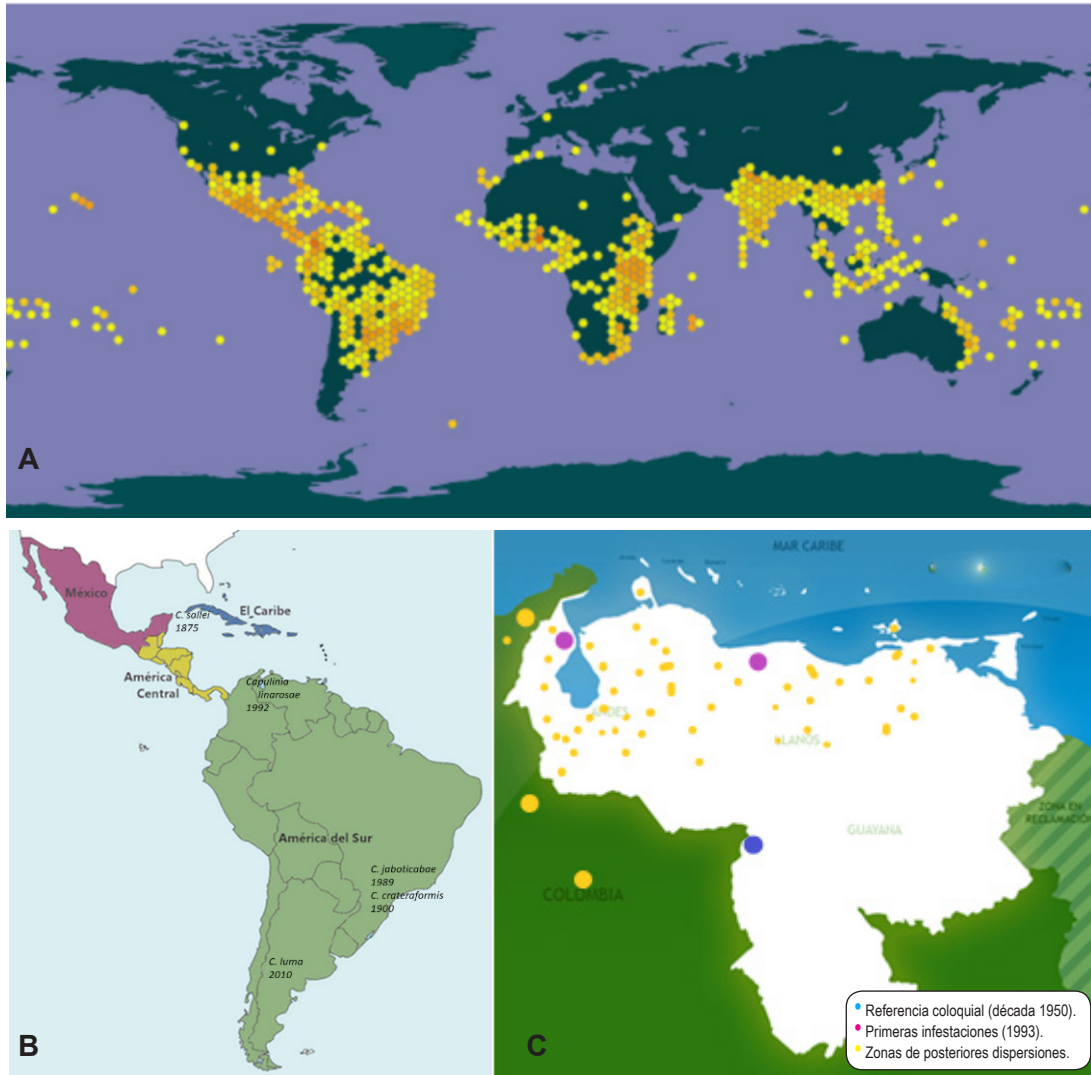


Figura 1. A. Distribución geográfica actual de *Psidium guajava* L. (tomado de gbif.org/species/5420380). B. Ubicación geográfica de las especies neotropicales del género *Capulinia* Signoret. C. Mapa señalando principales zonas de producción de guayaba y dispersión de *C. linarosae* Kondo & Gullan, en Venezuela y Colombia.

rico para el País. Esto resalta la particularidad de la “repentina” aparición de este insecto en Venezuela, país ubicado en la región central (norte de Suramérica) de la distribución geográfica de las tres especies neotropicales del género *Capulinia* Signoret, 1875, para entonces conocidas, según ha sido referido en la literatura (García *et al.* 2016, Kondo *et al.* 2016) (Fig. 1B). Aproximadamente, dos décadas después de haberla encontrado en Venezuela y estar ya distribuida en buena parte del país, hubo los primeros registros de *C. linarosae* en el norte de Colombia (2013), donde fue descrita (Kondo *et al.* 2016), y luego en Casanare y Meta (Ramos 2018), muy probablemente, dispersado desde las zonas noroccidental y suroccidental de Venezuela.

Actualmente, el género *Capulinia* comprende seis especies descritas, cinco del Neotrópico y una de Nueva Zelan-

da, todas asociadas con Myrtaceae y en un caso incluyendo otra familia (García *et al.* 2016, Kondo *et al.* 2016). Entre las neotropicales, de Norte a Sur, una es del sur de México y Cuba, *Capulinia sallei* Signoret, 1875, la especie tipo del género, recolectada sobre *Eugenia axillaris* (Sw.) Willd., 1799, *E. tuberculata* (Kunth) DC., 1828 y posteriormente en 1963 referida sobre *Muntingia calabura* (Muntingiaceae). No obstante Kondo *et al.* (2016) consideran no sustanciado a ese registro, y por lo tanto pudiera ser erróneo.

A las otras cuatro, se les conoce de Suramérica. *C. linarosae*, descubierta en Venezuela sobre *P. guajava* y posteriormente dispersada hasta parte de Colombia. De las restantes tres especies, dos son del sur de Brasil (São Paulo y Minas Gerais), *C. jaboticabae* Ihering, 1898 y *C. crateriformis* Hempel, 1900, sobre jaboticaba, *Plinia cauliflora* (DC.)

Kausel, 1956 y finalmente, *C. luma* Kondo & Gullan, 2016, de Neuquén en el borde norcentral de la Patagonia Argentina (clima templado), sobre *Luma apiculata* (DC.) Burret, 1941. La especie neozelandesa, *C. orbiculata* Hoy, 1958, ha sido recolectada sobre *Metrosideros robusta* A. Cunn., 1839 y *M. umbellata* Car., 1795 (García *et al.* 2016).

Además de *C. linarosae*, dentro de la familia Eriococcidae existen otras tres especies, en dos géneros diferentes: *Acanthococcus jorgenseni* (Morrison, 1919), *A. maximus* (Foldi & Kpzar, 2007) y *Tectococcus ovatus* Hempel, 1900, asociadas con *Psidium*, además de algunas otras mirtáceas; la segunda especie fue encontrada sobre *P. guajava* en Lagunillas, estado Mérida, Venezuela (García *et al.* 2016). Hasta el presente, a estas tres últimas especies no se les conoce mayor relevancia como problemas fitosanitarios.

Dentro del género *Capulinia*, *C. linarosae* es la especie que ha causado los mayores problemas fitosanitarios y es la más documentada (Cermeli & Geraud-Pouey 1997; Chirinos *et al.* 2017). Aún más, hasta donde conocemos, ha sido el Coccoidea causante de los mayores problemas en la fruticultura venezolana.

El artículo de Chirinos *et al.* (2017) es una detallada revisión de los avances alcanzados en la documentación de este importante problema entomológico, en gran parte producto de las investigaciones de laboratorio y campo realizadas por del Programa de Manejo Integrado de Plagas en Frutales y Hortalizas, de la Unidad Técnica Fitosanitaria, Facultad de Agronomía, la Universidad del Zulia (MIPFH-UTF, Agronomía, LUZ), en Maracaibo, estado Zulia, durante el periodo 1993-2011. No obstante, a la par que repasamos someramente los aspectos bioecológicos de este insecto, estimamos pertinente aportar a la aproximación de su posible origen geográfico, relaciones tróficas [hospederas y enemigos naturales (EN) con los cuales evolucionó, además de algunos generalistas], dispersión biogeográfica, así como su participación en los problemas fitosanitarios del guayabo, para llegar al estado actual del mismo, con sus implicaciones para el sistema de producción de este importante frutal, en lo que refiere al manejo de sus biocomunidades (Chirinos & Geraud-Pouey 2011).

Es relevante que en el caso de las otras especies de *Capulinia*, no existen menciones de EN (García *et al.* 2016, Kondo *et al.* 2016), lo que particulariza la importancia de la MBG, así como ubicar su lugar de origen y hospederas, en vista de su manejo a futuro. De igual manera, hay que considerar los potenciales riesgos que *C. linarosae* plantea como plaga cuarentenaria para las principales zonas productoras de América (México y Brasil) y otros continentes (India, Pakistán, Sudán, Egipto, Indonesia, Bangladesh, entre otros) referidas por Pereira *et al.* (2016).

CÓMO *CAPULINIA LINAROSAE* SE VOLVIÓ “PLAGA”

Este insecto, entonces inédito, fue detectado por primera vez en Venezuela, a principios de 1993, en dos localidades, la más relevante desde el punto de vista agrícola, la Planicie de Maracaibo, zona de bosque muy seco tropical (Ewel & Madriz 1968), al noroeste del estado Zulia, para entonces con unas cuatro mil hectáreas de huertos de guayabo de reciente desarrollo, principalmente de la selección local conocida como “criolla roja” (Araujo *et al.* 1997). Casi simultáneamente, fue detectado en el huerto de colección de frutales del actual Centro Nacional de Investigaciones Agrícolas y Pecuarias, Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (CENIAP-INIA), El Limón, Maracay, estado Aragua (Cermeli & Geraud-Pouey 1997).

Sin embargo, desde mediados de 1992, algunos agricultores de la Planicie de Maracaibo mencionaban la “reaparición de la escama blanca”, tal como habían denominado a *Pulvinaria urbicula* Cockerell, 1893 (Hemiptera: Coccoidea: Coccidae). Esta especie común en guayaba de esa región (Güerere 1984), a mediados de 1985 había desarrollado altas infestaciones pasajeras, formando un complejo junto con otras especies de escamas principalmente Coccidae y Diaspididae, en varios huertos de guayaba de la Planicie de Maracaibo, a consecuencia de desbalances en el Control Biológico natural (CBn = el que ocurre sin intervención humana) por uso inadecuado de insecticidas intentando controlar al trips de la guayaba, *Liothrips similis* Bagnall, 1910 (Thysanoptera: Phlaeothripidae) (especie mencionada en: Camacho *et al.* 2002), el cual no lo ameritaba por el poco daño que causa. En esa oportunidad, inspeccionamos dos huertos afectados durante varios meses, donde recién habían suspendido las continuas aspersiones de insecticidas por ya considerarlas ineficaces. Durante esas inspecciones, observamos una apreciable diversidad y abundancia de EN atacando a ese complejo de escamas, incluyendo signos de parasitismo y presencia de adultos de varias especies de pequeñas avispa parasitoides (Hymenoptera: Chalcidoidea) y depredadores (Coleoptera: Coccinellidae, Neuroptera: Chrysopidae y otros). Recomendamos solo recuperar el buen estado de las plantas mediante riego y fertilización adecuada. A partir de entonces, las infestaciones disminuyeron, manteniéndose luego a niveles casi imperceptibles (F. Geraud-Pouey, información no publicada).

En vista de la persistencia y aumento del nuevo problema entomológico, a mediados de 1993 obtuvimos muestras de ramas de guayabo infestadas, provenientes de algunas fincas y nos percatamos que se trataba de una especie de Coccoidea para nosotros desconocida. Por in-

intermediación de J. E. Peña (UF/IFAS, Homestead, Florida, EE.UU.), muestra del insecto tomada en la granja La Yaguara I (sector La Loma, municipio Mara, estado Zulia; fecha 13/vi/1994), fue inicialmente identificada por D. R. Miller (USDA ARS SEL), como una posible nueva especie del género *Capulinia* (Hemiptera: Coccoidea: Eriococcidae) cercana a *C. jaboticabae* von Ihering (Cermeli & Geraud-Pouey 1997).

Sin conocer el origen de este nuevo insecto, poco después, tuvimos referencia verbal por el Profesor Manuel Suzzarini (FHE de LUZ), oriundo de Puerto Ayacucho, estado Amazonas, en la margen Este del Río Orinoco, de su aparente existencia en guayabos caseros de esa zona, en la década de 1950. Según el Prof. Suzzarini, esporádicamente se formaban “algunos parches de pelusa blanca” en los

troncos y ramas gruesas de algunos de esos árboles, sobre las cuales cuando niños, al subirse y pisarlas, se resbalaban dejando una “baba amarillenta”. Esto coincide con insectos aplastados en colonias de MBG o algún otro parecido.

Haciendo retrospectiva, aquellas eventuales moderadas infestaciones (solo “parches”) en Puerto Ayacucho, de haberse tratado de la misma especie, contrastaban con las altísimas infestaciones desarrolladas cuatro décadas después y mantenidas durante los primeros tres años de colonizados los huertos de la Planicie de Maracaibo (árboles completamente blancos, cubiertos por densas colonias del insecto desde el pie hasta las ramas periféricas de la copa) (Fig. 2A, B, C y D).

Este tipo de violentas infestaciones, suelen ocurrir cuando un insecto con alta capacidad reproductiva, sobrepasa



Figura 2. Infestaciones por *Capulinia linearosae* en guayabo. A. Huerto fuertemente infestado. B. colonia de *C. linearosae* cubriendo ramas de guayaba. C. detalle del daño en tejido subcortical. Granja La Yaguara I, sector Las Lomas, municipio Mara, estado Zulia, Venezuela. Abril 1993. D. Rama periférica infestada. E. Frutos infestados. Fotos: F. Geraud-Pouey (A-D) y Jhonael Ramos (E). Valle de la Pascua, municipio Infante, estado Guárico. Septiembre 2020.

barreras geográficas generalmente movilizado por humanos y coloniza nuevas zonas, dejando atrás en su lugar de origen a sus EN más específicos y efectivos en regular sus poblaciones, donde generalmente estos suelen mantenerlas a niveles poco perceptibles. Esto, fue posteriormente explicado, al demostrar la gran capacidad reproductiva de *C. linarosae* y consecuente potencial para aumentar sus poblaciones sobre guayabo, así como falta inicial de EN suficientemente específicos y efectivos, siendo especialmente notoria la ausencia de parasitoides. Ambas situaciones fueron corroboradas por subsiguientes estudios de campo y laboratorio (Geraud-Pouey & Chirinos 1999, Chirinos-Torres *et al.* 2000, Geraud-Pouey *et al.* 2001 a-b, Chirinos *et al.* 2003, 2004, 2006).

TAXONOMÍA DE LA MBG

La MBG, es un insecto (Clase: Insecta); del orden Hemiptera; Suborden: Sternorrhyncha; Superfamilia Coccoidea; Familia Eriococcidae; Genero: *Capulinia*; especie: *C. linarosae* Kondo & Gullan, 2016 (Kondo *et al.* 2016).

BIOLOGÍA DE LA MBG

La información que sigue, en parte resume lo detallado en investigaciones previas (Chirinos *et al.* 2003, 2004). Los Hemiptera son insectos de metamorfosis gradual o paurometábolos, cuyas fases juveniles generalmente son chupadores igual que los adultos. En *C. linarosae*, la repro-

ducción es bisexual y ovípara. La figura 3A representa su ciclo de vida y la 3B las características morfológicas externas de ninfas a lo largo del desarrollo y adultos, para ambos sexos. Después de apareada con un macho, la hembra comienza a producir los huevos acumulándolos entre los finos filamentos cerosos encrespados de la parte posterior de la mota que cubre su cuerpo, constituyendo una especie de “saco de huevos” (Fig. 4B). Al completarse el desarrollo embrionario (8 días), los huevos eclosionan y emergen las ninfas de primer estadio (N1), en las cuales macho y hembra no muestran apreciables diferencias externas, poseen los tres pares de patas, un par de cortas antenas y dos filamentos caudales cerosos. Al igual que en la mayoría de los Coccoidea (Gullan & Kosztarab 1997), la N1, constituyen el único estadio con capacidad propia de dispersión de la especie, aunque solo se puede movilizar por cortas distancias sobre la planta, lo cual limita su dispersión, de no ser trasladada por otros medios. Generalmente se ubican muy cerca de la colonia de donde emergieron. En caso de tratarse de tallos y ramas, tienden a hacerlo debajo de exfoliaciones de cortezas (típico en Myrtaceae) (Geraud-Pouey *et al.* 2001b). Seguidamente, introducen el estilete bucal y chupan savia del floema para alimentarse, fijándose así a esa superficie de corteza, al igual que sobre hojas o frutos (en depresiones de las superficies) y comienzan a producir finos filamentos cerosos encrespados a través de poros en la superficie de su cuerpo. Completada esa fase de desarrollo (8,49 ± 0,03 días), mudan a N2, los machos mantienen los tres pares de patas, demás estructuras y su capacidad de movilizarse, igualmente por muy cortas distancias.

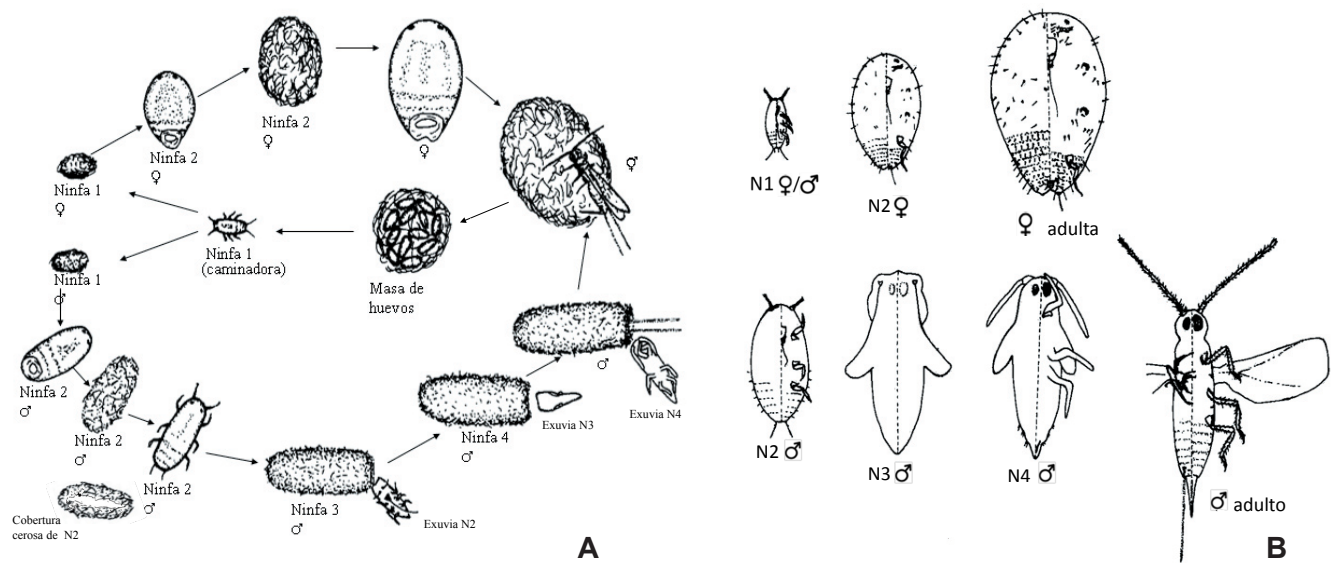


Figura 3. Ciclo de vida de *Capulinia linarosae* Kondo & Gullan. A. Secuencia de desarrollo y reproducción. B. Detalles morfológicos de las fases de desarrollo de hembras y machos (mitad izquierda vista dorsal, mitad derecha vista ventral) (Modificado de: Chirinos *et al.* 2006).

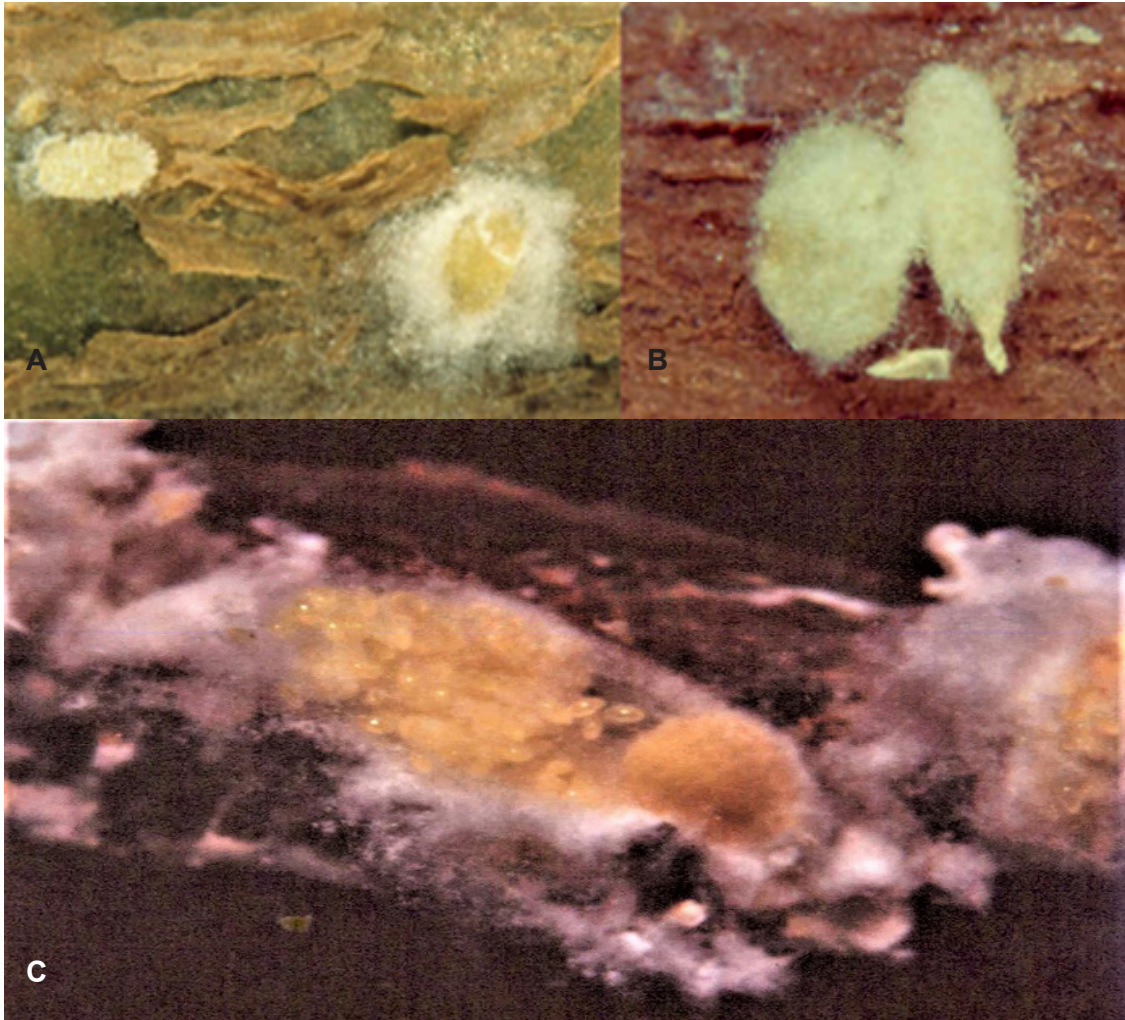


Figura 4. *Capulnia linarosae* Kondo & Gullan. A. Detalles fotográficos de N2 macho y hembra. B. hembra adulta y pupario con N4 macho. C. hembra adulta con huevos (artificialmente descubiertos de filamentos cerosos). Fotos: D. T. Chirinos (A-B), F. Geraud-Pouey (C).

Las hembras, pasan por dos estadios ninfales. Al mudar a N2 pierden los dos primeros pares de patas, manteniendo las patas posteriores (metatorácicas) sin función locomotora, el cuerpo se ensancha y se cubre de filamentos cerosos, formando una mota o copo esférico, de donde deriva su nombre común (Fig. 3A). Completada esa fase de desarrollo ($6,05 \pm 0,03$ días), la N2 hembra muda su integumento y se convierte en hembra adulta, cuyo nuevo integumento igualmente se cubre de filamentos cerosos, excepto en la parte posterior del abdomen, la cual levanta aparentemente para exponerlas y atraer machos posiblemente mediante feromonas sexuales. La atracción de machos por la hembra mediante feromonas, ha sido referida en otras familias de Coccoidea (Gullan & Kosztarab 1997). Después del apareamiento, inicia la producción de filamentos cerosos en la parte caudal de su cuerpo, entre cuya maraña retiene los huevos que va poniendo (Fig. 4B y 4C). En promedio, una

hembra llega a producir alrededor de 2.500 huevos, durante un período de ovipostura de unos 38 días, de los aproximadamente 47 días que sobrevive como hembra adulta. En total, la hembra tarda unos 23 días para desarrollarse desde inicio de la embriogénesis (huevos recién puestos), hasta mudar a adulta (imago).

A diferencia de la hembra, el desarrollo ninfal del macho pasa por cuatro estadios, sin reducir el número de patas, aunque su movilidad sigue siendo muy limitada, manteniéndose alrededor de las hembras. La N2 macho inicialmente se parece mucho a la N1, pero el cuerpo tiende a alargarse cubriéndose de una cerosidad granulosa (Fig. 4A), en contraste con el copo o mota que recubre a la hembra. Al final de ese estadio, la ninfa macho se desprende de la cobertura cerosa y se reubica muy cerca, donde produce un capullo ceroso alargado y dorso-ventralmente achatado, dentro del cual se transforma en N3 ("prepupa") y luego

en N4 (“pupa”), las cuales no se alimentan (Fig. 4B). A pesar de que los hemípteros son de metamorfosis gradual, en Coccoidea, los machos sufren una metamorfosis más acentuada, parecida a los insectos holometábolos (Gullan & Kosztarab 1997; Gullan & Martin 2009). Al completar la fase de N4 y mudar a adulto, por el extremo caudal abierto del capullo desecha la exuvia y progresivamente se asoman los dos filamentos caudales cerosos del macho, el cual como adulto permanece dentro del capullo hasta completar su estado tenero (endurecimiento del nuevo integumento), después de lo cual emerge. El desarrollo del macho desde el inicio de la fase embrionaria a emergencia del adulto, tarda unos 27 días. Como en el resto de los Coccoidea, el macho adulto, tiene el aspecto de un pequeño mosquito con el par de alas anteriores membranosas desarrolladas y las posteriores reducidas a pequeños balancines, igual que en el orden Diptera. Su aparato bucal es vestigial y no se alimenta por lo cual sobrevive muy corto tiempo (1-2 días), el cual dedica a inseminar hembras adultas.

Sobrevivencia y reproducción de la MBG sobre guayabo y otras especies de Psidium

La descripción del ciclo de vida de un organismo como el arriba presentado, no pasa de ser una caracterización de su ontogenia (etapas del desarrollo de los individuos). Es necesario complementarla con su evolución cuantitativa, estrechamente ligada con su capacidad innata para desarrollar poblaciones (potencial reproductivo) sobre sus posibles hospederos.

Tratando de conocer la amplitud de plantas hospederas de *C. linarosae*, fueron experimentalmente comparados dos cultivares de *P. guajava*, “criolla roja” (corteza exfoliada) y S12 (corteza lisa) con dos otras especies de plantas dentro del género *Psidium*, una silvestre como el guayabo sabanero, *P. guineense* (Swartz, 1788) y otra cultivada, la guayaba agria centroamericana o cas, *P. friedrichsthalianum* (Berg) Niedenzu, 1893 (Chirinos *et al.* 2003).

Los parámetros poblacionales obtenidos aplicando el programa de tablas de vida y fertilidad de Chi & Liu (1985), denotan que, entre los materiales de plantas evaluados, la guayaba “criolla roja” resultó la mejor hospedera para *C. linarosae*. Con un tiempo de desarrollo de unos 23 días para hembras y 27 días para machos, con sobrevivencia hasta adulto de 91%, proporción de sexos de 1:1,27 hembra:macho, fertilidad (huevos eclosionados) 2640 N1/hembra, en un tiempo generacional (T = promedio ponderado de tiempo desde inicio de la generación parental hasta la generación filial) de 45,4 días, lo cual permite que la población pueda multiplicarse 1.090 veces por cada generación (R_0 = tasa neta reproductiva), resulta una tasa intrínseca de desarrollo poblacional (r_m) de 0,20 (indivi-

duos aportados por cada individuo por día durante toda su vida) (Chirinos *et al.* 2003). Eso explica las impresionantes infestaciones cuando comenzaba a colonizar nuestros huertos de guayabo y cualquier otra planta de esa especie que alcanzara a infestar (Fig. 2), todo permitido por las limitaciones de sus EN actuantes en aquel entonces (Cermeli & Geraud-Pouey 1997).

Sobre la S12 de *P. guajava* la sobrevivencia hasta adulto es inferior (64 %) comparado con la “criolla roja”. Esto está relacionado con la corteza lisa de la S12 cuya falta de exfoliaciones no propicia el establecimiento de las N1 y su subsiguiente desarrollo, lo cual al prolongar su deambular, les aumenta la mortalidad. El efecto de ese factor físico sobre la sobrevivencia de MBG fue demostrado experimentalmente (Geraud-Pouey *et al.* 2001b). No obstante, la duración de desarrollo hasta adulto de los sobrevivientes sobre la S12 no varía y el insecto logra multiplicar alrededor de 500 veces sus poblaciones por cada generación, causándole considerablemente menos daño a la planta que en el caso de “criolla roja”.

Esto contrasta con el comportamiento del insecto sobre las otras especies de *Psidium* evaluadas, lo cual parece alejar la posibilidad de haber evolucionado sobre especies de este género de plantas. Sobre *P. friedrichsthalianum*, la MBG alcanzó una muy baja sobrevivencia hasta adulto (4%), además de una escasa reproducción (13 N1/hembra), alcanzando a multiplicar su población apenas 11 veces por generación. La combinación de estos dos factores junto con factores de mortalidad adicionales como EN, hace que sobre esta hospedera el insecto difícilmente sobrepase a una generación. Mucho más crítico es el caso de *C. linarosae* sobre *P. guineense*, donde las N1 emergidas de huevos artificialmente colocados sobre las plantas, después de haberse establecido e insertar su estilete, mueren antes de completar ese estadio. Eso pareciera tratarse de efecto tóxico para el insecto por alguna sustancia de la planta. Sin embargo, ha habido interpretaciones erróneas de esos resultados. García *et al.* (2016) citando a Chirinos *et al.* (2003), mencionan a *C. linarosae* como “ecológicamente asociada” a *P. guineense*. En ambos casos, la duración del desarrollo resultó indirectamente proporcional a la sobrevivencia. Tampoco logramos que sobrevivieran las N1 emergidas de masas de huevos varias veces artificialmente colocadas sobre pequeñas plantas de jaborcabe, *Pl. cauliflora*, bien formadas creciendo en macetas, mantenidas aisladas en jaula umbráculo, fuera del laboratorio. En general, estos resultados son cónsonos con las altas infestaciones observadas en campo sobre “criolla roja” y moderadas sobre cultivares de corteza lisa, especialmente durante los primeros años de colonización de los huertos de la Planicie de Maracaibo. Así mismo, son igualmente concordantes, con la inexis-

tencia de infestaciones en *P. guineense* y casi igual sobre *P. friedrichsthalianum*, observadas en varias zonas del país.

Relación Guayabo-MBG. Evolución e impacto como problema fitosanitario

Al igual que muchos Hemiptera, los Coccoidea se alimentan de los fotosintetizados contenido en la savia transportada por el floema de las plantas hospederas (Gullan & Koztarab 1997, Douglas 2006, Gullan & Martin 2009). *C. linarosae* desarrolla sus colonias principalmente sobre tallos y ramas, pero también puede infestar hojas y frutos. Sobre corteza, donde la N1 inserta el estilete bucal, se produce un fino punto necrótico, aparentemente por muerte de células afectadas. Además de cualquier daño mecánico a nivel celular, esto podría estar influenciado por enzimas presentes en la saliva del insecto. Esto es común en insectos chupadores cuya saliva, entre otras funciones, evita la obstrucción durante la penetración del estilete bucal y las enzimas ayudan a predigerir las sustancias nutritivas de la savia (Sharma *et al.* 2013). Estas sustancias salivales pueden resultar tóxicas a las células (Tan *et al.* 2016). La agregación de esos puntos necróticos, a medida que aumenta y se aglomera la colonia, produce muerte del cambium y posterior agrietamiento de la corteza (Fig. 2 C; Fig. 5 A).

Las muy altas infestaciones iniciales de los huertos recién colonizados (Fig. 2), y los resquebrajamiento de corteza y tejidos subcorticales (Fig. 5), afectaron severamente la translocación de fotosintetizados a las raíces de los árboles, así como a las puntas de desarrollo vegetativo aéreas y órganos reproductivos de las plantas. Al agrietarse la corteza, el daño por *C. linarosae*, se complicaba, al favorecer el desarrollo de infestaciones por larvas barrenadoras de

una polilla (Lepidoptera: Physitidae), la cual se alimenta del nuevo tejido subcortical, a partir de los bordes en cicatrización del cambium, lo que incrementa el área dañada, afectando los vasos conductores de savia.

El deterioro de árboles fue tal, que para septiembre de 1994 fueron eliminados por los agricultores unas 600 ha de huertos en plena edad productiva (entre 4-7 años de trasplantados), pero ya muy deteriorados y agrónomicamente improductivos (Cermeli & Geraud-Pouey 1997). A pesar que *P. guajava* haya resultado una hospedera muy favorable para el desarrollo y reproducción de *C. linarosae* (Chirinos *et al.* 2003 y 2004), esa intensidad de daño directo a la planta, es atípico en insectos chupadores evolutivamente adaptado a una especie de planta, lo cual añade evidencia de que *P. guajava* no haya sido la hospedera sobre la cual *C. linarosae* evolucionó.

Interacción de la MBG con otros problemas fitosanitarios del guayabo

La alteración del sistema conductor de las plantas, a consecuencia de las altas infestaciones por MBG, combinado con el gusano taladrador, agudizaron el ya importante problema fitosanitario, causado por nematodos agalladores de raíces, *Meloidogyne* spp. (Nematoda) (Crozzoli *et al.* 1991, Casassa *et al.* 1996). Aparentemente, los riegos por escorrentía en los suelos arenos francos, predominantes en la planicie de Maracaibo, favorecieron la dispersión de los nematodos, infestando y severamente afectando raíces de guayabos en los huertos de esa zona. Los daños causados por nematodos en las raíces facilitan la infección por hongos fitopatógenos existentes en el suelo (Suárez *et al.* 1999), lo cual disminuye la capacidad de absorción radicular.

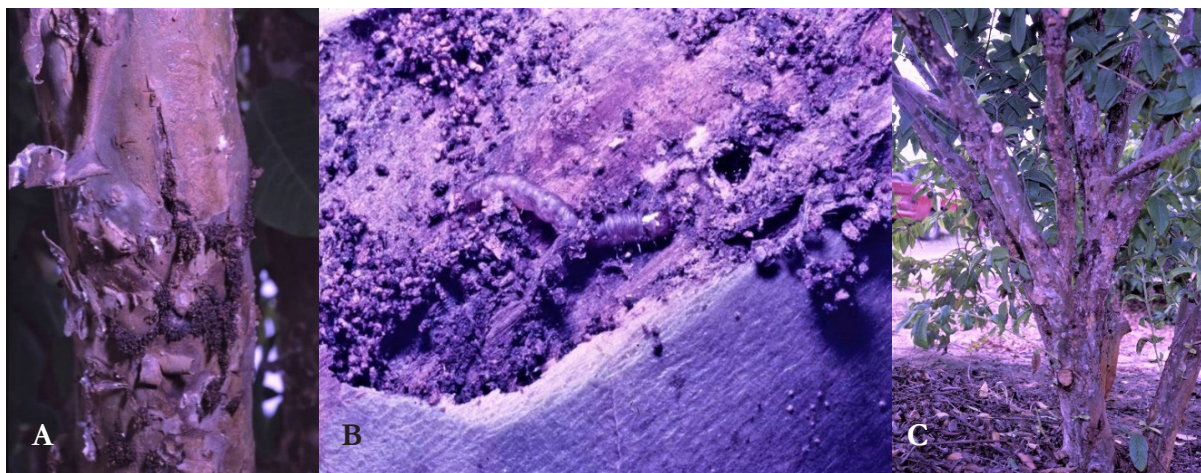


Figura 5. Deterioro de corteza en guayabo, *Psidium guajava* L. debido a daño por *Capulinia linarosae* Kondo & Gullan, combinado con el barrenador de corteza (Lepidoptera: Physitidae). **A.** Resquebrajamiento con acumulación de excrementos de larvas de barrenador de corteza. **B.** Larva del barrenador de corteza artificialmente expuesta al levantar corteza dañada. **C.** Deterioro general de la corteza en tronco y ramas. Agrícola Los Ciénegos, sector Marcelino, municipio Mara, estado Zulia. Fotos F. Geraud-Pouey.

A esto se suma la salinización de los acuíferos, propiciada por la excesiva extracción para riego, de agua del subsuelo, más allá de la capacidad de sus recargas, bajando los niveles freáticos, lo que permitió la infiltración de cuñas de agua salina del Lago de Maracaibo (Montiel 2019), específicamente de la Barra (Conexión natural del Lago con el Golfo de Venezuela). La salinización del agua de riego, el daño en las raíces, junto con los daños al tejido conductor de la parte aérea de las plantas, acentuaron los cuadros de muerte regresiva de árboles (Montiel *et al.* 1997), lo cual también ha ocurrido en otras regiones el Mundo (Babatola & Oyedunmade 1992, Avelar-Téliz *et al.* 2001).

Más aun, el creciente estrés hídrico al cual así estuvieron sometidos los árboles de guayabo, fue progresivamente acompañado por aumento del problema de “podredumbre apical de los frutos” (PAF), el cual, aunque fue encontrado asociado al hongo *Dothiorella* sp. (Cedeño *et al.* 1997), se fue extendiendo y acentuando a medida que aumentaba la salinidad de las aguas de riego, las infestaciones por nematodos, así como los daños por MBG y barrenador de corteza. Ello sugiere que la PAF se trate de un problema fisiológico por estrés hídrico, afectando el desarrollo apical de los frutos, haciéndolos susceptibles a la infección por el hongo, aparentemente favoreciendo su propagación. De hecho, la PAF tendía a aumentar durante las épocas de sequía. Una sumatoria de daños a la planta, acentuada por la salinidad del agua de riego. En otras palabras, una condición ecofisiológica de la planta, induciendo un caso fitopatológico.

El complejo problema fitosanitario dentro de esas limitaciones de condiciones hídricas de las plantas, obligaron a desplazar la producción de guayaba hacia la zona suroccidental y sur del Lago de Maracaibo (Fig. 1C), con mejores condiciones de suelo y disponibilidad más económica (menores costos de extracción del subsuelo) de agua de mucho mejor calidad (Montiel 2019).

No obstante, quienes vivieron las impactantes infestaciones iniciales por MBG en la planicie de Maracaibo, desconociendo los avances producto de investigaciones en manejos de huertos de ese frutal, por falta de asistencia técnica adecuada, mantuvieron en las nuevas zonas, las iniciales conductas de uso unilateral de insecticidas químicos ante cualquier presencia del insecto. Con frecuencia diagnosticados por “aplicadores” ambulantes, quienes con periodicidad prestaban esos servicios a los agricultores, al costo de un jornal de operario agrícola. El impacto producido por esa forma de tomar decisiones de manejo fitosanitarios, y las resultantes frecuentes e innecesarias aplicaciones de insecticidas químicos, generó apreciables desequilibrios en el CBn, surgiendo nuevos problemas con complejos de orugas defoliadoras (Lepidoptera, varias familias de poli-

llas), chinches de encaje del guayabo, *Ulotingus brasiliensis* (Drake, 1922) (Hemiptera: Heteroptera: Tingidae), trips de banda roja del cacao *Selenothrips rubrocinctus* (Giard, 1901) (Thysanoptera: Thripidae), causando bronceado de frutos comúnmente conocido por los agricultores del Zulia como “anisperado”, por su parecido con el color del exocarpo (“piel”) del fruto de níspero, *Manilkara zapota* (L.) P. Royen, 1953 (Sapotaceae). Daño cosmético este último, que afecta el valor para consumo fresco, pero no necesariamente a su calidad para procesamiento de pulpa. Las conductas en el manejo de este complejo fitosanitario, se discuten más adelante en este artículo.

Mecanismos de dispersión de la MBG

El manejo de los problemas entomológicos en agricultura, está muy sujeto a la capacidad de dispersión de los agentes causales, insectos y ácaros fitófagos, durante los procesos de sucesiones ecológicas de las comunidades bióticas en los huertos. Por sus características biológicas (hembras adultas a lo más, poco móviles), en Coccoidea la dispersión activa de estas especies, como ya se mencionó, está prácticamente limitada a las fases juveniles con capacidad de locomoción (Gullan & Kosztarab 1997, Gullan & Martin 2009). En el caso de *C. linarosae* las N1 de provenir de colonias muy densas, por la poca disponibilidad de espacio (competencia intraespecífica), tienden a deambular y por su escasa capacidad de movilizarse, su dispersión a otras plantas solo se vuelve efectiva cuando son acarreados por otros medios, sean estos otros organismos o factores físicos ambientales, principalmente vientos.

En esto juegan papel importante el transporte por otros animales, sobre los cuales se trepan las N1 al posarse estos sobre las plantas infestadas y luego al movilizarse hasta otra planta potencialmente hospedera del insecto, logran abandonar el organismo transportador, para continuar su ciclo de vida. Este mecanismo de movilización es conocido como foresis (Magsig-Castillo *et al.* 2010), en el cual las aves juegan importante papel (Russo *et al.* 2016). Otros insectos voladores, también pueden servir de “vectores” de artrópodos “pasajeros” en procesos de foresis, para lo cual se han encontrado en estos últimos, estructuras anatómicas especializadas para facilitar el acople con los primeros (Magsig-Castillo *et al.* 2010).

El viento también puede jugar importante papel en la dispersión de individuos en N1. De hecho, a principios de 1994, época del año cuando en la Planicie de Maracaibo se intensifican de manera constante los vientos dominantes desde el NE (Golfo de Venezuela), observamos en un huerto de unos dos años de trasplantado, cerca de El Moján, municipio Mara, estado Zulia, una infestación gradualmente expandiéndose en abanico en sentido del

viento, a partir de una planta en su vértice, fuertemente infestada por MBG, afectando así, plantas en tres hileras subsiguientes, con separación de 6 m entre hileras (10 plantas plantadas en tresbolillo) (F. Geraud-Pouey; información no publicada).

La actividad humana dentro de los huertos también constituye una fuente de dispersión de la MBG, cuando existe alta infestación. Con el roce de ramas infestadas, porciones de motas conteniendo huevos o N1 recién emergidas de estos, se adhieren fácilmente al cuerpo e indumentarias de personas realizando labores, y son así transportados a otros sectores del huerto o huertos vecinos y por el mismo mecanismo de roce, son depositados sobre otras plantas. Igual puede suceder con los contenedores de frutas utilizados durante las cosechas.

El guayabo, *P. guajava* es el único hospedero conocido de *C. linarosae*. Al aparecer y colonizar la extensa zona guayabera de la Planicie de Maracaibo, donde se dispersó en pocos años por todos los huertos, la comercialización de la abundante producción por buena parte del territorio nacional, probablemente resultó ser importante vehículo de dispersión del insecto por el resto del País y luego hacia Colombia. Aunque gran parte de los huertos de guayabo son sembrados con plantas de “pie franco” (provenientes directamente de semillas germinadas), siendo la “criolla roja” del Zulia, un germoplasma de buena calidad, hubo viveros comerciales del centro del País, que buscaron en esta zona material para injertación (varetas), probablemente ayudando así a la dispersión de la MBG.

ASPECTOS BIOGEOGRÁFICOS DEL PROBLEMA

La guayaba, *Psidium guajava* es una especie neotropical, cuya distribución en su forma silvestre, se extiende desde Mesoamérica (sur de México y América Central), hasta Suramérica (Colombia, Venezuela, Ecuador Perú, Bolivia, Brasil, Paraguay, Uruguay y norte de Argentina) (Dawson 1960, Deen 2016). Para esta especie, Vavilov menciona dos centros primarios de desarrollo de formas cultivadas (cultivares) por culturas precolombinas, uno en el Sur de México y el otro en el Perú (Vavilov 1992, Deen 2016). El primero y más importante, había sido reconocido y documentado por Gonzalo Fernández de Oviedo (1535) en sus crónicas desde los inicios de la conquista y colonización de América Hispánica, proceso dirigido desde La Española (actual Haití y República Dominicana). Esta obra es una extensa y detallada descripción de lo existente en las “Indias occidentales”. Los entonces permanentes contactos con la Nueva España (actualmente México) en “Tierra firme”, tal como lo señala este autor, permite deducir que la expansión colonial de especies cultivadas adoptadas por

los españoles de las culturas indígenas, guayaba entre ellas, partieron inicialmente de Mesoamérica y las Antillas. De hecho, ha sido señalado que a partir de allí, cultivares indígenas de la guayaba fueron dispersados por los españoles y portugueses a Suramérica y posteriormente a otras regiones de la franja tropical y subtropical del planeta (Dawson 1960, Delfin Guillaumin 2011, CONABIO 2020). Así, esos cultivares de guayaba llegarían a la fachada al Mar Caribe, de Colombia y Venezuela y de allí se expandirían hacia al Sur. Del Perú, existen evidencias de restos etnobotánicos inferibles a agricultura bajo riego, guayaba entre ellos, por una de las civilizaciones más antiguas de América, en los restos arqueológico de la cultura Caral, en el valle costanero de Supe a unos 180 km al norte de Lima, los cuales datan de entre 4.110 y 3.660 años antes del presente (Shady *et al.* 2001).

La MBG, *C. linarosae*, aparentemente es también una especie neotropical, probablemente evolucionada sobre alguna especie de Myrtaceae silvestre, quizás de los géneros *Myrciaria*, *Eugenia*, u otro, en alguna zona de la enorme región entre los ríos Amazonas y Orinoco. Por el antes documentado pobre comportamiento de *C. linarosae* sobre otras especies de *Psidium* muy cercana al guayabo (Chirinos *et al.* 2003), a pesar de lo muy favorable que le resulta esta última especie, parece poco probable que haya evolucionado sobre alguna especie de este género. Más allá de la mencionada referencia coloquial acerca de su posible existencia sobre guayabo en Puerto Ayacucho en la década de 1950 (*ibid.*) y de su posterior detección en 1993, no se le conoce previa asociación con especies del género *Psidium*, ni tampoco ubicación alguna, en el resto del continente americano anterior a eso. Mientras que las otras especies neotropicales de *Capulinia* están asociadas con especies de *Eugenia*, *Plinia* (antes ubicadas en *Myrciaria*) y *Luma*. Esto reduce la zona de origen evolutivo de la MBG, descartando al territorio brasileño al norte del río Amazonas, pues aun existiendo apreciable producción comercial de guayaba y otros *Psidium*, no existen referencias de este insecto en esa zona, así como en el resto de Brasil (Mendes Pereira & de Bortoli 1998). De hecho, Costa Lima (1942), referencia histórica ineludible para entomofauna brasileña, no menciona especies de *Capulinia* sobre guayabo. Tampoco se le conoce de Perú (Vásquez *et al.* 2002). Queda por explorar en el estado Amazonas de Venezuela, partiendo de Puerto Ayacucho hacia el este del río Orinoco, de donde provienen los indicios coloquialmente comunicados.

Todo parece indicar que el guayabo y *C. linarosae* evolucionaron geográficamente separados. No obstante, mientras que los cultivares indígenas de guayaba se habían dispersado en una vasta región donde existían formas silvestres de esa especie, tardaron largo tiempo en encontrar-

se con la MBG, en una zona muy específica, Venezuela, probablemente estado Amazonas. Esto sugiere que el insecto estuvo restringido a una zona geográfica muy aislada, sobre su hospedera silvestre original, desde la cual se pasaría a cultivares de guayabo, que fueron introducidos allí en los avances de la colonización o posteriormente.

En síntesis, cinco especies de *Capulinia* han sido descritas en el continente americano, una originaria de Mesoamérica y Cuba, y cuatro de Suramérica, tres de estas al sur del río Amazonas (Sur de Brasil y Patagonia Argentina) y una en la región al norte del mismo río (Venezuela y posteriormente dispersada a Colombia), *C. linarosae* (García *et al.* 2016). Solamente esta última se expandió sobre *P. guajava*, sin conocerse previa relación entre ellas.

Aparentemente, *C. linarosae* es un interesante caso de insecto evolucionado sobre una especie de Myrtaceae silvestre hasta ahora desconocida, el cual posiblemente se había mantenido aislado al Sureste del río Orinoco, actuando este como barrera geográfica. Inclusive después de haber colonizado al guayabo, al ser alguno de sus cultivares introducido a la zona. Allí mantendría moderadas infestaciones, probablemente debido a la acción de EN evolucionado con él, sin llamar mayormente la atención, en parte también por no mediar intereses agroproductivos relacionados con guayaba en esa zona.

Este tipo de colonización de nuevo hospedero, podría ser un caso parecido al de *Leptinotarsa desceplineata* Say, 1824 (Coleoptera: Chrysomelidae), cuyas larvas y adultos defoliaban solanáceas silvestres al este de las Montañas Rocosas de Norteamérica, de donde se pasaron a la papa (*Solanum tuberosum* L, 1753; de origen andino) cultivada por los colonos durante sus avances hacia el Oeste norteamericano (mediados del siglo XIX). Posteriormente, este insecto se dispersó, siguiendo el camino de su nueva hospedera hacia el Este y luego hasta Europa (Casagrande 1985, Alyokhin 2009), convirtiéndose en uno de los peores problemas de plagas de la papa en esas regiones.

La dinámica humana, pudo haber jugado un rol importante en los orígenes de la MBG como problema entomológico. Los primeros enclaves humanos del estado Amazonas fueron San Fernando de Atabapo (primera capital, fundada en 1758) y Puerto Ayacucho (capital actual, fundada en 1933). Por el aislamiento geográfico de ese estado y las escasas vías terrestres de comunicación internas, es probable que la llegada de guayabas cultivadas a esa zona, ocurrieran muy tardíamente dentro de nuestra historia colonial o republicana. De haber sido allí el encuentro entre la guayaba y *C. linarosae*, dada la limitada capacidad de dispersión del insecto, aunada a la barrera geográfica que representa el río Orinoco, se mantendría aislado en esa zona por al menos varias décadas.

Así, la MBG habría permanecido aislada hasta que en la década de 1980, la dinámica comercial de esos frutos originada por el “boom” guayabero del Zulia y su movilización a mercados de diferentes regiones del país, facilitó el vencimiento de las barreras geográficas por la MBG y su dispersión por todo el País.

Aclarar esta hipótesis, implicará investigar antecedentes del insecto en Puerto Ayacucho y resto de la región del estado Amazonas cercana al río Orinoco, y conexas del estado Bolívar, revisando la flora de mirtáceas de esa zona y los Coccoidea asociados con esas especies de plantas. Adicionalmente, estudios bioecológicos de *C. linarosae* sobre formas silvestres de *P. guajava* y otras Myrtaceae, ayudarían a clarificar el origen y evolución de este problema entomológico.

ENEMIGOS NATURALES DE LA MBG

Las altas infestaciones iniciales de *C. linarosae* en la Planicie de Maracaibo favoreció la concurrencia de varias especies de insectos depredadores (Coleoptera: Coccinellidae, Neuroptera: Chrysopidae y Diptera: Syrphidae, principalmente), los cuales, aunque disminuían las infestaciones, no lograban mantener a las poblaciones de la MBG a niveles que no causaran daño a los árboles y a la producción de frutos. En otras palabras, el CBn era insuficiente desde el punto de vista agronómico. Romay *et al.* (2016), presentan un recuento de las especies de EN asociados a *C. linarosae*, encontradas en Venezuela, durante 1993-2011.

En enero de 1996, en la zona de Cumboto, estado Aragua, recolectamos sobre guayabos semisilvestres, individuos de MBG momificados, de los cuales, puestos en cría en el laboratorio, emergieron pequeñas avispas (Hymenoptera: Chalcidoidea) de la familia Encyrtidae, fácilmente diferenciables en dos especies. Luego identificadas por John Noyes (Natural History Museum, UK, 2000), una de ellas como una nueva especie de *Metaphycus*, algo inusual dentro del género (Chirinos 2004, p. 1). La otra se trata de *Cheyloneurus* sp., un hiperparasitoide de la anterior (Romay *et al.* 2016). La primera fue recientemente descrita como *Metaphycus marensis* Chirinos & Kondo, 2019 (Hymenoptera: Encyrtidae) (Chirinos & Kondo 2019). En los siguientes días después de la primera recolecta, también la detectamos en Cagua, estado Aragua y en algunos huertos de guayaba del municipio Mara, y seguidamente en otras localidades de la costa oriental, sur oriental y sur del Lago de Maracaibo. No obstante restos MBG momificados habían sido observados en Aragua con anterioridad (Cermeli & Geraud-Pouey 1997). La simultaneidad de esos hallazgos, sugieren que, por razones de sucesión ecológica (Flint & van den Bosch 1981, pp. 22-25), ese parasitoide se pudo

haber dispersado naturalmente siguiendo la distribución geográfica de su hospedero (Geraud-Pouey *et al.* 2001b). Ya para 1996, las infestaciones por MBG habían comenzado a disminuir de manera sostenida, a consecuencia del parasitismo, demostrado mediante evaluaciones experimentales conducidas en huertos comerciales de guayaba (Geraud-Pouey *et al.* 2001a, Chirinos *et al.* 2006).

La Tabla 1, muestra la diversidad de depredadores y parasitoides encontrados asociados con MBG en Venezuela y Colombia, con sus respectivas referencias.

CONSIDERACIONES ACERCA DEL MANEJO DE LA MBG

Por su naturaleza que combina la incidencia de aspectos ambientales, científico tecnológicos, dentro de marcos socioeconómicos variables, la agricultura es un proceso muy complejo y dinámico que conlleva el continuo enfrentamiento de problemas y la búsqueda de soluciones racionales para alcanzar de manera sustentable los objetivos de abastecimiento de esos esenciales productos. Ello requiere de capacidades humanas e institucionales, para junto con los productores desarrollar los conocimientos necesarios para solidificar ese proceso, realizando investigación, validación y transferencia, a la vez que se establece un fluido intercambio de conocimientos, entre los participantes. La guayaba en el Zulia, principal productor de esa fruta en

Venezuela, es un buen caso de análisis para entender logros y fallas de esos procesos agroproductivos, especialmente en aspectos tan incidentes como los fitosanitarios.

A continuación, desglosamos los aspectos fundamentales identificados en el manejo del problema de la MBG en Venezuela, específicamente en las zonas productoras alrededor de la cuenca del Lago de Maracaibo.

Control biológico

Por su preexistencia, y ser los EN importantes componentes de las cadenas de consumo dentro de los sistemas vegetacionales, el CBn de artrópodos (*sensu stricto*: insectos y ácaros) fitófagos, constituyen el primer factor a ser tomado en cuenta en el desarrollo de programas de manejo integrado de “plagas” agrícolas, habida cuenta de su inocuidad ambiental. Las restantes alternativas de manejo, deben ser consideradas para complementar la acción de los EN, asegurándose en lo posible de no interferir con sus efectos. Entiéndase que esta consideración implica las magnitudes espacio temporales dentro de las cuales evoluciona el sistema agroproductivo. No se refiere a las respuestas inmediatas a los problemas fitosanitarios que se presentan. En otras palabras, no espere tener problemas de “plagas” para buscar desesperadamente un agente de CB. Es indispensable que en la medida que avanzan en el tiempo y espacio los sistemas agroproductivos, se desarrollen los conocimientos básicos de sus estructuras y funciona-

Tabla 1. Depredadores y parasitoides asociados con *Capulnia linarosae* en Venezuela y Colombia.

Depredadores	Referencias
Coleoptera: Coccinellidae	
<i>Azya orbiger</i>	1, 3
<i>Curinus colombianus</i>	1, 4 (citado como sp. 2)
<i>Pentinia egen</i>	1, 4 (citado como sp. 1)
<i>Chilocorus cacti</i> (Linnaeus, 1767)	1, 2, 5 (foto)
<i>Cryptognatha auriculata</i> Mulsant, 1850	2, 4, 5 (foto)
<i>Cleothera onerata</i> Mulsant, 1850	4
<i>Cryptolaemus montrouzieri</i> (Mulsan)	2
Neuroptera: Chrysopidae	
<i>Ceraeochrysa</i>	1 (citado como Chrysopidae), 4
Diptera: Syrphidae	
<i>Leucopodella gracilis</i> (Williston, 1891)	1 (citado como <i>Ocyptamus</i>), 4
Parasitoides	
Hymenoptera: Encyrtidae	
<i>Metaphycus maren</i> Chirinos & Kondo, 2019	1 (citado como Encyrtidae y momias) 2, 4, 6, 7
<i>Cheyloneurus</i> sp.	4 (hiperparasitoide de <i>M. maren</i>)
Otros aparentes hiperparasitoides	
<i>Ableurus</i> sp. (Aphelinidae); <i>Signiphora</i> sp. (Signiphoridae); <i>Horismenus</i> sp.? y sp. 1 (Eulophidae)	4

Referencias: 1. Cermeli & Geraud-Pouey 1997; 2. Geraud-Pouey *et al.* 2001b 3. Kondo *et al.* 2016; 4. Romay *et al.* 2017; 5. Ramos 2018; 6. Chirinos *et al.* 2006; 7. Chirinos & Kondo 2019.

miento, considerando la diversidad de sus biocomunidades. Esto requiere generar progresivamente una estructura de conocimientos bioecológicos y tecnológicos que haga predecible a esos sistemas. Esta estructura de generación de conocimiento, generalmente se extralimita a las funciones más inmediatas de los productores y sus unidades de producción (fincas, parcelas, comunas, entre otras) aunque sus participaciones sean muy importantes y deseables.

Durante las altas infestaciones ocurridas al principio de las colonizaciones de huertos por *C. linarosae*, la gran disponibilidad de “presas” propició la concurrencia de depredadores generalistas, en diversidad y poblaciones considerables. No obstante, durante los primeros años no observamos parasitoides. Si bien la depredación disminuyó en cierto grado las infestaciones por el fitófago, sus niveles y fluctuaciones poblacionales aun suficientemente altas, seguían causando daños a las plantas, incrementado en parte por el gusano barrenador de la corteza.

La entrada en escena del parasitoide *M. marensis* acentuó la disminución en las poblaciones de *C. linarosae* sobre guayabo. A partir de entonces (1996), desaparecieron las iniciales grandes y densas colonias de MBG sobre tallos y ramas principales, permaneciendo infestaciones más ligeras en ramas secundarias y de la periferia de las copas de los árboles. Finalmente, se redujo a eventuales infestaciones en algunas plantas esparcidas dentro de los huertos, e inclusive con frecuencia muy localizadas dentro de la planta, generalmente en ramificaciones primarias conocidas como “chupones”. Esto solía ocurrir en los huertos cuando los balances poblacionales de la entomofauna, no eran alterados por uso irracional de plaguicidas, especialmente organosintéticos. Así se puede dividir la historia de la *C. linarosae* como plaga del guayabo en dos etapas, antes y después de *M. marensis* (Chirinos *et al.* 2017).

Si bien los depredadores son capaces de reducir la abundancia de sus “presas” cuando existen altas infestaciones, los parasitoides tienden a causar mortalidad complementaria a bajos niveles poblacionales de sus hospederos (Stiling & Ornelissen 2005), a los cuales son usualmente capaces de mantenerlos (Chirinos 2004, cap. IV). Por su mayor necesidad de consumo de presas para completar desarrollo y mantener reproducción, los depredadores se hacen notorios cuando ocurren altas poblaciones de las presas, a consecuencia de algún desequilibrio, pero por falta de sustento, no pueden mantener su efecto a bajas poblaciones de las mismas. Mientras que los parasitoides, por esa correspondencia generacional de uno a uno con el hospedero (una generación completa del parasitoide se desarrolla a expensas de una sola generación del hospedero), tienden a ser mucho más específicos, acompañado por mayor capacidad de búsqueda de estos, lo que les permite funcio-

nar a niveles poblacionales considerablemente más bajos del insecto hospedero, a los cuales tienden a mantenerlos. Esas particularidades de ambos grupos de entomófagos, les permite complementarse en sus efectos en el control del artrópodo fitófago presa/hospedero, tendente a mantener los equilibrios poblacionales dentro del huerto, como bio-comunidad (Chirinos *et al.* 2004, cap. IV, p. 92).

Metaphycus marensis es un endoparasitoide gregario facultativo, dependiendo del tamaño del insecto hospedero; es solitario en N2 hembras y machos (hospederos pequeños), pero es generalmente gregario en hembras adultas de *C. linarosae* (hospedero más grande). Los hospederos muertos por parasitismo, se momifican, mostrando exteriormente los puparios del parasitoide. Detalles de la bioecología y taxonomía de *M. marensis* han sido presentados por Chirinos (2004), Geraud-Pouey *et al.* (2001a), Chirinos & Kondo (2019) y Chirinos *et al.* (2020). Mediante estudios en laboratorio y campo, del parasitismo ejercido por *M. marensis* sobre *C. linarosae*, se detectaron dos factores de potencial interferencia. Se trata de encapsulación de huevos y larvas jóvenes del parasitoide dentro del hospedero (Chirinos *et al.* 2006) e hiperparasitismo (parasitismo del parasitoide primario por parasitoides secundarios) (Romay *et al.* 2016). Ante estos casos, a primera vista, hay la tendencia a dudar de la efectividad del parasitoide. El hiperparasitismo frecuentemente forma parte de las cadenas y redes de consumo, dentro de las biocomunidades, sin limitar considerablemente el efecto de los parasitoides primarios.

En el caso de encapsulación (de huevos y larvas jóvenes del parasitoide), un mecanismo de respuesta inmunológica de defensa del hospedero a un endoparasitoide, los resultados demuestran que, si bien ese mecanismo de defensa afecta en cierto grado la proporción de parasitoides sobrevivientes dentro del hospedero y consecuentemente sus poblaciones, su interferencia con la efectividad del parasitismo es considerablemente menor, puesto que debido al gregarismo de *M. marensis*, generalmente solo una proporción de los huevos o larvas jóvenes son encapsulados, no eliminando el efecto de control de ese hospedero, ejercido por los sobrevivientes (Chirinos *et al.* 2006). Esto se traduce en bajos porcentajes de efectividad de encapsulación (% EE= cuan efectiva es la encapsulación para impedir que ese hospedero muera parasitado). Las citadas evaluaciones de laboratorio y campo, demostraron que cuando experimentalmente se parte de cohortes de edades uniformes del hospedero, en cualquiera de los dos casos, el % EE tiende a ser mayor a cuando se evalúan en poblaciones naturales del hospedero con generaciones superpuestas, alrededor de 16% y 7% respectivamente; valores considerados bajos los cuales no arriesgan la efectividad del parasitoide

(Chirinos *et al.* 2006). Si además comparamos los tiempos generacionales de *C. linarosae* (45,37 días) (Chirinos 2000) con el de *M. marensis* (13,9 días) (Chirinos 2004, cap. II, p. 52; Chirinos *et al.* 2020), vemos que 3,26 generaciones del parasitoide pueden ocurrir durante una del hospedero, lo cual tiende a compensar la baja fecundidad y corto tiempo reproductivo de la hembra del parasitoide. Se añade favorablemente a esto, una proporción de sexos hembra: macho de 1,5-2,24, donde las hembras se aparean una sola vez, mientras que los machos suelen copular con varias hembras, lo que dada su reproducción arrenotoónica, tiende a asegurar la continua existencia de hembras reproductoras. Todo combinado y considerando la continua superposición generacional del hospedero, inclusive a bajas poblaciones, esta combinación de factores suma en favor de la efectividad del parasitoide y permiten entender el marcado impacto que ha tenido *M. marensis* en ayudar a reducir las infestaciones por *C. linarosae*.

Ambos factores, encapsulación e hiperparasitoides, no parecen afectar mayormente la eficiencia del parasitismo por *M. marensis*, manteniéndose este como un importante factor de CBn, y responsable por el mantenimiento de equilibrio a bajos niveles poblacionales del hospedero, cuando no es interferido por plaguicidas o alguna práctica cultural inapropiada como podas excesivas. No obstante, el CBn de *C. linarosae* incluyendo depredadores, parasitoides y entomopatógenos, debe ser estudiado con más consistencia a lo largo de tiempos agronómicos, partiendo desde viveros, desarrollo y producción en campo. Mucho ayudaría conocer la situación de parasitismo en las otras especies neotropicales de *Capulinia*.

Prácticas culturales: propagación, conducción del crecimiento y conformación de las plantas

La gran mayoría de los huertos de guayaba de la cuenca del Lago de Maracaibo, se establecieron con plantas propagadas por semilla (pie franco). El rápido desarrollo vegetativo, facilitado por amplia distancia de siembra (6×6 m, o mayores), en vuelta de 3-4 años había generado árboles de unos 3 m de altura o más. Esto se acentuó en las zonas suroriental y sur de la cuenca del lago de Maracaibo, debido a las mejores condiciones para el desarrollo vegetal. Ante la falta de experiencias, los agricultores trataban de contener tardíamente el crecimiento con podas drásticas, con frecuencia convertidas en “mutilaciones”, generando árboles con copas ralas y deformes. Además de disminuir la producción, eso reduce la capacidad de albergar entomofauna diversificada, en especies y funciones tróficas, desarrollada a lo largo de la sucesión ecológica desde los inicios del huerto. La reducción drástica de biomasa vegetal, desequilibra a las comunidades de artrópodos que se han

generado en esos huertos paulatinamente al avanzar el desarrollo vegetal. La recuperación de ese equilibrio pasa por el reinicio parcial de esa sucesión ecológica, comenzando por la recuperación de los fitófagos, seguido de sus EN, a la par que se recupera la biomasa de los árboles. En algunos casos se requeriría podas reconstructivas de los árboles.

Para evitar esos cambios bruscos, es altamente recomendable conducir el desarrollo de la copa de los árboles con podas de formación y subsiguientes despuntes de ramas, a partir de los primeros meses postrasplante, continuando los despuntes periódicamente, de manera de lograr copas compactas de poca altura y diámetro, y reducir las distancias de siembra (F. Geraud-Pouey, información no publicada). El CBn, tiende a equilibrarse en huertos con árboles de copas densas. Así mismo, estas condiciones de alta densidad vegetacional en los viveros, por las plantas en bolsas creciendo juntas, también favorece al mantenimiento de EN.

Plaguicidas, tratamiento pretrasplante y postrasplante

Dado lo impactante de las iniciales infestaciones por MBG, fue indispensable tratar de controlarla con insecticidas químicos (Chirinos-Torres *et al.* 2000) y de otras naturalezas (Chirinos *et al.* 2007). No obstante, la falta de capacidades institucionales no facilitó la atención a los productores a través de programas diseñados para acompañarlos y comunicarles avances del conocimiento producto de investigación, acerca de la disminución de ese problema fitosanitario, a consecuencia del CBn. El desconocimiento de esta situación, y el temor que dejaron entre los agricultores las primeras infestaciones por la MBG en la Planicie de Maracaibo, mantuvieron la tendencia a depender de la aplicación de insecticidas ante cualquier leve infestación, haciendo innecesariamente aplicaciones generalizadas a todo el huerto, lo cual causa continuo desbalance en el CBn. Los desbalances así causados, aumentan “la necesidad” de repetir aplicaciones, inclusive cada 15 días y hasta semanalmente en algunos casos, cuando en verdad en los huertos en producción (3 años o más) no se requieren más que alguna que otra aspersión a lo largo del año, muy dirigida a los pocos árboles que muestran alguna infestación y específicamente a aquellas ramas severamente infestadas (Chirinos & Geraud-Pouey 2011). Por esa razón, es importante la continua supervisión de huertos para detectar la presencia de EN en esos puntos de infestación, lo cual sirve para recuperar el CBn y el consecuente equilibrio ecológico en esas biocomunidades.

Solo en el caso de huertos jóvenes (primeros dos años postrasplante), hasta el inicio de la edad productiva (floración y fructificación mercadeable, unos tres años), puede ser necesario proteger plantas infestadas por este insecto.

Las plantas poco desarrolladas no proporcionan un buen albergue a suficiente diversidad entomofaunística y por ende de EN, por lo que las infestaciones por fitófagos (MBG y otros) tienden a ser más notorias y podrían afectar el desarrollo de aquellas plantas infestadas. En consecuencia, es recomendable en los viveros, aplicar insecticidas sistémicos absorbibles por la raíz (ej.: neonicotinoides), en el agua de riego de las plantas en bolsas (imbibición del sustrato), durante las 48 h previas al trasplante en campo. Eso provee protección prolongada contra insectos chupadores de savia, pero no afecta directamente a los insectos benéficos que se albergan sobre la planta, porque el insecticida va por dentro de los vasos conductores de savia, especialmente el floema, afectando mayormente a insectos chupadores (Chirinos *et al.* 2011) y probablemente a nematodos.

Estas aplicaciones pretrasplante, constituyen uno de los pocos casos en que se justifica la aplicación “preventiva” de insecticida, puesto que, en zonas productoras de este frutal, es probable que durante la fase inicial del crecimiento de las plantas ocurra alguna infestación, por mecanismos arriba explicados. Las aplicaciones al pie de la planta (área de raíces de absorción) se pueden repetir después del trasplante, muy selectivamente en plantas que comiencen a ser notoriamente infestadas, después de 30 o 40 días, cuando disminuye el efecto del insecticida aplicado pretrasplante. Esta alternativa, ha demostrado efectividad para interferir con la transmisión de Begomovirus por moscas blancas del complejo *Bemisia tabaci* (Gennadius) en tomate, después del trasplante (Chirinos *et al.* 2011), un problema fitosanitario muy agresivo. El Imidacloprid y el Clorpirifós (no sistémico) también mostraron efectividad para controlar a la MBG, asperjados en pequeñas plantas artificialmente infestadas en experimentos de laboratorio y umbráculo (Chirinos *et al.* 2007). En caso de no disponer de este tipo de insecticidas sistémicos, se debe estar alerta revisando continuamente el huerto después de trasplantado y hacer aplicaciones de insecticidas de contacto, solo en aquellas plantas que lo ameriten. Estos tratamientos con insecticidas, solo cuando sean necesarios, resultan muy selectivos, ya que evitan que el insecto dañe a las plantas jóvenes sin alterar considerablemente la acción de EN y por ende el equilibrio en la entomofauna del huerto.

Los riesgos de efectos nocivos contra insectos polinizadores, especialmente la abeja melífera, *Apis mellifera* L. (1758) (Hymenoptera: Apidae), de utilizar productos sistémicos aplicados pretrasplante, deben ser considerados. Si bien bajo esta modalidad de tratamiento, los polinizadores al igual que los EN, no están directamente expuestos a esos insecticidas, por sus efectos sistémicos se les consigue a bajas concentraciones subletales en néctar y polen, cuyos efectos ha generado importantes controversias entre

la industria agroquímica y agroecólogos o ambientalistas en el mundo entero (Freitas *et al.* 2010). No obstante, la aplicación pretrasplante en viveros por imbibición aquí referida, escaparía a cualquier riesgo de esa naturaleza, puesto que la producción de flores de los guayabos, se inician varios meses posteriores al trasplante en campo, cuando a consecuencia de la metabolización ya no quedan residuos de esos químicos. En caso de sentirse “obligado” a repetir alguna aplicación posttrasplante, generalmente las infestaciones suelen ser muy puntuales, y pueden ser tratadas de igual manera, lo cual significa una apreciable dispersión del riesgo de intoxicación para los polinizadores.

CONCLUSIONES

Conocer el origen de artrópodos fitófagos de importancia fitosanitaria es de considerable relevancia, dado que allí es donde se encuentran los EN evolucionados con esas especies, principales factores del Control Biológico de las mismas. Así mismo permite trazar los caminos seguidos para convertirse en problemas, de modo de tomar previsiones para futuros casos.

La MBG parece presentarnos un nuevo caso de una “plaga” agrícola originada al pasarse un insecto de su hospedera primaria, posiblemente silvestre, a una cultivada, no necesariamente muy cercana taxonómicamente. No obstante, este caso plantea nuevas particularidades. No conocemos con precisión su origen geográfico ni la planta hospedera sobre la cual evolucionó. Cuando se ha tratado de artrópodos fitófagos provenientes de especies de plantas silvestres, colonizando especies cultivadas, generalmente estas pertenecen al mismo género de plantas y se trata de fitófagos capaces de sobrevivir y reproducirse sobre apreciable número de especies dentro de ese género o géneros cercanos, a pesar de existir considerables variaciones fitoquímicas, como es el caso de *L. descemlineata* y solanáceas con diferentes sustancias alcaloides potencialmente tóxicas según las especies.

Hasta ahora, *C. linarosae* se ha comportado como un fitófago altamente dependiente de una sola planta hospedera, *P. guajava*, la cual aparentemente no es su especie de hospedera original. No obstante, por el conocimiento del género *Capulinia* y su biogeografía, probablemente *C. linarosae* evolucionó asociada con alguna mirtácea silvestre en alguna zona un tanto puntual, separada de *P. guajava* a pesar de estar dentro del Neotrópico, la región biogeográfica de origen de esta especie de planta. El encuentro entre el insecto y la planta, pudiese haber ocurrido en tiempos antropológicamente históricos, a consecuencia de acción humana.

La repentina detección de *C. linarosae* en Venezuela en 1993, siendo previamente desconocido en el mundo,

aunada a su posible existencia en Puerto Ayacucho, estado Amazonas, cuatro décadas antes, seguido del encuentro en 1996, de su parasitoide *M. marensis*, en buena parte de su distribución geográfica, sugieren un corto trayecto y tiempo de dispersión y colonización de los nuevos territorios por ambas especies, posterior a haber sobrepasado posibles barreras geográficas. Ello sugiere un origen al menos muy cercano a nuestra geografía nacional, de no ser dentro de esta.

Los Coccoidea por razones de sus limitadas capacidades de dispersión, lo cual hace impredecible la ubicación de hospedero adecuado para sobrevivir y reproducirse, tienden a ser poco específicos. La MGB parece ser una excepción, su alta especificidad por la guayaba dentro del género *Psidium*, resulta muy particular, pero aparentemente no es producto de coevolución (*sensu* Torres 2009) insecto-planta. No obstante, resulta muy casual, el haberse encontrado con una especie de planta hospedera con características que permitiera adaptarse ventajosamente a ella, la cual, además ha estado ampliamente disponible por sus condiciones agroproductiva.

El impacto de *C. linarosae* en el complejo fitosanitario de la guayaba, resalta que no es procedente singularizar los problemas causados por diferentes especies de organismos consumidores de la planta. Tanto el estudio de la diversidad de especies e interacciones tróficas dentro del huerto como biocomunidad, así como en cualquier otro sistema agroproductivo, deben ser considerados en su integralidad, de manera de no producir choque entre los manejos de cada caso.

Aunque *C. linarosae* ha sido objeto de considerable investigación, dilucidar su origen de seguro abrirá nuevas vías a investigaciones que permitirán ampliar el entendimiento de casos tan particulares como este. Para ello hay que salir a explorar.

AGRADECIMIENTOS

A Jhonael Ramos (Valle de la Pascua, Guárico, Venezuela) quien al consultarnos por la red nos incentivó a escribir un artículo divulgativo (pendiente) que terminó siendo esta otra cosa. A Manuel Suzzarini (Maracaibo, Zulia, Venezuela), cuya fortuita información, tempranamente despertó nuestra curiosidad y proporcionó elementos conducentes al probable origen geográfico de este insecto. A los Geraud Velazco (Muscat, Sultanato de Omán), dentro de cuyo calor familiar y disponibilidades comunicacionales iniciamos esta tarea que se terminó en Maracaibo, donde gracias a los Monzón Geraud, pudimos seguir disponiendo de esas facilidades tecnológicas y otras solidaridades. A los compañeros de la Asociación Cooperativa Simón Ro-

dríguez para el Conocimiento Libre (Maracaibo), quienes siempre han estado solidariamente disponibles para sacarnos de nuestros elementales atolladeros cibernéticos.

Especial reconocimiento a Dorys T. Chirinos (Manta, Manabí, Ecuador) por el gran aporte al conocimiento de este problema entomológico, como investigadora dentro de nuestro grupo de trabajo, por más de dos décadas; aunque declinó su merecida coautoría, su revisión crítica del manuscrito fue una invalorable colaboración. Las versiones del manuscrito por las cuales evolucionó este artículo, fueron también revisadas por Ángel Luis Viloria (promotor y orientador de esta publicación) y José Vicente Hernández (San Antonio de los Altos), Pedro Sánchez (Guatire, Miranda, Venezuela), Mario Cermeli, orientador de mis inicios como entomólogo agrícola (Maracay, Aragua), Jorge M. González (Austin, Texas, EEUU), haciendo valiosos aportes y Juan Vergara (Maracaibo), quien además nos colaboró con su experticia editorial científica. Gisela Rivero, Merylyn Marín y Carlos E. Fernández (Maracaibo) proporcionaron valiosas orientaciones en Botánica, Fisiología-desarrollo vegetal y Agronomía de la guayaba. Liseth Bastidas y Juan E. Geraud-Chirinos (Maracaibo), ayudaron en el análisis de nuestros enfoques del problema, y aportaron interesantes observaciones. De la experticia agronómica de campo de Rommer “Paco” Simancas (Maracaibo) y José E. Martínez Guarda (Sta. María, Zamora, Aragua), siempre nos servimos para calibrar nuestros enfoques “científicos” de estos problemas agronómicos con los cuales ellos lidian a diario. Nuestro mayor agradecimiento a todos.

REFERENCIAS

- Alyokhin, A. 2009. Colorado Potato Beetle management on potatoes: current challenges and future prospects. *Fruit, Vegetable and Cereal Science and Biotechnology*, 3(special issue 1): 10–19.
- Araujo, F., S. Quintero, J. Salas, J. Villalobos & J. Casanova. 1997. Crecimiento y acumulación de nutrientes del fruto de guayaba (*Psidium guajava* L.) del tipo Criolla Roja en la planicie de Maracaibo *Revista de la Facultad de Agronomía (Universidad del Zulia)* 14: 315–328.
- Avelar-Mejía, J. J., D. Téliz-Ortiz & E. Zavaleta-Mejía. 2001. Patógenos asociados con el “Declinamiento del guayabo”. *Revista Mexicana de Fitopatología* 19: 223–229.
- Babatola, J. & E. Oyedunmade. 1992. Host-parasite relationships of *Psidium guajava* and *Meloidogyne incognita*. *Nematologica Mediterránea* 20: 233–235.
- Camacho-Molina J., P. Güerere-Pereira & M. Quirós de González. 2002. Insectos y ácaros del guayabo (*Psidium guajava* L.) en plantaciones comerciales del estado Zulia, Venezuela. *Maracaibo Revista de la Facultad de Agronomía (Universidad del Zulia)* 19: 140–148.

- Casagrande, R. A. 1985. The "Iowa" Potato Beetle, its discovery and spread to Potatoes. *Bulletin of the Entomological Society of America* 31: 27–29.
- Cassasa, A. M., J. M. Matheus, R. Crozzoli & A. Casanova. 1996. Control químico de *Meloidogyne* spp. en el cultivo del guayabo (*Psidium guajava* L.) en el Municipio Mara del Estado Zulia, Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía (Universidad del Zulia)* 13: 303–312.
- Cermeli, M. & F. Geraud-Pouey. 1997. *Capulinia* sp. cercana a *jaboticabae* von Ihering (Homoptera: Coccoidea, Eriococcidae) nueva plaga del guayabo en Venezuela. *Agronomía Tropical* 47: 115–123.
- Chi H. & H. Liu. 1985. Two new methods for the study of insect populations ecology. *Bulletin of the Institute of Zoology, Academia Sinica* 24: 225–240.
- Chirinos, D. T. 2000. *Biología de la mota blanca del guayabo, Capulinia sp. cercana a jaboticabae von Ihering y su potencial de desarrollo de poblaciones sobre varias especies de Psidium*. Maracay: Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, 67 pp. [Tesis de Maestría].
- Chirinos, D. T. 2004. *Aspectos morfológicos y bioecológicos de Metaphycus sp. (Hymenoptera: Encyrtidae) y las implicaciones de este y otros enemigos naturales en la regulación de poblaciones de Capulinia sp. (Hemiptera: Eriococcidae) en guayabo, Psidium guajava L.* Maracay: Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, 126 pp. [Tesis Doctoral].
- Chirinos, D. T., R. Castro, J. Castro, I. Pérez-Almeida & T. Kondo. 2020. Biology and life table parameters of *Metaphycus marensis* Chirinos & Kondo, 2019, an encyrtid parasitoid of guava cottony scale in Venezuela. *Journal of Entomological and Acarological Research* 52: 19–25.
- Chirinos, D. T. & F. Geraud-Pouey. 2011. El manejo de plagas agrícolas en Venezuela. Reflexiones y análisis sobre algunos casos. *Interciencia* 36: 192–199.
- Chirinos, D. T., F. Geraud-Pouey, L. Bastidas, M. García & Y. Sánchez. 2007. Efecto de algunos insecticidas sobre la mota blanca del guayabo, *Capulinia* sp. (Hemiptera: Eriococcidae). *Interciencia* 32: 547–553.
- Chirinos, D. T., F. Geraud-Pouey & L. Caltagirone. 2006. Encapsulación de *Metaphycus* sp. (Hymenoptera: Encyrtidae) por su hospedero, *Capulinia* sp. (Hemiptera: Eriococcidae). *Entomotropica* 21: 91–103.
- Chirinos, D. T., F. Geraud-Pouey & G. Romay. 2003. Duración de desarrollo y estadísticos poblacionales de *Capulinia* n. sp. sobre varias especies de *Psidium*. *Entomotropica* 18: 7–20.
- Chirinos, D. T., F. Geraud-Pouey & G. Romay. 2004. Desarrollo y reproducción de *Capulinia* n. sp. cercana a *jaboticabae* von Ihering (Hemiptera: Eriococcidae) sobre guayabo. *Entomotropica* 19: 1–8.
- Chirinos, D. T. & T. Kondo. 2019. Description and biological studies of a new species of *Metaphycus* Mercet, 1917 (Hymenoptera: Encyrtidae), a parasitoid of *Capulinia linerosae* Kondo & Gullan. *International Journal of Insect Science* 11: 1–9.
- Chirinos, D. T., M. G. Paradiso, R. Dávila & F. Geraud-Pouey. 2011. Interferencia en la transmisión del Tomato Venezuela Virus (ToVEV) por *Bemisia tabaci* con imidacloprid. *Revista de la Facultad de Agronomía (Universidad del Zulia)* 28(supl. 1): 73–82.
- Chirinos, D. T., G. Romay, C. Fernández & R. Castro. 2017. *Capulinia linerosae* Kondo y Gullan, 2016: historia y situación actual como plaga del guayabo, *Psidium guajava* L. en Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía (Universidad del Zulia)* 34: 397–427.
- Chirinos-Torres, L., F. Geraud-Pouey, D. T. Chirinos, C. Fernández, N. Guerrero, M. Polanco, G. Fernández & R. Fuenmayor. 2000. Efecto de insecticidas sobre la mota blanca del guayabo, *Capulinia* sp. (Hemiptera: Eriococcidae) en el municipio Mara, estado Zulia, Venezuela. *Boletín de Entomología Venezolana* 15: 1–16.
- CONABIO. 2020. *Psidium guajava* Publicado en: *Species Plantarum* 1: 470. 1753. pdf http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/info_especies/arboles/doctos/52-myrta3m. Leído: 10 noviembre 2020.
- Crozzoli, R., A. Casassa, D. Rivas & J. Matheus. 1991. Nematodos fitoparásitos asociados al cultivo del guayabo en el estado Zulia - Venezuela. *Fitopatología Venezolana* 4: 2–6.
- Dawson, G. 1960. *Los alimentos vegetales que América dio al mundo*. Serie Técnica y Didáctica No. 8. La Plata: Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 68 pp.
- Deen, B. 2016. Centers of Fruits Origin and N. I. Vavilov. AGRIHORTOEDUCATION.com; <https://www.agrihortoeducation.com/2016/07/centers-of-fruits-origin-and-n-i-vavilov.html>. Leído: 16 marzo 2021.
- Delfín Guillaumín, M. 2011. Historia de la guayaba, una sabrosa y curativa fruta. In: O.N.G. Grupo Gastronomas (ed.). *Historia de la cocina y la gastronomía*. <https://www.historiacocina.com/historia/articulos/guayaba.htm>
- Douglas, A. E. 2006. Phloem-sap feeding by animals: problems and solutions. *Journal of Experimental Botany* 57(4): 747–754.
- Ewel, J. & A. Madriz. 1968. *Zonas de vida de Venezuela*. Caracas: Ministerio de Agricultura y Cría, 264 pp.
- Fernández de Oviedo y Valdés, G. 1851-1855 [1535]. *Historia general y natural de las Indias, islas y Tierra-Firme del Mar Océano*. [Edición de José Amador de los Ríos], 4 vols. Madrid: Imprenta de la Real Academia de la Historia, 632 pp.
- Flint, M. L. & R. van den Bosch. 1981. *Introduction to integrated pest management*. New York and London: Plenum Press, 240 pp.
- Freitas, B. M. & J. Nunes. 2010. Efeito sub-letais dos pesticidas agrícolas e seus impactos no manejo de polinizadores dos agroecossistemas brasileiros. *Oecologia Australis* 4: 282–298.
- García Morales, M. B. Denno, D. R. Miller, G. L. Miller, Y. Bendov & N. B. Hardy. 2016. *ScaleNet: a literature-based model of scale insect biology and systematics*. Database update, 2016, 1–5 doi: 10.1093/database/bav118. <http://scalenet.info>.

- Geraud-Pouey, F. & D. T. Chirinos. 1999. Desarrollo poblacional de la mota blanca, *Capulinia* sp. (Hemiptera: Eriococcidae) sobre tres especies de *Psidium* bajo condiciones de laboratorio. *Revista de la Facultad de Agronomía (Universidad del Zulia)* 16(supl. 1): 76–81.
- Geraud-Pouey, F., D. T. Chirinos, M. Cermeli & L. Chirinos-Torres. 1997. La mota blanca del guayabo, *Capulinia* sp., en Venezuela. La solución llegó por donde vino el problema. *XV Congreso Venezolano de Entomología. Sociedad Venezolana de Entomología. Trujillo, Venezuela. Julio 5-9. Resúmenes*, pp. 55. (También en *VII Jornadas Científico-Técnicas de la Facultad de Agronomía, LUZ, Maracaibo, Venezuela. Noviembre 2-7. Compendio*. pp. 45).
- Geraud-Pouey, F., R. Aguirre, Y. Bravo, J. Quintero & D. T. Chirinos. 2001b. Efectividad de *Metaphycus* sp. (Hymenoptera: Encyrtidae) para regular las poblaciones de *Capulinia* sp. cercana a *jaboticabae* von Ihering (Hemiptera: Eriococcidae). *Entomotropica* 16: 165–171.
- Geraud-Pouey, F., D. T. Chirinos & G. Romay. 2001a. Efecto físico de las exfoliaciones de la corteza del guayabo sobre *Capulinia* sp. cercana a *jaboticabae* von Ihering (Hemiptera: Eriococcidae). *Entomotropica* 16: 21–27.
- Güerere, P. 1984. *Lista preliminar de los insectos plagas del guayabo* (*Psidium guajava* L.). Maracaibo: La Universidad del Zulia, Facultad de Agronomía, 111 pp. [Tesis de Grado].
- Gullan, P. J. M. Koszta. 1997. Adaptations in scale insects. *Annual Review of Entomology* 42: 23–50.
- Gullan, P. J. & J. H. Martin. 2009. Sternotrhynga. pp. 957–967. In: Resh, V. H. & R. T. Cardé (eds.). *Encyclopedia of insects* (2nd ed.). New York / Amsterdam: Elsevier, Inc.
- Katiyar K. P. 1979. *Estudios bioecológicos y de combate la mosca de la fruta. Unidad Técnica Fitosanitaria, IIA. Facultad de Agronomía - Ministerio de Agricultura y Cría - Fondo de Desarrollo Frutícola. 1973. 1979. Informe Final. 160 p.*
- Kondo T., P. J. Gullan & L. G. Cook. 2016. A review of the genus *Capulinia* Signoret (Hemiptera: Coccoidea: Eriococcidae) with description of two new species. *Zootaxa* 4111: 471–491.
- Magsig-Castillo, J., J. G. Morse, G. P. Walker, J. L. Bi, P. F. Rugman-Jones & R. Stouthamer. 2010. Phoretic dispersal of armored scale crawlers (Hemiptera: Diaspididae). *Journal of Economic Entomology* 103: 1172–1179.
- Mendes Pereira, F. & S. A. de Bortoli. 1998. Pragas da Goiabeira. pp. 119–130. In: Braga Sobrinho, R., J. E. Cardoso & F. das C. O. Freire (eds.). *Pragas de fruteiras tropicais de importância agroindustrial*. Brasília: Embrapa-CNPAT.
- Montiel, A., R. Santos & F. Geraud-Pouey. 1997. Problemas fitopatológicos relevantes en huertos de guayaba, *Psidium guajava* L., en la Planicie de Maracaibo. *XIII Jornadas Agronómicas. Sociedad Venezolana de Ingenieros Agrónomos. Maracay, Venezuela. Julio 28-agosto 2. Resúmenes*, pp. 165.
- Montiel, M. 2019. Calidad del agua de riego en los acuíferos de la cuenca del Lago de Maracaibo, Venezuela. *REDIELUZ* 9: 76–84.
- Pereira, F. M., M. Usman, N. A. Mayer, J. C. Nachtigal, O. R. Mbongeni Maphanga & S. Willemse. 2016. Advances in guava propagation. *Revista Brasileira de Fruticultura* 39: 1–24 (e-358).
- Ramos, A. A. 2018. *Lineamientos generales para el manejo integrado de la mota blanca de la guayaba, Capulinia linarosae Kondo y Gullan (Hemiptera: Eriococcidae)*. Bogotá: Instituto Colombiano Agropecuario (ICA), 20 pp.
- Romay, G., C. E. Fernández, R. Castro & D. T. Chirinos. 2016. Diversidad de enemigos naturales asociados con *Capulinia linarosae* Kondo y Gullan, 2016. *El Misionero del Agro* 1: 78–88.
- Rubio, E. 1974. Insectos que atacan algunos frutales del estado Zulia, Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía (Universidad del Zulia)* 2: 7–33.
- Russo, N. J., C. A. S.-J. Cheah & M. W. Tingle. 2016. Experimental evidence for branch-to-bird transfer as a mechanism for avian dispersal of the hemlock woolly adelgid (Hemiptera: Adelgidae). *Environmental Entomology* 45: 1107–1114.
- Shady-Solis, R., J. Haas & W. Creamer. 2001. Dating Caral, a preceramic site in the Supe Valley on the central coast of Peru. *Science* 292(5517): 723–726.
- Sharma, A., A. N. Khan, S. Subrahmanyam, A. Raman, G. S. Taylor & M. J. Fletcher. 2013. Salivary proteins of plant-feeding hemipteroids – implication in phytophagy. *Bulletin of Entomological Research* 104: 117–136.
- Stiling, P. & T. Cornelissen. 2005. What makes a successful bio-control agent? A meta-analysis of biological control agent performance. *Biological Control* 34: 236–246.
- Suárez, H. Z., L. C. Rosales, A. Rondón & M. S. González. 1999. Histopatología de raíces de *Psidium guajava* atacadas por el nematodo *Meloidogyne incognita* raza 1 y los hongos *Macrophomina phaseolina* y *Fusarium oxysporum*. *Fitopatología Venezolana* 11: 44–47.
- Tan, X., X. Xu, Y. Gao, Q. Yang, Y. Zhu, J. Wang, F. Wan & H. Zhou. 2016. Levels of salivary enzymes of *Apolygus lucorum* (Hemiptera: Miridae), from 1st instar nymph to adult, and their potential relation to bug feeding. *PLoS ONE* 11(12): e0168848.
- Torres, E. 2009. Ciento cincuenta años de pensamiento coevolutivo: la vida es una maraña de interacciones. *Acta Biológica Colombiana* 14 S: 231–246.
- Vásquez, J., C. Delgado, G. Contourier & C. D. M. Ferrero. 2002. Les insectes nuisibles au goyavier (*Psidium guajava* L.: Myrtaceae) en Amazonie péruvienne. *Fruits* 57: 323–334.
- Vavilov, N. I. 1992. *Origin and geography of cultivated plants*. [ed. by V. F. Dorofeyev; transl. by D. Love]. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 536 pp.