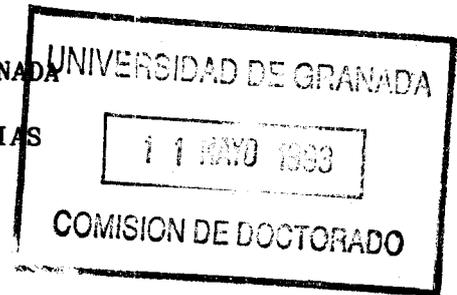


Prov. T. 14/34

T
14
99

UNIVERSIDAD DE GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS



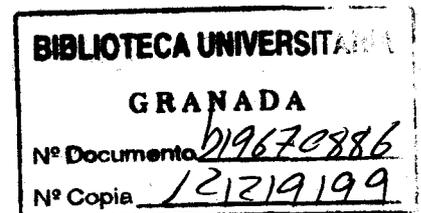
ESTUDIO BIO-ECOLOGICO DE *HYLESINUS VARIUS* (FABRICIUS, 1775)
(COLEOPTERA: SCOLYTIDAE) EN LA PROVINCIA DE GRANADA

Contribución al estudio biológico de los parásitos de *Phloeotribus*
sacarabaeoides (Bernard, 1788) (Coleoptera: Scolytidae)

CARLOS F. LOZANO MARTIN

TESIS DOCTORAL

1993



UNIVERSIDAD DE GRANADA

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIO BIOECOLOGICO DE *HYLESINUS VARIUS* (FABRICIUS, 1775)

(COLEOPTERA: SCOLYTIDAE) EN LA PROVINCIA DE GRANADA

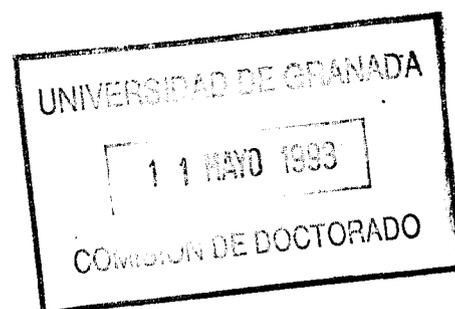
Contribución al estudio biológico de los parásitos de
Phloeotribus scarabaeoides (Bernard, 1788) (Coleoptera: Scolytidae)

Memoria presentada por el Licenciado D. Carlos F. Lozano Martín,
para aspirar al grado de DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Tesis realizada en la Unidad Estructural de Fitopatología, de la
Estación Experimental del Zaidín (C.S.I.C.), bajo la dirección de la
Dra. Dña. Mercedes Campos Aranda, Investigador Científico del C.S.I.C.

v° B°

Director



AGRADECIMIENTOS

Quisiera expresar mi agradecimiento a la Dra. Dña. Mercedes Campos Aranda por dirigir esta Tesis Doctoral y haberme introducido en su equipo de investigación.

A los Dres. Neil Kidd y Mark Jervis por haberme permitido trabajar en su laboratorio y por su colaboración en el estudio de la dinámica de poblaciones del escolítido y sus parásitos.

Al Dr. D. Ramón González, cuya Tesis Doctoral sobre *Phloeotribus scarabaeoides* ha sido una apreciable guía para la realización de este trabajo.

A la Dra. Dña Arancha Peña por sus consejos y colaboración en el capítulo de Mediadores Químicos.

A los Dres. D. J.L. Nieves Aldrey, D. J.V. Falcó y D. S.F. Gayubo por su ayuda en la identificación de las especies parásitas.

A todos los miembros de U.E. de Fitopatología de la E.E.Z., especialmente a D. José A. López Almagro, Dña. Angustias Franco y Dña. Carmen Rosino.

A D. Manuel Martínez por los trabajos de delineación.

A la sección de Microscopía Electrónica de los Servicios Técnicos de la Universidad de Granada.

A todos los integrantes de la Estación Experimental del Zaidín y a todos aquellos que de alguna manera han hecho posible este trabajo.

A mi padre, (+) 1981

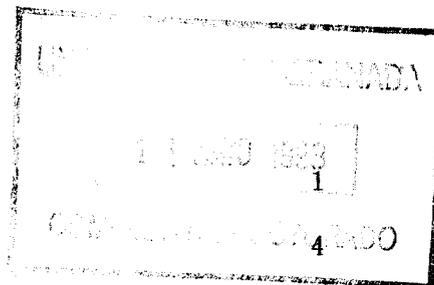
A mi madre

A Rosa

INDICE

INTRODUCCION

1. CARACTERISTICAS GENERALES DEL OLIVO	
2. AGENTES NOCIVOS AL OLIVO. ENTOMOFAUNA	
3. CARACTERISTICAS GENERALES DE LOS ESCOLITIDOS	9
3.1. Características morfológicas	9
3.1.1. Morfología externa de los adultos	9
3.1.2. Morfología interna de los adultos	12
3.1.3. El huevo, la larva y la pupa	14
3.2. Biología	14
3.2.1. Repartición de sexos y fecundidad	14
3.2.2. Galerías	17
3.2.2.1. Tipos de galerías de reproducción	21
3.2.3. Número de generaciones. Dispersión. Invernación	27
3.2.4. Plantas huésped. Habitat.	27
3.2.5. Naturaleza de los ataques	28
3.2.6. Colonización del huésped	30
3.2.7. Enemigos naturales	31
3.2.8. Posición sistemática y clasificación	32
4. <i>HYLESINUS VARIUS</i>	
4.1. Sinonimia. Clasificación	34
4.2. Morfología	35
4.3. Distribución geográfica	36
4.4. Biología	36
4.5. Mediadores químicos	41
4.6. Factores de aumento y de limitación de las poblaciones	42
4.7. Daños	43
4.8. Lucha	44



5. PARASITOS DE <i>HYLESINUS VARIUS</i> Y <i>PHOETRIBUS SCARABAEOIDES</i>	45
6. ANTECEDENTES Y OBJETIVOS	48
MATERIAL Y METODOS	
1. DESCRIPCION DE LA ZONA DE ESTUDIO	53
2. DATOS CLIMATOLOGICOS	56
3. REVISION BIBLIOGRAFICA	56
4. TRABAJO DE CAMPO	56
4.1. Ciclo biológico	56
4.1.2. Observaciones en los árboles	58
4.1.3. Observaciones en las leñas	59
4.1.3.1. Ataque a las leñas	59
4.1.3.2. Evolución de las galerías de reproducción	59
4.1.3.3. Emergencias	60
4.1.3.4. Número de generaciones	62
4.2. Parásitos y depredadores de <i>H. varius</i>	62
4.3. Distribución del escolítido	63
4.3.1. Arbol	63
4.3.2. Olivar	65
4.4. Colonización del escolítido	67
4.4.1. Arbol	67
4.4.2. Olivar	68
4.5. Estimación de la población	68
5. TRABAJO DE LABORATORIO	69
5.1. Estudio de las leñas de poda atacadas en el campo	69
5.2. Estudio de las condiciones para la reproducción	70
5.2.1. Humedad	70

5.2.2. Temperatura	70
5.2.3. Luz	71
5.3. Cría en laboratorio de <i>H. varius</i>	71
5.4. Ritmo de construcción de las galerías de reproducción y ritmo de oviposición de los adultos	72
5.5. Obtención de extractos. Bioensayos	73
5.6. Estudio de las características biológicas de los parásitos	75
6. DINAMICA DE POBLACIONES. MODELOS MATEMATICOS	78

RESULTADOS Y DISCUSION

1. CICLO BIOLOGICO DE <i>HYLESINUS VARIUS</i>	80
1.1. Generalidades	80
1.2. Alimentación I	82
1.2.1. Localización del huésped	82
1.2.2. Galerías de alimentación	84
1.2.3. Colonización del árbol	86
1.2.4. Colonización del olivar	89
1.2.5. Distribución de las galerías de alimentación en el árbol	89
1.2.6. Duración de la alimentación I	93
1.3. Invernación	94
1.3.1. Definición de invernación	94
1.3.2. Galerías de invernación	95
1.3.3. Estimación de la población invernante	96
1.3.4. Duración de la invernación	97
1.3.5. Salida de invernación	99
1.4. Alimentación II	100

1.5. Reproducción	103
1.5.1. Influencia de los factores ecológicos sobre la reproducción	104
1.5.1.1. Poda	104
1.5.1.2. Humedad	105
1.5.1.3. Luz	107
1.5.1.4. Temperatura	108
1.5.2. Ataque a las leñas de poda	109
1.5.2.1. Atracción primaria	109
1.5.2.2. Atracción secundaria	112
1.5.2.3. Curva de ataque	114
1.5.2.4. Relación entre la densidad de ataque y el diámetro de las leñas	117
1.5.3. Galerías de reproducción	118
1.5.3.1. Descripción de la galería de reproducción	118
1.5.3.2. Localización de las galerías de reproducción en las leñas	121
1.5.3.3. Construcción de la galería de reproducción	123
1.5.3.4. Longitud de las galerías	128
1.5.4. Oviposición y fecundidad	131
1.5.4.1. Oviposición	131
1.5.4.2. Ritmo de oviposición	133
1.5.4.3. Fecundidad	135
1.5.5. Reemergencias	136
1.6. Estadios de desarrollo	138
1.6.1. Huevo	138
1.6.2. Larva	140

1.6.2.1. Ritmo de construcción y duración de las galerías larvarias	141
1.6.2.2. Longitud de las galerías larvarias	144
1.6.2.3. Mortalidad por competencia larvaria	146
1.6.3. Pupa	150
1.6.4. Adulto	152
1.6.4.1. Preadulto	152
1.6.4.2. Emergencias	152
1.6.4.3. Características de los adultos	156
1.6.5. Duración del desarrollo	158
1.7. Número de generaciones	158
2. DISTRIBUCION DE <i>H. VARIUS</i> EN EL OLIVAR	161
3. DAÑOS E IMPORTANCIA ECONOMICA	163
4. CRIA EN EL LABORATORIO DE <i>H. VARIUS</i>	164
4.1. Material óptimo para la cría y su localización	164
4.2. Condiciones ambientales necesarias para el acondicionamiento de la cría	165
4.3. Ataque a las leñas	165
4.4. Rendimiento de la cría	166
4.5. Cría a partir de reemergentes y emergentes	168
5. ENEMIGOS NATURALES DE <i>H. VARIUS</i>	169
5.1. Depredadores	169
5.2. Parasitoides	171
5.2.1. Emergencias y número de generaciones	172
5.2.2. Parasitización	176
6. DINAMICA DE POBLACIONES DE <i>H. VARIUS</i> Y SUS PARASITOIDES	177
6.1. Mortalidad de las fases de desarrollo	177
6.2. Influencia de la densidad sobre la mortalidad	177

6.3. Modelo poblacional	179
6.4. Aislando la competencia larvaria del parasitismo	184
6.5. Efecto de la competencia sobre la dinámica poblacional	186
6.6. Modelando los efectos del parasitismo y la competencia sobre la dinámica poblacional	187
7. ESTUDIO BIOLÓGICO DE LOS PARASITOIDES DE <i>H. VARIUS</i> Y <i>P. SCARA</i> - <i>BAEOIDES</i>	194
7.1. Longevidad y fecundidad de <i>D. protuberans</i> y <i>C. quadrum</i>	195
7.1.1. Curva de oviposición	196
7.1.2. Influencia de la luz	196
7.2. Preferencia de las fases y estadios de desarrollo	198
7.3. Razón sexual	198
CONCLUSIONES	201
BIBLIOGRAFIA	203

INTRODUCCION

1. CARACTERISTICAS GENERALES DEL OLIVO.

El olivo, *Olea europaea* Linneo, es una de las plantas leñosas cultivadas más antigua datándose hacia los años 4000 - 3000 antes de nuestra era. DE CANDOLLE (1883) considera a Siria e Irán como la zona de origen del cultivo, otros autores (ALMEIDA, 1963 y 1965; ZOHARY y SPIEGEL-ROY, 1975) creen que las colonias fenicias en Palestina y Líbano fueron la región donde se inició el cultivo del olivo. En cualquier caso existe concordancia entre los referidos y otros autores (ACERBO, 1937; CIPERRI, 1942) respecto a que la expansión del cultivo desde su zona de origen fue provocada por la difusión de la cultura de oriente a occidente (BARRANCO y RALLO 1984).

El olivo pertenece a la familia Oleacea y se caracteriza por tener una altura media (2-3 m), la copa redondeada y el tronco grueso. Esta morfología convierte al olivo en una especie de fácil manejo para su laboreo, recolección, poda y tratamientos contra enfermedades y plagas (GARCIA FERNANDEZ 1965) frente a las variedades silvestres (*Olea europaea* var *Sylvestrius* Brot.), conocidas popularmente como acebuche, zambujo, ullastre y muchos otros, que bien quedan reducida a arbustos con ramitas rígidas y espinescentes, o bien, dan lugar a árboles de elevada talla (8-10m.) (LOPEZ GONZALEZ, 1982).

Las hojas son simples, enteras, de peciolo corto generalmente lanceoladas. La nervadura central se marca con claridad. El olivo conserva la copa siempre verde; las hojas formadas desde la primavera hasta el otoño, en realidad persisten normalmente poco más de un año. A veces, algunas hojas se conservan aún por dos años consecutivos.

Las flores son de color blanco y nacen en ramilletes. Cada ramillete tiene un número variable de flores que según LOUSSERT (1980) puede variar entre 10 y 40. Las flores están constituidas por 4 sépalos, 4 pétalos, 2 estambres y 2 carpelos. El fruto es una drupa (GUERRERO 1981).

Los períodos de actividad vital y funcional, o ciclos evolutivos del olivo, se pueden diferenciar en: el ciclo vital o biológico, el ciclo anual o solar y el ciclo de fructificación.

El ciclo vital o biológico abarca el período vegetativo, o sea desde la germinación de la semilla hasta la senectud y muerte de la planta. El olivo inicia su período juvenil (1-12 años) durante el cual se caracteriza por un crecimiento dinámico, que repercute en la formación de la planta. Iniciada la fructificación, prosigue su crecimiento aunque menos intensamente (12-50 años). La plena madurez en el olivo se puede considerar en el espacio comprendido entre los 50 y 150 años de edad. Finalmente la planta (150-200 años en adelante) comienza a manifestar síntomas de envejecimiento, lo que trae consigo una disminución de la producción.

El ciclo anual o solar comprende las principales manifestaciones fenológicas, pudiendo considerarse (AZZI, 1938) seis períodos: 1, desde el final de la recolección hasta el comienzo de la actividad vegetativa, en primavera; 2, desde este momento hasta el inicio de la floración; 3, desde floración a fructificación; 4, de fructificación a inicio de la maduración; 5, maduración; 6, desde la madurez hasta el comienzo de la diferenciación de yemas.

El ciclo de la fructificación se inicia con la diferenciación de yemas, y termina con la maduración del fruto. En el olivo, la diferenciación de yemas tiene lugar 10 a 15 días después del comienzo de la actividad vegetativa primaveral, y la maduración de la aceituna ocurre en los meses finales de ese mismo año. El ciclo de la fructificación del olivo comprende las siguientes etapas: 1, desde el comienzo de la diferenciación de yemas hasta la antesis; 2, de la antesis a fin de fecundación; 3, desde el cuaje del fruto a la formación de la drupa; 4, desde el endurecimiento del endocarpio hasta la maduración fisiológica de la aceituna; y 5, desde la maduración hasta la diferenciación de yemas.

En cuanto a su distribución, el olivo se extiende principalmente por la cuenca mediterránea implantándose en el último siglo en California (E.E.U.U.) y Sudamérica. También se puede encontrar en puntos aislados como Australia o Sudáfrica.

En líneas generales, las zonas olivareras españolas están situadas en las costas del Sur y Levante, desde donde se extienden muy al interior de la Península, a través de la cuenca de los ríos Tajo, Guadiana, Guadalquivir, Ebro y Júcar, principalmente.

El cultivo del olivo ocupa desde antiguo un lugar de primerísimo plano en la agricultura española. Sus productos (aceite y aceituna de mesa) han sido y continúan siendo en la actualidad, la principal fuente de materia grasa para cubrir las necesidades de la población, e incluso para la exportación, con valores medios anuales de aproximadamente 200.000 tm.

La superficie nacional dedicada al cultivo del olivo se calcula, según datos recientes del Consejo Oleícola Internacional (1992), en 2.087.000 has, cerca del 11 % del total de superficie labrada, (1.281.735 has en Andalucía) de las cuales el 7.2 % corresponde a aceituna de mesa y el 4.8 % están en regadío. La producción nacional media es de 2.294,4 miles de Tm anuales, de las cuales un 93.3% aproximadamente corresponde a aceitunas para almazara (en Italia y Grecia las producciones medias anuales son del orden de las 3.083 y 1.054 miles de Tm., respectivamente). En cuanto a Andalucía Oriental, Jaén es la provincia más importante de España en superficie cultivada de olivar. Granada alcanza una producción media en los últimos años de 109,0 miles de Tm.

2. AGENTES NOCIVOS AL OLIVO. ENTOMOFAUNA.

Como todas las plantas, el olivo puede sufrir daños o alteraciones en sus funciones normales, debido a la acción de diversos agentes. Estos los podemos clasificar en: 1, agentes de origen no parasitario, entre los que se incluirían los edáficos y climáticos, y 2, agentes de origen parasitario, entre los que se encontrarían a los microorganismos (virus y bacterias), los vegetales (hongos, líquenes, musgos y angiospermas) y los animales (nematodos, insectos, arácnidos, aves y mamíferos).

La tabla 1 (DE ANDRES, 1991) muestra el porcentaje de pérdida, a nivel nacional, en el olivar para cada agente nocivo y los daños estimados en Tm. de aceitunas, al año. A partir de esta tabla se deduce que el porcentaje de pérdidas debidas exclusivamente a insectos es del 26.3% .

Agente nocivo	Media ponderada	Daños anuales en Tm.
Heladas o fríos	5,42	154.133
Granizo	1,63	46.353
Viento	2,48	70.526
Sequía	12,78	363.436
Otros agentes climáticos, o varios agrupados	6,25	
<i>Pseudomonas savastanoi</i> (Erw. Smith) Stevens (Verrugas) ..	1,33	37.822
<i>Gloeosporium olivarum</i> Alm (Lepra del olivo)	2,59	73.654
<i>Cyloconium oleaginum</i> Cast. (Repilo)	6,16	175.177
Otras criptógamas, o varias agrupadas	1,59	
Malas hierbas	1,76	
<i>Liothrips oleae</i> Costa (Piojo negro del olivo)	2,15	61.141
<i>Coccus oleae</i> Oliv. y <i>Capnodium elaeophilum</i> Prill. (Conchilla de la tizne y negrilla)	3,45	98.110
<i>Prays oleae</i> Bern. (Polilla del olivo)	8,63	245.419
<i>Phloeotribus scarabaeoides</i> Bern. (Barrenillo del olivo) ..	1,38	39.244
<i>Dacus oleae</i> Rossi (Mosca del olivo)	3,05	86.735
Otros animales, o varios agrupados	1,98	
Total	62,63	

Tabla 1. Porcentajes medios de pérdidas y daños en toneladas, anuales para cada agente nocivo del olivo (tomada de DE ANDRÉS, 1991).

La entomofauna asociada al olivo, salvo en zonas marginales de condiciones agroclimáticas particularmente desfavorables, es muy amplia y diversificada, y su composición e importancia suele variar grandemente de una a otra región, e incluso de una a otra zona.

En la tabla 2 se ha resumido un inventario comparativo de la entomofauna del olivo en cuatro países muy diferentes desde el punto de vista ecológico (ARAMBOURG, 1975).

Por otra parte, la incidencia de la acción de los principales insectos fitófagos en el olivar de los países de la cuenca del Mediterráneo, se muestra en la tabla 3 (ARAMBOURG, 1975).

Tabla 2. Composición de la entomofauna fitófaga del olivo en cuatro zonas ecológicas distintas.

Insectos	España	Grecia	Siria	Túnez
COLEOPTEROS				
<i>Apion</i> sp			+	
<i>Otiorrhynchus</i> sp		+	+	+
<i>Otiorrhynchus meridionalis</i> Gyllh.	+			
<i>Cionus fraxini</i> De Geer.		+		
<i>Rhynchites ruber</i> Fairm.		+		
<i>Polydrosus xanthopus</i> Gyllh.	+			
<i>Lytta vesicatoria</i> L.	+	+		
<i>Omophlus longicornis</i> Bert.		+		
<i>Anoxia villosa</i> F.	+			
<i>Vesperus xatarti</i> Duf.	+			
<i>Hylesinus oleiperda</i> Bern.	+	+	+	+
<i>Phloeotribus scarabaeoides</i> Bern.	+	+	+	+
<i>Leperesinus fraxini</i> Panz.	+	+		
DIPTEROS				
<i>Asynapta furcifer</i> Barnes		+		
<i>Clinodiplosis oleisuga</i> Targ.	+	+	+	
<i>Perisia oleae</i> Loew.		+	+	
<i>Dacus oleae</i> Gmel.	+	+	+	+
LEPIDOPTEROS				
<i>Zeuzera pyrina</i> L.	+		+	
<i>Cossus cossus</i> L.		+		
<i>Oecophylla lembius neglectus</i> Mill.	+	+	+	+
<i>Cacochroa permixtella</i> Hs.			+	
<i>Euzophera pinguis</i> Hw.	+			
<i>Prays oleae</i> Bern.	+	+	+	+

Tabla 2 (Continuación)

<i>Margaronia unionalis</i> Hb.	+	+	+	+
<i>Acherontia atropos</i> L.				+
<i>Problepsis ocellata</i> Friv.		+		
<i>Hemeriphila japygiaria</i> Costa		+		
<i>Hybernia bajaran</i> Schiff.		+		
HEMIPTEROS				
<i>Cicada orni</i> L.	+	+		
<i>Pyrrhocornis apterus</i> L.	+			
<i>Hysteropterum gryllioides</i> F.	+	+	+	
<i>Euphyllura olivina</i> Costa	+	+	+	+
<i>Aleurolobus olivinus</i> Silv.	+	+	+	
<i>Prociphilus oleae</i> Kor.		+		
<i>Lepidosaphes ulmi</i> L.	+	+		
<i>Lepidosaphes</i> sp				+
<i>Parlatoria oleae</i> Colv.	+	+	+	+
<i>Aspidiotus hederæ</i> Vallot	+	+		
<i>Chrysomphalus dictyospermi</i> Morg.	+	+		
<i>Aonidiella aurantii</i> Masr.		+		
<i>Leucaspis riceae</i> Targ.		+	+	
<i>Quadraspidotus ostreaeformis</i> Curt.	+			
<i>Pollinia pollini</i> Costa	+	+		
<i>Saissetia oleae</i> Bern.	+	+	+	+
<i>Philippia oleae</i> Costa	+	+		
<i>Coccus hesperidum</i> L.		+		
<i>Euphilippia olivina</i> Berl. y Silv.		+		
<i>Pseudodoccus adonidum</i> L.	+			
<i>Pseudodoccus citri</i> Rossi	+			
<i>Pseudodoccus</i> sp			+	
THYSASOPTEROS				
<i>Liothrips oleae</i> Costa	+	+		+

Insectos	Argelia	España	Francia	Grecia	Israel	Italia	Líbano	Libia	Marruecos	Portugal	Siria	Túnez	Turquía	Yugoslavia
THYSANÓPTEROS														
<i>Lilthrips oleae</i>	X	XXX	X	X	?	X	X	X	X	X	?	XX	?	XX
HEMIPTEROS														
<i>Euphyllura olivina</i>	X	XX	X	X	?	X	X	XX	XX	?	X	XXX	X	XX
<i>Parlatoria oleae</i>	?	X	X	X	X	X	X	X	X	?	X	X	XX	X
<i>Aspidiotus hederae</i>	?	X	X	XX	?	?	X	X	?	?	?	?	?	?
<i>Lepidosaphes ulmi</i>	?	X	?	X	?	?	?	?	?	?	?	X	?	?
<i>Pollinia pollini</i>	X	X	—	X	?	?	X	X	?	?	?	XX	?	?
<i>Saissetia oleae</i>	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX
LEPIDÓPTEROS														
<i>Prays oleae</i>	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX
<i>Oecophyllembius neglectus</i>	?	X	X	X	X	X	X	?	?	?	X	X	X	X
<i>Margaronia unionalis</i>	?	X	X	X	X	X	X	?	?	?	X	X	X	X
<i>Euzophera pinguis</i>	?	XX	—	?	?	?	?	?	?	?	?	XXX	?	XX
<i>Zeuzera pyrina</i>	?	X	—	—	XXX	—	XXX	?	?	?	XXX	—	?	XX
COLEÓPTEROS														
<i>Hylesinus oleiperda</i>	?	X	X	X	?	XX	?	?	?	?	X	XXX	?	?
<i>Phloetribus scarabaecides</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	XX	X	X	X	X	X
DÍPTEROS														
<i>Perrisia oleae</i>	?	—	—	X	?	—	XXX	—	?	?	XXX	—	?	?
<i>Clinodiptosis oleisuga</i>	?	X	X	XX	?	?	XX	?	?	?	XXX	—	?	?
<i>Dacus oleae</i>	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX

Tabla 3. Incidencia de la acción de los principales insectos fitófagos en el olivar de algunos países circunmediterráneos. X: sin importancia económica, XX: importancia económica media, localizada o discontinua, XXX: gran importancia económica, ?: sin datos, -: no existe. (tomada de ARAMBOURG, 1975).

3. CARACTERISTICAS GENERALES DE LOS ESCOLITIDOS

3.1. Características morfológicas.

3.1.1. Morfología externa de los adultos.

Los escolítidos adultos son cilíndricos, negros o pardos, de pequeño tamaño, que varía según especies, desde algo menos de 1 mm. hasta 1 cm. de longitud.

La cabeza es de forma globulosa, subsférica, componiéndose de diferentes piezas fuertemente fusionadas. Las mandíbulas son muy robustas, como en todos los xilófagos, provistos de largas denticulaciones más o menos irregulares sobre su cara interna y de un apófisis molar (pseudomola). Las antenas están compuestas por tres partes distintas que son: el escapo, el funículo y la maza (Fig. 1 B). Esta última, está formada por un número variable de artejos (uno a seis) fuertemente fusionados, con excepción de los *Phloeotribinina* en los que aparecen independientes. Los caracteres de las antenas tienen importancia capital para la clasificación de géneros y especies. Por detrás de las antenas se encuentran los ojos que son laterales, aplastados, ovalados o reniformes, a menudo escotados, e incluso divididos en dos masas separadas (*Polygraphus*, *Xyloterus*).

El pronoto es voluminoso, robusto, cubriendo, a veces, la cabeza puede ser redondeado, abombado, subparalelepípedo o profundamente escotado (machos de ciertos *Xyleborus*). Su microescultura compuesta de granulos, espículas, tubérculos y de una puntuación variable, ofrece

excelentes caracteres específicos de diferenciación.

Las patas son robustas y rechonchas como en ciertos curculionidos. Las coxas son redondeadas u ovoides, profundamente metidas en las cavidades cotiloides. Las coxas posteriores más alargadas y estrechas recubren lateralmente los primeros urosternitos. El trocanter está reducido, el femur es ancho y corto y la tibia es variable. El tarso presenta cinco artejos aunque, a veces, presenta sólo tres por la reducción del cuarto artejo que se introduce en el tercer artejo. Este último es bilobulado, cordiforme o cilíndrico. La cara plantar del tarso esta a menudo recubierta de "brochetas". El último artejo es alargado y termina en un gancho bífido.

Los élitros, fuertemente quitinizados, se presentan bajo tres grandes tipos: rectos y subrectangulares (*Scolitini*), redondeados posteriormente (*Hylesini*) o provistos de una fuerte inclinación posterior, formando una verdadera excavación (*Ipini*). La ornamentación cuticular es extremadamente variable ofreciendo caracteres de determinación (pilosidad, tuberculos, escamillas, puntuación de las estrías y de las interestrías).

Las alas responden a dos tipos importantes según posean o no un lóbulo anal.

El abdomen está compuesto por ocho segmentos. Los ocho terguitos son generalmente bien visibles por debajo de los élitros y de las alas. En el séptimo se observa, en algunas especies, una zona finamente estriada que forma sobre la que frota el borde interno rugoso del élitro

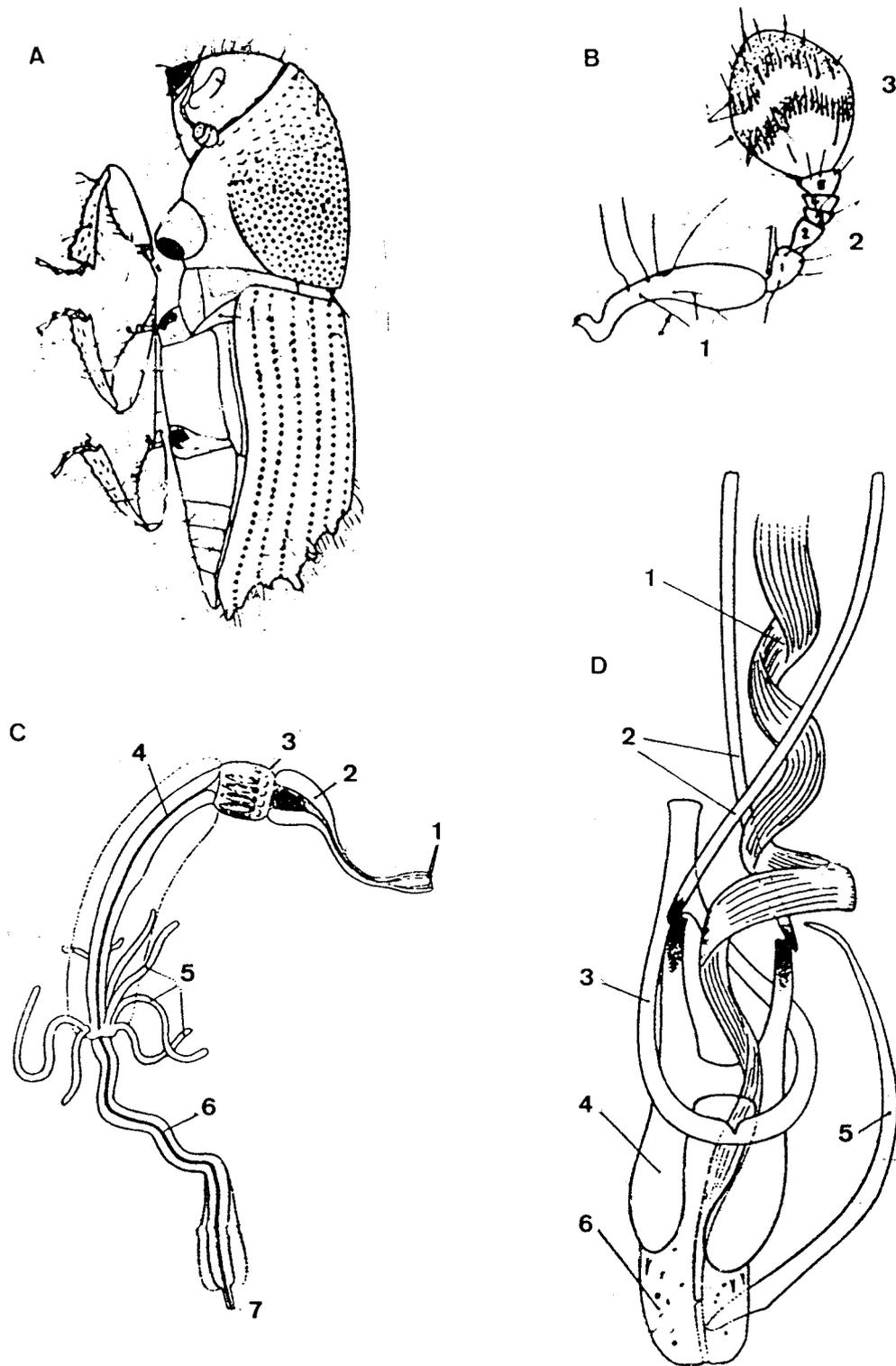


Figura 1. A. Vista lateral de un escolítido. B. Detalle de las antenas; 1: escapo, 2: funículo, 3: maza. C. Aparato digestivo; 1: faringe, 2: buche, 3: proventriculo, 4: intestino medio, 5: tubos de Malpigi, 6: intestino posterior, 7: ampolla rectal. D. Aparato genital masculino; 1: canal eyaculador, 2: apófisis basales, 3: anillo, 4: placas dorsales, 5: espícula gastral, 6: cuerpo del pene.

constituyendose el aparato estridulante. La abertura genital aparece entre los octavos terguitos y esternitos. Las uropleuras, poco quitinizadas, portan las aberturas de los estigmas cuyo número varía de cinco a ocho según las especies.

3.1.2. Morfología interna de los adultos

La estructura del tubo digestivo de los escolítidos se parece mucho al de ciertos curculionidos xylofagos al presentar ambos un proventriculo lamelar masticador (Fig. 1 C).

El intestino anterior se compone de una corta faringe dilatada a nivel de la epifaringe e hipofaringe. Se encuentra en seguida el esófago, bastante traslucido, se dilata fuertemente a nivel del protorax para formar el buche, cuya pared interna es espesa y está tapizada de finas espículas dirigidas en todos los sentidos. En la parte posterior del intestino anterior se aloja el proventriculo. Este órgano, con forma de pirámide truncada, tiene capacidad de contraerse y dilatarse y presenta una serie de placas que constituyen el aparato masticador con el que los alimentos son fraccionados y tamizados antes de penetrar en el intestino medio. El intestino anterior y el medio están separados por un estrangulamiento, el cardias, situado al final del proventriculo. En la parte posterior del intestino medio se encuentran los tubos de Malpigi en número de seis. A continuación aparece el intestino posterior que acaba en una ampolla rectal, a veces, fuertemente quitinizada.

Las glándulas salivares maxilares aparecen siempre bien desarrolladas tanto en adultos como en las larvas. Son tubulares, largas

y desembocan en la cara dorsal de la base del maxilar a nivel del ángulo infero-interno del estipe.

En cuanto al aparato reproductor, el aparato genital masculino está constituido por una parte interna (testículos y glándulas accesorias) y una parte externa, quitinosa (el aparato copulador). Los testículos son esféricos, ovalados, alargados, simples o lobulados. El canal deferente se dilata en su base en una vesícula seminal, antes de reunirse con el canal eyaculador. A este nivel desembocan las glándulas accesorias en un número de dos pares (un par por testículo).

El aparato copulador tiene importancia desde el punto de vista sistemático. Está constituido por una serie de piezas quitinosas retractiles que se alojan en la cavidad abdominal en el segmento octavo. Estas piezas son (fig. 1 D): el cuerpo del pene, el anillo, la espícula gastral, las placas dorsales y las apófisis basales.

El aparato genital femenino está compuesto por los ovarios, los oviductos, la vagina, la bolsa copulatriz y las glándulas seminales con sus conductos correspondientes.

Los ovarios de forma alargada, lanceolada, comunican con un largo útero por dos oviductos muy cortos; el útero termina en la vagina que posee una expansión interna fusiforme, la bolsa copulatriz, la cual, aplicada sobre el octavo esternito recibe el conducto del receptáculo seminal en el que se ajusta el canal del pene en el momento del acoplamiento.

3.1.3. El huevo, la larva y la pupa.

La forma del huevo de los escolítidos es elíptica, alargada, o esférica; esta última forma es la más frecuente. Su coloración es blanca, su aspecto liso, mate o brillante y el corion no lleva ninguna microescultura visible.

La larva de los escolítidos pasa por cinco estados sucesivos siendo las características morfológicas de los primeros notablemente diferentes de las de los últimos. Se caracterizan por ser de tipo oligopódico ápodo, desprovistas de patas torácicas y de mamelones abdominales. Su forma es subcilíndrica, curvada (Fig. 2 A), de tegumentos blancos, decolorados salvo a nivel de las zonas espesas naturales. Las mándibulas están desprovistas de apófisis molar.

Por último, es probable que las pupas ofrezcan buenos caracteres de diferenciación localizados tanto sobre los tergitos abdominales, donde se encuentran una disposición particular de espinas, como sobre el último segmento abdominal el cual porta protuberancias quitinosas externas muy variables (Fig. 2 B). Este estadio no dura en la mayor parte de las especies más que algunos días o algunas semanas.

3.2. Biología.

3.2.1. Repartición de sexos y fecundidad.

El dimorfismo sexual es acusado en la mayoría de los escolítidos, siendo el macho y la hembra diferentes en cuanto a tamaño, funcionalidad

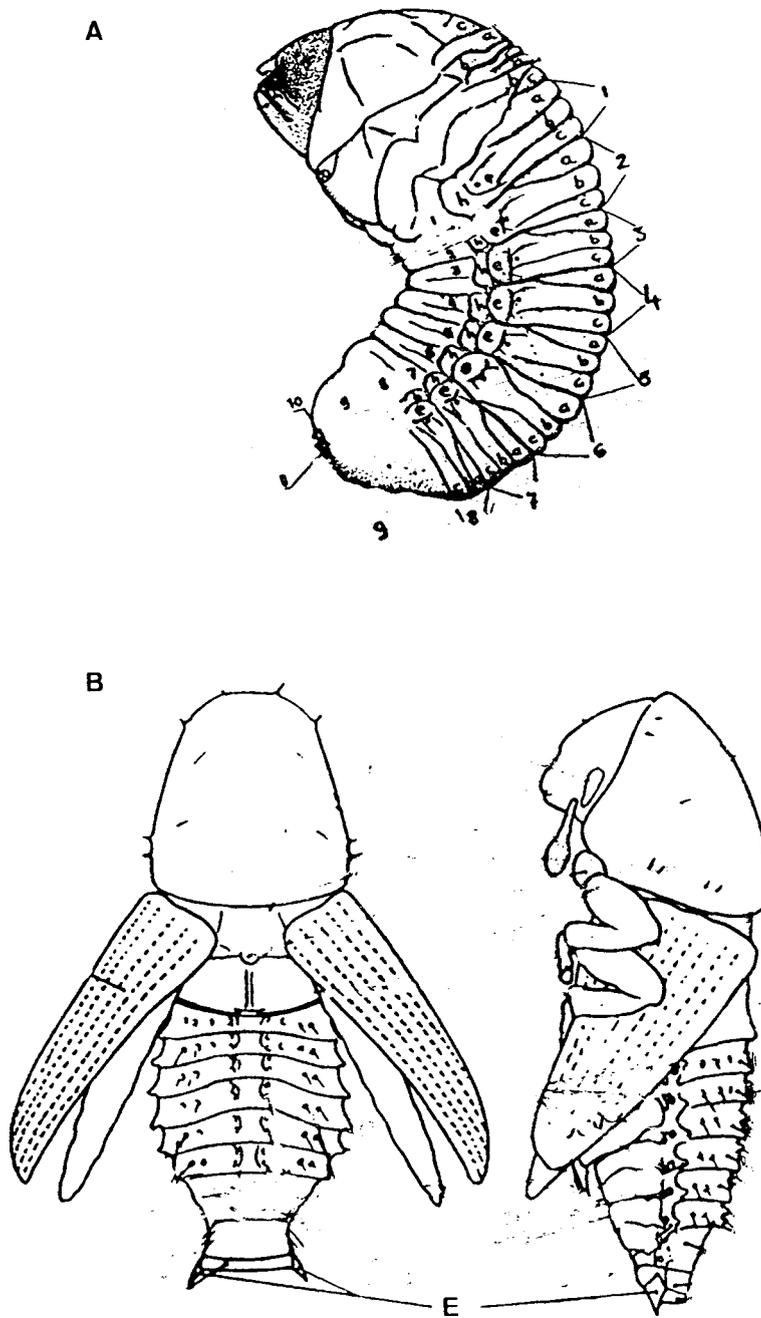
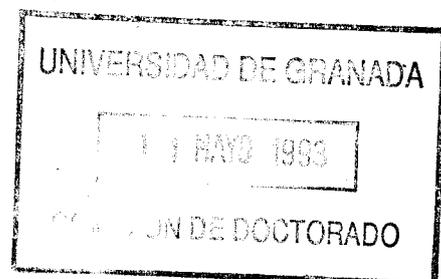


Figura 2. A. Larva mostrando los diez segmentos abdominales. B. Vista dorsal y lateral de la pupa; E: espinas caudales

de las alas, microescultura, puntuación o pilosidad de cabeza, pronoto y élitros, etc.

En las especies monógamas, el número de machos es similar al de hembras (*Scolytini*), mientras que en las polígamas, en las que las galerías son de forma estrellada (*Pityogenes*, *Pityokteines*, *Pityophthorus*, *Popygraphus*, ciertos *Ips*, etc) se encuentra en una misma colonia un macho por dos, tres, cuatro hembras o, a veces, más. En los *Xyleborus*, los machos son menos numerosos, en *X. dryographus* se encuentra un macho por catorce hembras; en *X. pfeili* y *X. cryptographus*, la desproporción es aún mucho más grande. En los *Hypothenemus* los machos son incluso desconocidos en muchas especies. La partenogénesis, sin embargo, no ha sido señalada en los escolítidos como en ciertos curculionidos (*Otiorrhynchus*). La poliandria es normal en los *Platypus* librandose en las galerías profundas de éstos combates entre los machos.

El número de huevos puestos por una hembra varía mucho no sólomente de un género a otro, sino también entre las especies de un mismo género. Este número puede igualmente ser variable en una misma especie dependiendo del clima o del habitat. No se ha precisado con exactitud el número de huevos para muchas especies, aunque ha sido citado para las siguientes: *Hylastinus obscurus*, seis (WEBSTER, 1910); *S. rugulosus*, cien (GOIDANICH, 1938); *Chaetoptelius vestitus*, de veinticinco a treinticinco (COSTANTINO, 1937); *Ips typographus*, veinte (FUCHS, 1915), *Phloeotribus scarabaeoides*, de cincuenta a ochenta y *Hylesinus varius*, de sesenta a ochenta (RUSSO, 1938), *Cryphalus*, diez a doce, *Hylesinus oleiperda*, de quince a veinte y *Anisandrus dispar*, de cuarentacinco a cincuentacinco (BALACHOWSKY, 1949).



3.2.2. Galerías.

Los escolítidos viven en colonias populosas en las que, a veces, se observa el esbozo de una vida social organizada. Estas colonias se desarrollan en las galerías, de formas muy variadas y construidas sobre los tejidos leñosos, introducidas a nivel de la corteza (corticales), a nivel del floema (subcorticales) o en la profundidad de la madera (profundas). Estas últimas son familiares y se encuentran en el grupo de los micófagos.

A pesar de la variedad de formas que podemos encontrar en las galerías, éstas son sin embargo, bastante constantes para una especie determinada, siendo posible, teniendo en cuenta una serie de factores secundarios (naturaleza de la planta huésped, habitat, grado de vegetación del árbol, emplazamiento de la colonia), identificar una especie por el examen de sus galerías. En el sistema de galerías de los escolítidos se distingue:

1. Galerías de reproducción.

Consta de las siguientes partes:

- Un orificio de entrada seguido por un pasillo de penetración de pequeña longitud (salvo en los micófagos) construido por el macho o la hembra o, a veces, por los dos sexos, de forma perpendicular al eje del árbol o de la rama. Este pasillo termina en la galería de puesta o galería maternal. El orificio de entrada se sitúa en la base de las galerías simples y en el medio de las galerías dobles y estrelladas. En

ciertas especies (*Blastophagus piniperda* L., *Dendroctonus micans* Kug.) el orificio de entrada presenta un cono de resina. En las especies monógamas el pasillo de penetración sirve frecuentemente como cámara de acoplamiento, produciéndose a este nivel la copulación. El orificio de entrada sirve también como orificio de evacuación de serrín y otros restos acumulados en la galería materna.

- Galerías de puesta o galerías maternas. Estas galerías construidas exclusivamente por los adultos constituyen la base de la colonia, siendo su función la de alojar a la puesta. Su diámetro es igual a lo largo de toda su longitud y son limpiadas constantemente de excrementos.

Los huevos son depositados en pequeñas celdillas en los laterales de la galería y fijados por un cemento secretado por la hembra y una mezcla de restos de serrín. Según los sistemas, los huevos están muy próximos o muy separados los unos de otros. En las especies monógamas se encuentra, a veces, al principio de la galería materna un alargamiento que forma un vestíbulo o cámara de acoplamiento. En las especies bígamas o polígamas, el vestíbulo se sitúa en el medio o sobre el recorrido de la galería materna formando una hendidura lateral, o bien, formando una superficie grande central de la que radian las galerías maternas (tipo estrella).

En ciertos casos se han observado a lo largo de la galería maternal perforaciones que comunican con el exterior, que han recibido el nombre de orificios de aireación; de hecho se trata de cámaras de acoplamiento de un tipo especial como lo ha demostrado CHEWYREUV (1905) en *Scolytus*

ratzeburgi JANS. en el que el macho fecunda a la hembra en estos orificios a medida que progresa en la galería. Estos orificios pueden también servir de evacuación de serrín y otros restos.

En las galerías familiares de los micófagos, una parte del sistema es reservada para la acumulación de restos orgánicos, cadáveres, parásitos, etc siendo taponada, una vez llena, con serrín aglomerado con micelio de hongos.

- Galerías larvarias. Estas galerías parten de la materna y son construidas por las larvas. Su diámetro es progresivamente mayor terminando en una cámara donde la larva llega al final de su crecimiento y se transforma en pupa; es la cámara pupal.

Las galerías larvarias son rellenas de excrementos proveniente de la deyección larvaria obstruyendo completamente su luz. Se disponen de forma más o menos paralela entre ellas o de forma divergente, siendo raro que se entrecrucen en el mismo plano. El número, la longitud, la forma, el diámetro y la profundidad de estas galerías son caracteres específicos.

En la galería familiar de los micófagos (todos los *Xyleborina*, *Xyloterina*, *Platipodinae*, *Gnathotrichina*, etc...), no existen galerías larvarias construidas por las larvas, observandose todo lo más en ciertas especies un alargamiento de las galerías de puesta que constituyen una cámara familiar larvaria (*Xyleborus saxeseni* RATZ).

Una vez formados los adultos en estas galerías construyen un

orificios de salida de aspecto similar al orificio de entrada quedando la corteza cribada por numerosas perforaciones de salida. En los micófagos los adultos no construyen un orificio de salida, sino que siguen las, a menudo complicadas, galerías maternas para salir al exterior.

2. Galerías de invernación o de estivación.

Los adultos después de su salida de la galería de reproducción y de su dispersión pueden quedar resguardados durante un largo periodo, coincidente con las condiciones adversas, en galerías especiales de individuos aislados introducidas profundamente en la corteza o en la madera.

3. Galerías de alimentación.

Estas galerías se encuentran en los organos verdes y turgentes como hojas y brotes. Son construidas por los adultos durante el periodo vegetativo, siendo esta alimentación complementaria e indispensable para la maduración de los órganos genitales.

4. Galerías de exploración.

A menudo, antes de comenzar la construcción de una galería materna, la hembra "explora" la corteza mediante orificios de entrada que son abandonados no llevándose a termino la construcción de la galería. Estas galerías u orificios de exploración son particularmente numerosos en los micófagos.

5. Galerías abandonadas.

Estas son galerías que tras su buen comienzo son abandonadas como consecuencia de la reacción de la planta huésped que produce un flujo de resina o goma que puede destruir la galería.

6. Galerías de regeneración.

Son galerías irregulares. La hembra tras una primera puesta, se alimenta en la misma galería por alargamiento de una extremidad o de un punto cualquiera, para después recomenzar la puesta con la construcción de una nueva galería (*Phloeophthorus spinulosus* REY.). A veces, después de la primera puesta, la hembra abandona la galería pasando por un estado nutricional exterior, formando a continuación una segunda galería de puesta, generalmente, menos prolífica y más irregular.

7. Galerías "mezcla".

Ciertas especies nidifican en las galerías de otras especies. Así, por ejemplo, *Hypothenemus aspericollis* WOLI. se encuentra normalmente en Africa del Norte en las galerías de *Hypoborus ficus* ER.

3.2.2.1. Tipos de galerías de reproducción.

1. Galerías corticales y subcorticales. Estas galerías se encuentran en la espesura de la corteza (tipo *Scolytus scolytus* F.) o más profundamente, impresionando la albura persistiendo su dibujo en el árbol descortezado (tipo *Phloeotribus scarabaeoides* BERN.). En una misma

especie se pueden encontrar según la localización de la galería (rama o tronco) o la edad del árbol (joven o viejo), galerías que impresionan la corteza o la albura. Dentro de estas galerías encontramos los siguientes tipos:

A. Galerías longitudinales. La galería materna está dirigida paralelamente al sentido de las fibras o del eje del árbol.

A.1. Galería longitudinal simple. Galería construida de abajo hacia arriba sin vestibulo inicial o central (tipo *Blastophagus piniperda* L. (fig. 3A), o con vestibulo inicial (tipo *Scolytus mali* BECHT.).

A.2. Galería longitudinal doble. Galería materna separada en su mitad por una cámara de acoplamiento (tipo *Ips typographus* L.) (fig. 3B).

A.3. Galería longitudinal ramosa, en candelabro o en bayoneta. Tipo *Taphrorychus villifrons* DUF. (fig. 3C).

B. Galerías transversales. La galería materna está dirigida perpendicularmente al sentido de las fibras o al eje del árbol. Dentro de estas galerías encontramos los siguientes tipos:

B.1. Galería transversal simple. Galería desprovista de vestibulo o cámara de acoplamiento (tipo *Scolytus intricatus* RATZ.).

B.2. Galería transversal doble. Galería separada en su mitad por una cámara de acoplamiento central (galería acolada tipo *Hylesinus varius* F.) (fig.3D) o no (tipo *Pteleobius kraatzi* EICHH.) (fig. 3E).

C. Galerías en estrella. La galería presenta una cámara de acoplamiento central excavada por el macho de donde parten un número variable de galerías de puesta ocupadas cada una por una hembra. Este sistema es propio de las especies polígamas.

C.1. Galería estrellada con brazos longitudinales. Las galerías maternas siguen sensiblemente el sentido de las fibras por encima y por debajo de la cámara de acoplamiento (tipo *Ips acuminatus* GYLL.).

C.2. Galería estrellada con brazos transversales. Las galerías maternas se construyen perpendicularmente al sentido de las fibras (*Pytiokteines vorontzovi* JACOBS.).

C.3. Galería estrellada clásica irradiada. Las galerías maternas parten de la cámara de acoplamiento en todos los sentidos (Fig. 3F). Tipo *Pitiogenes chalcographus* L.

C.4. Falsa estrella o "sol". La galería materna es subcircular y los huevos depositados alrededor de ésta, sobre las paredes externas. Las galerías larvarias irradian en todos los sentidos formando la estrella (Fig. 3G). Tipo *Cryphalus piceae* RATZ.

C.5. Galerías familiares irregulares. La galería materna es irregular, larga, los huevos son depuestos de forma desordenada; las larvas agrandan la galería a medida que van creciendo sin que se observen unas galerías larvarias propiamente dichas. Tipo *Dendroctonus micans* KULGELM.

C.6. Galerías irregulares de tipo variado. Galería materna en muesca, espolón, semicircular, galerías de regeneración, etc. Son aquellas galerías que no se ajustan a ninguna de las descritas anteriormente. Tipo *Taphrorychus bicolor* HERBST.

2. Galerías penetrantes. Son las galerías familiares de los micófagos. Se caracterizan por penetrar profundamente en la madera a través de un pasillo de entrada, construido por las hembras, a partir del cual se ramifican las galerías secundarias sobre las que tiene lugar la puesta. Las larvas no crecen nunca sobre galerías larvarias alimentándose exclusivamente de los hongos *ambrosia* que tapizan las paredes de la galería transformada en una auténtica cámara de cría de hongos. Dentro de estas galerías encontramos los siguientes tipos:

A. Galería familiar en escalones. Las galerías de puesta constituyen escalones regulares, de tamaño idéntico, con ramas hacia arriba y hacia abajo del pasillo de penetración (Fig. 3H). Tipo *Xyloterina*.

B. Galería familiar bifurcada. La galería de penetración se divide en varias ramas sobre las que se construyen perpendicularmente galerías de puesta cortas donde las larvas evolucionan (Fig. 3I, 3J). Tipo *Anisandrus dispar* F.

C. Galería penetrante con cámara familiar. Tras el pasillo de penetración se forma una gran cámara donde los huevos son depositados de forma desordenada creándose una cámara familiar donde viven también los adultos (Fig. 3K bis). Tipo *Xyleborus saxeseni* RATZ.

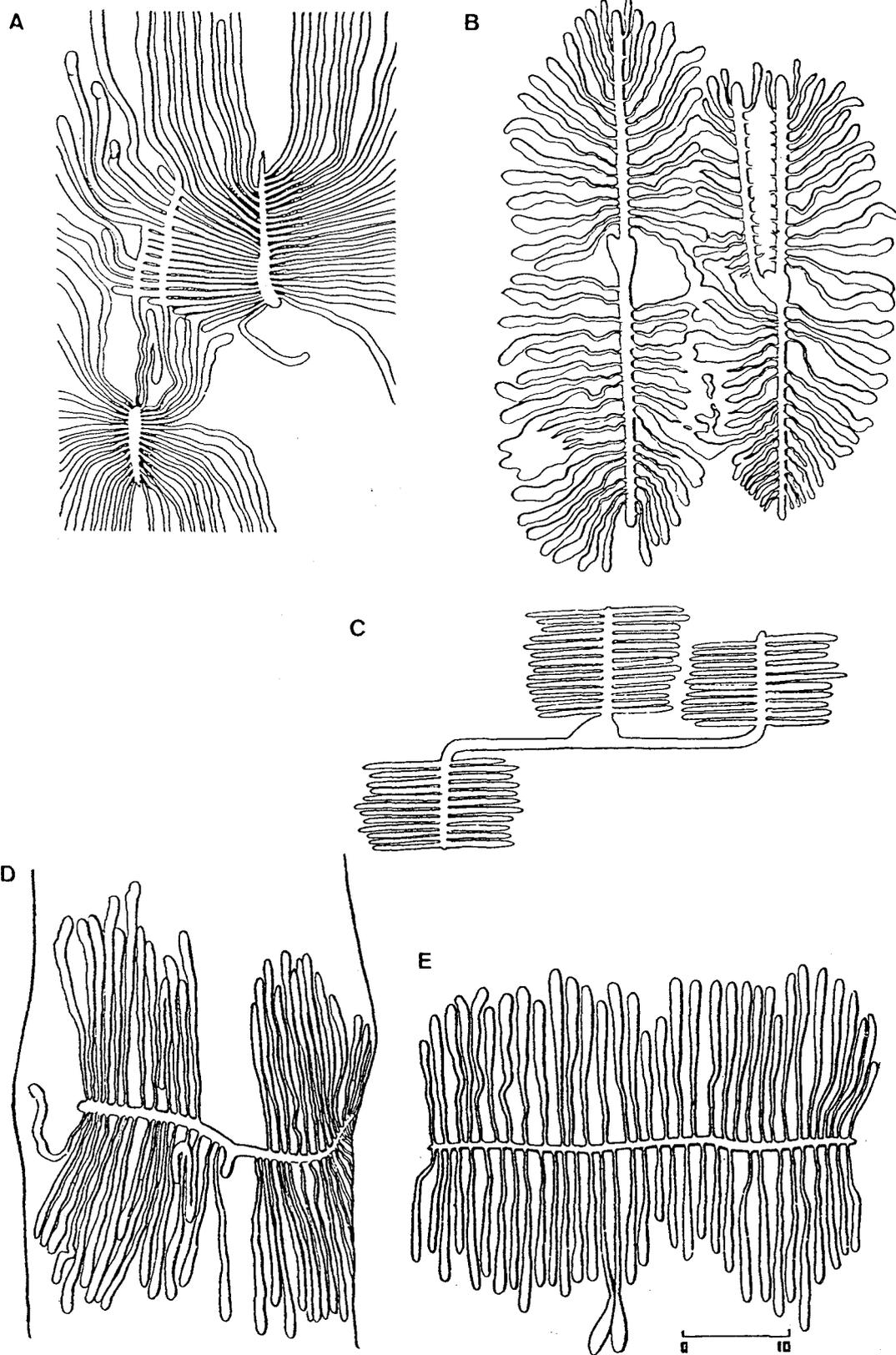


Figura 3. Tipos de galerías de reproducción. A. Longitudinal simple. B. Longitudinal doble. C. Longitudinal ramosa. D y E. Transversal doble.

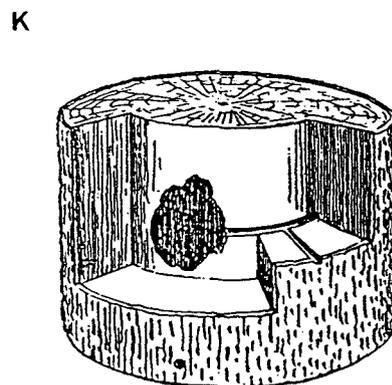
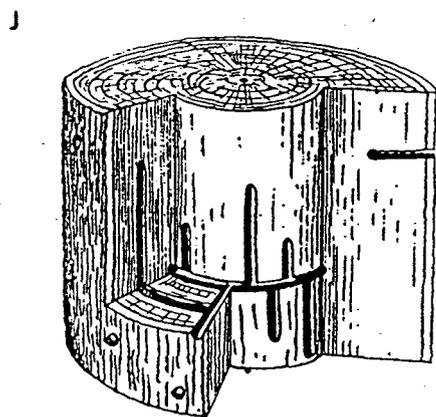
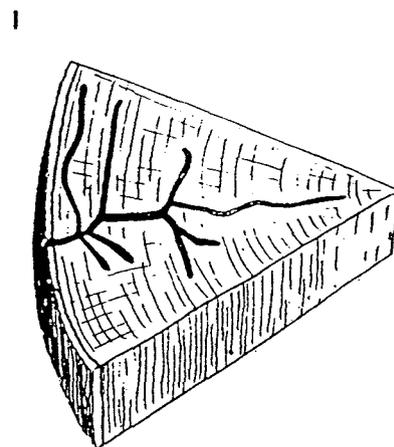
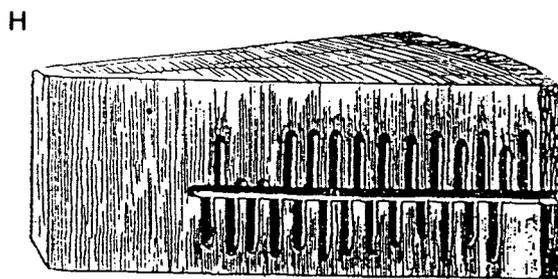
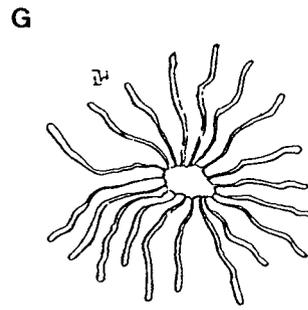
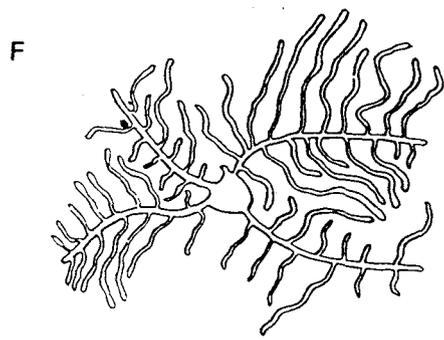


Figura 3 (continuación). F. Estrellada. G. Falsa estrella. H. Familiar en escalones. I y J. Familiar bifurcada. K. Penetrante con cámara familiar.

3.2.3. Número de generaciones. Dispersión. Invernación.

El número de generaciones de los escolítidos varía, principalmente con el clima. La mayor parte de las especies de nuestra fauna poseen una o dos generaciones por año, aunque puede ser más e incluso variar en una misma especie. *Scolytus rugulosus*, por ejemplo, suele tener dos generaciones en nuestros climas, pero se ha observado en algún caso (GOIDANICH, 1935) una única generación anual. *Hypoborus ficus*, ordinariamente de tres generaciones, puede llegar a cuatro en Argelia, etc.

El abandono de las galerías por parte de los adultos tiene lugar en primavera, en verano e incluso en otoño, según clima, número de generaciones y especie. El vuelo de dispersión lo efectúan de día, o en los atardeceres en verano; en general, es muy sostenido, recorriendo a veces grandes distancias, debido a la influencia de las corrientes aéreas y al viento.

La invernación puede tener lugar, en estado de larva en el interior de las galerías de reproducción, o en estado adulto. En éste último caso se puede encontrar al imago inmaduro en la cámara pupal o al adulto, propiamente dicho, en las galerías de invernación, construidas con independencia de la galería de reproducción.

3.2.4. Plantas huésped. Habitat.

Los escolítidos dependen, salvo alguna excepción, de las plantas leñosas que constituyen su habitat. Hay que distinguir la fauna de las

coníferas, la más rica en especies, de la fauna de las frondosas. Estos dos grupos vegetales son habitados por colonias muy diferentes y, a menudo, incluso géneros que son exclusivos para cada grupo como *Ips*, *Orthotomicus*, *Pityokteines*, *Phloeosinus* que viven sobre las resinosas. Algunas especies poseen una polifagia que les permite vivir sobre ambos grupos vegetales como *Polygraphus grandiclava* THOMS. quien se desarrolla normalmente sobre *Prunus*, aunque también, puede ser encontrado sobre *Pinus strobus*. *Anisandrus dispar*, *Xyleborus saxeseni* y *Xyleborus monographus* viven habitualmente a expensas de frondosas siendo accidentalmente señalados sobre *Picea* o *Pinus*.

La localización de las galerías sobre los árboles es a veces constante para una determinada especie. Esta estenomería se da en *Hylastes* que nidifica en las raíces desnudas o subterráneas de coníferas, en *Hylesinus crenatus* que se sitúa en la corteza espesa del tronco del fresno o en *Dendroctonus micans* quien lo hace en la base de los *Epicea*.

Otros, por el contrario, son eurímeros y pueden nidificar indiferentemente sobre el tronco, las ramas o las ramillas cambiando su galería de forma y dimensión. Es el caso de *Pteleobius vittatus* sobre el olmo, *Hypoborus ficus* sobre la higuera, etc.

3.2.5. Naturaleza de los ataques.

El ataque de los escolítidos a los árboles puede referirse, según DOMINGUEZ GARCIA-TEJERO (1953), a tres tipos diferentes:

Parásitos primarios: Un ejemplo dentro de este grupo lo constituyen los barrenillos *Scolytus rugulosus* y *Anisandrus dispar*, que pueden excavar las galerías de puesta en los árboles frutales en pleno vigor; el primero ataca con preferencia a los árboles de hueso, aunque también puede hacerlo a los de pepita, y el segundo, indistintamente, a unos y a otros; son los más graves de los barrenillos de los frutales, que pueden hacer morir al árbol en un breve periodo de tiempo. También pertenecen a este tipo *Hylesinus toranio*, parásito del olivo.

Parásitos secundarios: Este tipo de parásitos es más frecuente que el anterior; pertenecen a este grupo, entre otros muchos, el *Scolytus amygdali*, parásito del almendro, que sólo excava el sistema de galerías en árboles o ramas debilitadas por otra causa, y aunque pueden labrar las galerías nutricias en árboles sanos, suelen ser éstas mucho menos peligrosas.

Estos insectos causan también grandes daños, por acelerar la muerte de las plantas debilitadas. La lucha contra éstos consiste en tratar de vigorizar el árbol.

Parásitos del árbol muerto: es el caso de *Dryocoetes coryli*, parásito del avellano. Los daños provocados por este tipo de ataque son importantes para el aprovechamiento de la madera.

RUDINSKY (1962) limita la clasificación a primarios y secundarios, incluyendo dentro de los segundos a los parásitos del árbol muerto o de leña de poda.

3.2.6. Colonización del huésped.

El proceso de colonización tiene lugar en tres fases (BORDEN, 1974): dispersión y selección, concentración (agregación) y establecimiento.

La selección del huésped es iniciada por los barrenillos "pioneros" oportunistas quienes se dispersan sobre los árboles o leñas, en respuesta a atrayentes volátiles y visuales producidas por el huésped en un fenómeno denominado atracción primaria.

Posteriormente tras la penetración en la corteza, y la alimentación a partir del floema, estos barrenillos pioneros sintetizan y liberan feromonas atrayentes en el serrín marcando químicamente al huésped.

La agregación acontece cuando la población de escolítidos es atraída e invade al huésped químicamente marcado. En esta situación más feromonas adicionales son sintetizadas y liberadas que junto con las sustancias volátiles producidas por el huésped, las señales visuales y las señales acústicas produce la atracción de más escolítidos de ambos sexos, tal agregación recibe el nombre de atracción secundaria.

Por último, la fase de establecimiento implica la construcción de la galería materna, oviposición, iniciación de las galerías larvarias, etc.

3.2.7. Enemigos naturales.

Los escolítidos son parasitados, principalmente, en el estadio larvario por un gran número de depredadores y parásitos.

Coleópteros. Es pequeño el número de coleópteros específicos depredadores de escolítidos. Destacamos a la familia Cleridae y dentro de ésta a la especie *Thanasimus formicarius* por ser la más estrechamente asociada a los escolítidos.

Himenópteros. Las larvas de los escolítidos son parasitadas por un gran número de himenópteros endófagos y ectófagos pertenecientes a las siguientes familias:

- Ichneumonidae (6 especies)
- Braconidae (42 especies)
- Pteromalidae (28 especies)
- Eurytomidae (8 especies)
- Eupelmidae (3 especies)
- Encyrtidae (1 especie)
- Eulophidae (4 especies)
- Cleonymidae (8 especies)
- Thorimidae (1 especie)
- Miscogasteridae (2 especies)
- Diapriidae (1 especie)

Dípteros. Los dípteros depredadores y parásitos de escolítidos han sido poco estudiados. Se encuentran éstos con cierta frecuencia en las galerías larvarias de los escolítidos sin haberse precisado aún su papel.

Acaros. Se encuentran en las galerías de diversos *Scolytus* e *Hylesina*, los ácaros del género *Pediculoides*. *Lasioseius eccoptogasteris* ha sido observado por RUSSO (1938) en *Phloeotribus scarabaeoides* y por WICHMANN (1909) en *Scolytus laevis*.

3.2.8. Posición sistemática y clasificación.

Tradicionalmente se encuadraba a los escolítidos dentro del orden Coleoptera en la superfamilia Scolytoidea. Para clasificar a los scolytoideos varios sistemas fueron propuestos en la primera mitad del siglo. NUSSLIN (1911 y 1912a, 1912b, y 1912c) en toda una serie de trabajos trató de clasificar la familia basandose en diferentes caracteres de la morfología interna y externa, como la estructura de las alas posteriores, los órganos genitales y las placas del proventrículo. Estos trabajos fueron fuertemente criticados por REITTER (1913) quien desde 1894 había establecido una primera clasificación de los scolytideos paleárticos, basada simplemente en la anatomía externa.

HOPKINS (1915) estableció la primera clasificación mundial de los scolytoideos basada también únicamente en la morfología externa; esta clasificación fue seguida sin grandes modificaciones por autores de la escuela americana como SWAINE (1918) y CHAMBERLIN (1939).

En 1939, SCHEDL publica una nueva clasificación diferente de las precedentes dividiendo los scolytoideos en cuatro grandes familias: Scolytidae, Coptonotidae, Platytarsilidae y Platypodidae. Esta clasificación de SCHEDL fue seguida por BALACHOWSKY (1949) y posteriormente por autores modernos. Sin embargo, una última

clasificación realizada por WOOD (1986) incluye a la familia Scolytidae junto a 12 familias más dentro de la superfamilia Curculionoidea que hasta entonces quedaba separada.

Siguiendo a este último autor, la familia Scolytidae, dentro de la cual se incluyen las especies de interés agrícola, se subdivide en dos subfamilias: Hylesininae (11 tribus) y Scolytinae (14 tribus).

Por último citaremos algunas especies nocivas que atacan al olmo, olivo y frutales.

Barrenillos del olmo: *Scolytus multistriatus* Mars., *S. scolytus* F., *S. pygmaeus* F., *Pteleobius vittatus* F., *P. kraatzi* Eich.

Barrenillos del olivo: *Phloeotribus scarabaeoides* Bern., *Hylesinus varius* F., *Hylesinus oleiperda* F.

Barrenillos de los frutales: *Scolytus rugulosus* Ratz., *S. amigdali* Guer., *S. mali* Besch., *Hypoborus ficus* Erich., *Hypothenemus aspericollis* Wall., *Coccotrypes dactyliperda* F., *Anisandrus dispar* F., *Xyleborus saxenei* Ratz.

4. HYLESINUS VARIUS

4.1. Sinonimia. Clasificación.

El género *Hylesinus*, creado por FABRICIUS en 1801 (Especie tipo: *Hylesinus crenatus* F.) contenía un conjunto diverso de especies de Europa hasta Australia con una pocas especies en el norte de Africa y en Norte América. Posteriormente en 1913, fué creado por REITTER el género *Leperisinus* (especie tipo *Bostrichus fraxini* Panzer = *Bostrichus varius* F.), para un grupo de especies encontradas mayoritariamente sobre *Fraxinus* (entre ellas *Hylesinus varius* llamado anteriormente *Leperisinus fraxini* por esta razón) que difería de *Hylesinus crenatus* F. por la cubierta de escamas. Posteriores observaciones sobre especies de *Hylesinus* en Europa, Asia, Australia, Indonesia y Filipinas pusieron de manifiesto que la cubierta de escamas no era un caracter genérico significativo y que, por tanto, la división de estos géneros (*Hylesinus*, *Leperisinus*) debía basarse en otros caracteres. Dada la ausencia de estos otros caracteres genéricos, las especies designadas dentro del género *Leperisinus* deben ser agrupadas junto a *Hylesinus crenatus* dentro del género *Hylesinus* quedando *Leperisinus* en sinonimia. Asi *H. varius* queda encuadrado dentro de la familia Scolytidae, en la subfamilia Hylesininae, tribu Hylesinini, género *Hylesinus*.

Se conoce vulgarmente a este escolítido como "Hylesino del fresno", "Hylesino grisaceo del olivo" y, sobre todo entre los olivicultores, como "barrenillo" o "palomilla".

4.2. Morfología

El adulto es oval, de color negro, con fina pubescencia gris, antenas y tarsos pardos, longitud de 2.5 mm a 3.5 mm según DELLA BEFFA (1949) y de 3.5 mm a 4 mm según RUSSO (1966).

El pronoto, más ancho que largo, estrecho en la parte anterior y ancho en la parte media, va provisto de gránulos latero-anteriores en relieve, bien visibles. El escudete va cubierto de una mancha de escamillas claras, orientadas concéntricamente, y de dos manchas pardas en la base a uno y otro de sus lados.

Los élitros son de bordes paralelos, redondeados por los extremos, con interestrías anchas, bien definidas, enteramente recubiertas de escamillas imbricadas pardas y blancas, formando un dibujo asimétrico con respecto a la sutura, entre las cuales emergen una fila de pequeños gránulos oscuros, visibles hasta el apex. Los gránulos de la novena interestría son serriformes y particularmente salientes en la zona ápico-lateral de los élitros. Se observa igualmente sobre cada interestría un rango de escamillas elevadas, regularmente espaciadas, espiniformes hasta los 2/3 de los élitros y después escamiformes. Los bordes laterales llevan una pubescencia apretada, formada por sedas claras, bastante largas. Segmentos abdominales cubiertos lateralmente de escamillas.

Las descripciones del huevo y la larva se corresponden con los dados en las generalidades de los escolítidos. Así, el huevo es ovalado, de color blanquecino y de 1 mm de diámetro.

La larva es ápoda, subcilíndrica, curvada, de segmentos blancos y con una longitud que puede llegar a alcanzar los 6 mm.

En cuanto a la pupa, en esta fase de vida, el insecto presenta constituidas las distintas partes del adulto, al que se asemeja bastante. Es de coloración lechosa; gradualmente se van destacando sucesivamente los ojos compuestos y las mandíbulas de coloración castaña, las ahumadas alas posteriores, las articulaciones de las patas, y las antenas. Mide aproximadamente 3-3.5 mm.

4.3. Distribución geográfica.

Es *Hylesinus varius* una especie eminentemente paleártica distribuyéndose por toda la región mediterránea y por toda Europa, llegando hasta el norte de Rusia y Escandinavia (BALACHOWSKY, 1949).

Dentro de la península Ibérica ha sido citado en las provincias de Badajoz, Madrid, Zaragoza, Valencia y Ciudad Real (DOMINGUEZ GARCIA-TEJERO 1953).

4.4. Biología.

H. varius ataca a una serie de especies vegetales entre las que se encuentra, además del olivo (*Olea europaea*), el peral (*Pirus malus*), la falsa acacia (*Robinia pseudoacacia*), el roble (*Quercus pedunculata*), la lila (*Syringa vulgaris*), el haya (*Fagus sylvatica*), el ailanto (*Ailanthus sp*) y el fresno (*Fraxinus excelsior*) destacándose esta última como la especie a la que ataca el escolítido principalmente, y sobre la

que ha sido descrito el ciclo de vida de *H. varius* con mayor profundidad.

El ciclo de vida de *H. varius* en el fresno se compone de las fases siguientes (CHARARAS, 1958):

- Las salidas, es decir, el vuelo de los insectos antes de la puesta.
 - La puesta.
 - La eclosión de los huevos.
 - El desarrollo larvario.
 - La ninfosis en la cámara ninfal (1).
 - Un período de reposo durante algunos días en los que el joven adulto permanece inmóvil
 - La salida en busca de árboles frescos.
 - La maduración.
 - La salida (emigración) de la nueva generación.
- Las salidas.

Después de pasar el invierno en las ramas, *H. varius* sale en abril, cuando las temperaturas son de 16 a 20° C, para realizar galerías de alimentación y, a continuación, de reproducción. En regiones de una altitud media de 600 m. la salida del escolítido tiene lugar desde abril

(1) Respetamos los términos "ninfosis" y "cámara ninfal" utilizados por CHARARAS, aunque los consideramos erróneos ya que *H. varius* no pasa por una fase de ninfa sino de pupa por lo que sería más correcto utilizar los términos de "formación de la pupa" y de "cámara pupal".

hasta mayo dirigiéndose hacia las zonas cálidas y los árboles debilitados para construir las galerías de reproducción o puesta, aunque a menudo también ataca árboles sanos y vigorosos.

- Las galerías de puesta

La hembra practica sobre la corteza un orificio de 1.5 mm de diametro sobre el que se introduce hasta medio cuerpo. Es esta situación tiene lugar el acoplamiento con la llegada del macho. Se ha constatado que en *H. varius* el acoplamiento a menudo se repite.

Después de la fecundación, la hembra efectua en primer lugar una muesca de 2 a 4 mm de longitud, en el mismo sentido del eje del tronco o rama, dirigida hacia arriba o hacia abajo, para continuar con la construcción de la galería transversal. A medida que tiene lugar el avance en la construcción, la hembra va depositando los huevos a uno y otro lado de la galería sobre unas celdillas, siendo en seguida recubiertos con serrín quedando de esta manera protegidos.

El macho, por su parte, permanece en la galería durante 17-20 días para posteriormente dirigirse hacia las rosas corticales o hacia ramas frescas donde morirá.

La duración de la puesta es extremadamente variable dependiendo de los individuos y de las condiciones externas, en particular de temperatura y humedad.

- Las galerías larvarias.

Las galerías larvarias se disponen perpendicularmente a la galería materna; son sinuosas y de una longitud variable que va desde 1.5 a 7.5 cm, aumentando de diámetro de forma progresiva. Su construcción puede afectar al liber sólomente o al liber y a la albura alcanzando en el primer caso mayores longitudes, debido a la riqueza en sustancias nutritivas del liber. Tras su comienzo las galerías larvarias se separan netamente, aunque más adelante pueden entremezclarse o introducirse en la albura a una profundidad de 2-3 mm. al no disponer las larvas de un espacio suficiente, produciendose una mortalidad muy elevada, si éstas no encuentran las sustancias necesarias para su desarrollo.

El número de galerías larvarias está en relación con el número de huevos depositados, el número de huevos eclosionados y otros factores como insectos parásitos u hongos que puedan destruirlos.

El porcentaje de huevos eclosionados varía en función de las condiciones climáticas; así, una proporción de huevos puestos en los primeros días calurosos de abril pueden ser destruidos por el retorno al frío; por otro lado, la insolación directa y la sequía constituyen igualmente un obtáculo para la eclosión de los huevos.

Es indiscutible que un aumento de la temperatura a 26°C mantiene a las larvas más activas realizando galerías más largas en menos tiempo y terminando su pleno desarrollo más rápidamente. Otros factores que influyen en el desarrollo larvario son la humedad relativa y, sobre todo, la humedad de la madera.

Las larvas pasan por cuatro estadios antes de transformarse en ninfas, quienes ocupan la cámara ninfal durante un tiempo muy variable antes de originar a los adultos inmaduros. Estos adultos permanecieron durante un tiempo en la galería antes de salir. La proporción de sexos es de 1:1.

-Galerías de alimentación y de hibernación.

H. varius, antes de dispersarse, realiza galerías de alimentación sobre ramas verdes, llenas de savia. Estas galerías son construidas tanto por el macho como por la hembra, tienen una longitud de 6 a 8 mm., son irregulares y totalmente diferentes a las de puesta.

A menudo, después de haber efectuado las galerías de alimentación, los insectos permanecen durante un largo tiempo en ellas si las condiciones externas son desfavorables, jugando entonces estas galerías un papel de galerías de hibernación. En general, los insectos no se dispersan en busca del biotopo de puesta mientras que la temperatura sea inferior a 12° C. El ataque repetido a las jóvenes ramas del fresno por *H. varius* provoca una reacción de los tejidos vegetales cuyo resultado es un abultamiento del liber y de la corteza formándose una excrescencia denominada "rosa del fresno".

El ciclo de vida sobre el olivo, descrito escuetamente por RUSSO (1931), es muy similar al presentado sobre el fresno. Así, los adultos salen de la hibernación durante la primavera, en abril, para dirigirse al tronco y ramas gruesas de los árboles abatidos e iniciar la

reproducción. Tras el desarrollo de los nuevos adultos, éstos realizarán galerías de alimentación sobre los árboles. Si las condiciones son desfavorables los insectos entrarán en invernación, teniendo ésta lugar en las galerías excavadas en el año anterior. Al igual que sobre el fresno, en el olivo, en las zonas del árbol afectadas por las excavaciones de las galerías se producen rosas corticales.

4.5. Factores de aumento y de limitación de las poblaciones.

Las poblaciones van a venir determinadas por una complejidad de factores en función de los cuales se ven limitadas o no. Analizaremos a continuación estos factores.

La composición de las poblaciones huésped juega un papel muy importante porque, en las poblaciones mixtas en buen estado, el fresno no presenta un poder atractivo para *H. varius* sobre todo si, en la época de la dispersión, la planta huésped posee una salud vigorosa. Sin embargo, en las poblaciones las condiciones varían en el espacio y en el tiempo encontrándose árboles sanos, árboles aparentemente sanos, árboles enfermizos y árboles abatidos que sí atraerían al fitófago.

Los factores principales del aumento de *H. varius* son el monocultivo, las heridas sobre los troncos, la presencia de árboles enfermizos en las poblaciones, la presencia de troncos o de ramas abatidas, la mala adaptación del árbol al terreno y las condiciones externas (sobre todo temperatura y humedad). En general, todos los factores desfavorables para la planta huésped favorecen el aumento de las poblaciones del escolítido.

Entre los factores limitantes tenemos la resistencia de la planta en pleno crecimiento, las temperaturas extremas y los enemigos naturales. En relación con estos últimos, CHARARAS (1958) encontró una elevada mortalidad de las larvas debido a un hongo, *Paecilomyces (Spicaria) variotei*. HINTZE-PODUFAL y DRUSCHKE (1988) citan entre los enemigos naturales de *H. varius* a los coleópteros *Rhizophagus bipustulatus* Hbst. y *Thanasinus formicarius* L., a los dípteros de la familia de los Xylophagidae, cuyas larvas viven de forma depredadora debajo de la corteza, al ácaro *Trichouropoda biplis*, que también en estado larvario es depredador alimentándose de los huevos de los barrenillos, y a los himenópteros parasitoides.

En general, todos los autores coinciden en citar a los himenópteros parasitoides como el grupo de enemigos naturales más importante.

4.6. Daños.

H. varius ha sido observado sobre el fresno como parásito secundario y terciario, e incluso, como parásito primario (SCHIMITSCHEK, 1955, POSTNER, en SCHWENKE, 1974, CHARARAS, 1958). En el primer caso afecta preferentemente a los fresnos débiles y enfermizos de cualquier edad buscando sobre todo las partes débiles de los troncos. Como terciario escoje madera talada. Por último, como parásito primario, su actuación se debe a la presencia de largos periodos de poda y permanencia del ramaje de los árboles junto a éstos, lo que crea condiciones ideales para la procreación masiva y la subsiguiente afectación de árboles sanos provocando daños primarios. Sobre el olivo ha sido observado sólo sobre árboles abatidos (RUSSO, 1931).

Los daños sobre el árbol consisten en la construcción de galerías de alimentación (las de reproducción las realizan, normalmente, en las leñas) sobre tronco y ramas principales a lo que responde la planta con la formación de hiperplasias que se traducen en tumores que afectan a la corteza, líber y albura. Estas hiperplasias son puntos de regeneración de los tejidos afectados tras su destrucción formandose como consecuencia, unas estructuras denominadas rosas corticales. En estas rosas se produce una caída de la presión de la savia con la consiguiente debilitación de la planta que incluso, en el caso de que se produzca un ataque masivo, puede terminar produciendo la muerte del vegetal en el plazo de dos meses (CHARARAS, 1958). Todo esto conllevaría una disminución de la cosecha.

4.7. Lucha.

La forma de manifestarse la plaga, mediante daños indirectos, y su distribución, limitada a zonas concretas, ha hecho que ésta haya tenido siempre una falta de atención. No ha sucedido lo mismo con *Phloeotribus scarabaeoides*, más extendido, y sobre el que se han propuesto algunos métodos de lucha que son también aplicables a *Hylesinus varius*.

Entre estos métodos tenemos los dirigidos fundamentalmente hacia los focos de infestación, ya que la lucha química sobre los árboles afectados es poco aconsejable dada su baja efectividad, además de por razones sanitarias y ecológicas. Uno de los más conocidos es la colocación en el olivar, durante los meses de reproducción, de varios montones de ramas cebo que una vez atacadas son incineradas (RUSSO, 1938). Se han utilizado insecticidas sobre estas leñas tales como

D.D.T., (DOMINGUEZ GARCIA-TEJERO 1953), o conjuntamente con H.C.H. (TORRES 1975), obteniéndose en ambos casos buenos resultados. Más recientemente (CORTES et al., 1987) se han ensayado fenvalerato, metidation y fosfuro de aluminio, en fumigación sobre leñas atacadas, no encontrándose eficacia practicamente en ninguno de ellos.

Actualmente la lucha contra estos barrenillos del olivo es de tipo preventivo, consistiendo en la destrucción o retirada de las leñas de poda, con el consiguiente cumplimiento de las normas legales que regulan el transporte y almacenamiento de las mismas.

Dado que el problema de estos escolítidos sigue sin resolverse, y dada su incidencia social, se manifiesta la necesidad de abordar el tema de la prevención de sus daños desde ópticas muy diferentes a las aplicadas hasta ahora. Actualmente se estan iniciando los estudios encaminados a la identificación de los mediadores químicos implicados en la atracción primaria y secundaria, con vistas a su posible utilización en la lucha integrada contra esta plaga.

5. PARASITOS DE *HYLESINUS VARIUS* Y *PHLOEOTRIBUS SCARABAEOIDES*

Según RUSSO (1938) los parásitos, especialmente los hymenopteros, presentan el mayor interés en el control biológico de los escolítidos. La mayoría parasitizan principalmente a las larvas y con menos frecuencia a las pupas. Salvo excepciones son ectoparásitos depositando el huevo sobre el cuerpo de las larvas o pupas tras taladrar la corteza con el ovipositor. Provocan la muerte del huésped para alcanzar su desarrollo, por lo cual son denominados "parasitoides"

(DHALSTEN, 1982).

Las especies relacionadas con *H. varius* son las siguientes
(BALACHOWSKY, 1949; CHARARAS, 1958; HINTZE-PODUFAL & DRUSCHKE, 1988):

Fam. Pteromalidae

Cheiopachus quadrum F. *

Ch. obscuripes Brue

Pteromalus bimaculatus Nees

Pt. fraxini Ratz

Dinotus bidentulus Thoms.

Raphitelus ladenborgii Ratz

R. maculatus Walk. *

Cerocephala eccoptogastris Masi (= *cornigera* Westw.) *

Dinotiscus bidentulus Thoms.

D. capitatus Forst.

D. aponis Walk.

Fam. Eurytomidae

Eurytoma morio Boh. *

E. flavovaria Ratz

E. ischioscanthos Ratz

Fam. Braconidae

Spathius rubidus Rossi *

S. erythrocephalus Wesm

Coeloides melanotus Wesm *

Coeloides filiformis Ratz *

Dendrosoter protuberans Nees *

Dendrosoter bidentulus Thoms

Fam. Eupelmidae

Eupelmus degeerii Dalm *

Fam. Thorimidae

Callimome bohemani Thoms

Fam. Trichogrammatidae

Trichogramma semblidis Aus

Fam. Torymidae

Torymus bohemani

Las especies relacionadas con *Phloeotribus scarabaeoides* son las siguientes (RUSSO, 1938):

Fam. Anguillulidae

Parasitylenchus scolyti Oldham

Fam. Bethylidae

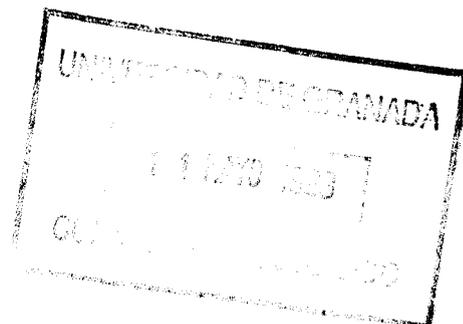
Cephalonomia cursor Westw.

C. hypobori kieff.

Laelius elisae Russo

Plastanoxus westwoodi Kieff.

Sclerodermus brevicornis Kieff.



Fam. Braconidae

- Coeloides melanotus* Wesm. *
- C. filiformis* Ratz *
- C. subconcolor* Russo
- Dendrosoter protuberans* Nees *
- D. ferrugineus* Marsh.
- Ecphylus eccoptogastris* Ratz.
- Hecabolus doderoi* Mant.
- Rhoptrocentrus piceus* Marsh.
- Spathius rubidus* Rossi *

Fam. Calliceratidae (= Ceraphronidae)

- Aphanogmus fumipennis* Thoms.

Fam. Pteromalidae

- Cerocephala eccoptogastris* Masi (= *cornigera* Westw.) *
- Cheiopachus quadrum* F. *
- Lycisca silvestrii* Russo
- Raphitelus maculatus* Walker *
- Stenomesus rufescens* Thoms.
- Tetrastichus cesirae* Russo

Fam. Eurytomidae

- Eurytomia morio* Boh. *
- E. aloisifilippoi* Russo

Fam. Eupelmidae

- Eupelmus aloysii* Russo

E. degeeri Dalm. *

E. urozonus Dalm.

Eupelmino Russo

Fam. Scelionidae

Platystasius othus Nixon

* Especies comunes a los dos escolítidos.

En las especies de parasitoides comunes a *Ph. scarabaeoides* y a *H. varius* se ha observado una diferencia de tamaño siendo más grandes los individuos desarrollados sobre el primero que los desarrollados sobre el segundo (GONZALEZ, 1990).

6. ANTECEDENTES Y OBJETIVOS

La primera cita que aparece en la bibliografía sobre *Hylesinus varius* data del siglo XVIII, concretamente del año 1775, en la que FABRICIUS daba nombre a la especie.

Durante el siglo XIX fueron varios los trabajos que se realizaron sobre la taxonomía en los que se citaba a la especie: RATZEBURG (1837), EICHHOFF (1881), BEDEL (1888), y, además, fue en este siglo cuando aparecieron los primeros trabajos sobre su biología: CHAPMAN (1869), HENSCHER (1880), KELLER (1882).

En nuestro siglo, el número de trabajos se ha visto incrementado. En la primera mitad y en la línea de los citados anteriormente, tenemos entre los dedicados a los aspectos taxonómicos a BARBEY (1901),

SPESSIVTSEFF (1931), HOFFMANN (1935) y entre los dedicados a la biología del insecto a SIMMEL (1914), KELLER (1916), PEYERIMHOFF (1919), ESCHERICH (1923), BARBEY (1925) y DEL GUERCIO (1931). Hemos de destacar de esta época la obra de BALACHOWSKY (1949) "Coleopteros Scolytidos" y el trabajo de RUSSO (1931) "Contributo alla conoscenza degli scolytidi". Ambos autores dieron datos sobre el ciclo biológico de *H. varius* y sus enemigos naturales y, concretamente RUSSO, en el olivar. Tanto RUSSO como BALACHOWSKY constituyen actualmente una importante referencia para los autores modernos. De entre estos últimos, destaca CHARARAS (1958), quien recopiló y completó los estudios realizados sobre la biología del fitófago hasta ese momento.

A pesar de las reseñas bibliográficas dadas aún son insuficientes los conocimientos que se tienen de la biología de *H. varius*, al menos en el olivar, cuyo único trabajo realizado en este sentido es el ya mencionado de RUSSO (1931). En nuestro país, no se ha efectuado hasta el momento ningún trabajo formal sobre este escolítido encontrándose entre autores españoles solo algunas referencias que aportan pocos datos. Tampoco se ha realizado ninguna revisión o estudio de la entomofauna asociada a *H. varius*.

Dada la poca importancia que se le ha otorgado a este fitófago no se conocen realmente los daños que produce ni las pérdidas debidas a la plaga y las pequeñas medidas tomadas contra ésta han sido únicamente de tipo preventivo. Por otra parte, la distribución que se le ha asignado al escolítido es más reducida de lo que en realidad es. Así, provincias como Jaén o Granada en las que éste se encuentra no aparecen citadas en la bibliografía.

En cuanto a la literatura citada sobre *Ph. scarabaeoides* destacamos nuevamente a RUSSO (1937, 1938) como el autor que realizó uno de los trabajos más completos sobre esta especie. Dentro de nuestro país, la reciente Tesis Doctoral llevada a cabo por GONZALEZ (1990) constituye un exhaustivo trabajo que ha aportado una valiosa información sobre la bio-ecología de *Ph. scarabaeoides* y sus parasitoides.

Por tanto, teniendo en cuenta todo lo anteriormente expuesto y sin olvidar la incidencia que presenta el cultivo del olivo y sus plagas en la economía y en la sociedad no sólo de nuestra comunidad autónoma andaluza y de nuestro país sino también a nivel de la Comunidad Europea, planteamos los siguientes objetivos:

1. Contribuir a un mejor conocimiento de *H. varius* en el olivar.

- Estudio del ciclo biológico en nuestro biotopo, el olivar andaluz, y la influencia de las condiciones bióticas y abióticas del segundo sobre el primero.

- Gravedad y frecuencia de los ataques con evaluación de los daños producidos.

- Estudio de la distribución y de los factores que la determinan.

- Estudio de la dinámica de poblaciones mediante la aplicación de modelos matemáticos.

2. Determinación de la entomofauna asociada a *H. varius*.

3. Aplicación de los enemigos naturales al control integrado de las plagas producidas por *Ph. scarabaeoides* y *H. varius*.

- Contribución al conocimiento de la biología de depredadores y parásitos de ambos escolítidos.

- Determinación de las especies más apropiadas para la lucha biológica.

- Cría en laboratorio de estas especies, determinando el huesped idóneo sobre el que llevarla a cabo.

- Obtención de los datos necesarios (fecundidad, longevidad, competencia, etc) para efectuar el control biológico en el campo.

Por último, hacer constar que todos estos objetivos quedan encuadrados dentro de las líneas de investigación de la U.E. de Fitopatología de la Estación Experimental del Zaidín (C.S.I.C.) financiadas por el proyecto de investigación ECLAIR de la Comunidad Europea.

MATERIAL Y METODOS

1. DESCRIPCION DE LA ZONA DE ESTUDIO.

La finca "Cortijo de la Marquesa" (Fig. 4) se encuentra situada geográficamente entre $37^{\circ}15'04''$ y $37^{\circ}16'00''$ de latitud norte y entre $3^{\circ}48'30''$ y $3^{\circ}49'10''$ de longitud oeste, con una altitud que va desde los 570 m a los 720 m, junto al núcleo de población de Zujaira, en el término municipal de Pinos Puente, en la provincia de Granada. La finca tiene una extensión de cien hectáreas con un total aproximado de siete mil olivos pertenecientes a las variedades *gordal* en un 80 % y *hojiblanco* y *picual* en el 20 % restante. La edad de los olivos es de tres años en mil quinientos, de cuarenta años en mil y de cien años en cuatro mil quinientos, plantados a marco real con distancia entre pies de 10 m. La altura media de los árboles es de 3 m. La poda que recibe cada árbol es bianual. Además de los abonos foliares, el único tratamiento que reciben los olivos es con dimetoato contra *Prays oleae*.

El tipo de suelo sobre el que se encuentra el olivar corresponde a un cambisol cálcico, según el Sistema de Clasificación de la FAO, en el que hay una abundante presencia de materiales calcáreos pertenecientes sobre todo al Terciario y Cuaternario. En general, el cambisol es un suelo que ocupa en la provincia de Granada las áreas dedicadas al cultivo de cereales y de olivos. El cambisol cálcico desde el punto de vista morfológico se trata de un suelo de perfil A-B-C, con una profundidad media que oscila entre 40 y 100 cm. El horizonte B, es un horizonte cámbico, que por efecto del intenso laboreo a que este suelo ha sido sometido desde épocas bastante antiguas, solo permanece en bolsadas cuando no ha sido englobado en el horizonte A. El contenido de materia orgánica es de un 2-3 %, valores normales para este tipo de

suelo (PEREZ PUJALTE y PRIETO, 1980). En cuanto a las texturas predominan las de limo arenoso.

El tipo de clima es el mediterráneo continental, caracterizado por la presencia de veranos calurosos, soleados, secos y sin nubes, un invierno frío y prolongado, de nubosidad media y unas estaciones intermedias, primavera y otoño, mal definidas, de suaves temperaturas y con predominio de precipitaciones.

La vegetación potencial de la zona corresponde a un bosque perennifolio de hojas coriáceas, perteneciente a la climax de la Durilignosa. Se trata de un encinar (*Paeonio-Quercetum rotundifoliae*) de talla mediana, cuyo estrato arbóreo está constituido casi exclusivamente por *Quercus rotundifolia*, si bien en áreas especialmente umbrías puede aparecer *Quercus faginea*. El sotobosque es rico en arbustos y lianas. Las especies más frecuentes son *Paeonia broteroi*, *Rubia peregrina*, *Asparagus acutifolius*, *Crataegus monogyna*, *Juniperus oxicedrus*, *Lonicera implexa* y *Daphne gnidium*. La orla arbustiva es un retamar elevado, generalmente disperso, en el que dominan *Genista cinerea* ssp. *speciosa* y *Retama sphaerocarpa* (*Ulici-Genistetum speciosae*). La degradación de este ecosistema da lugar a una etapa de bosque aclarado con abundantes arbustos y árboles intercalados en la masa como *Celtis australis*, *Juniperus phoenicea* y *Pistacea terebintus*. Forman, además, un sotobosque variado, especies como *Coronilla glauca*, *Spartium junceum* y *Jasminus fruticans*. La siguiente etapa la constituiría un matorral heliófilo invasor con arbustos como romerales y coscojares. A esta etapa corresponde la implantación de pinares (*Pinus halepensis*) y un matorral colonizador de jarales (*Cistus albidus*). En una degradación más avanzada

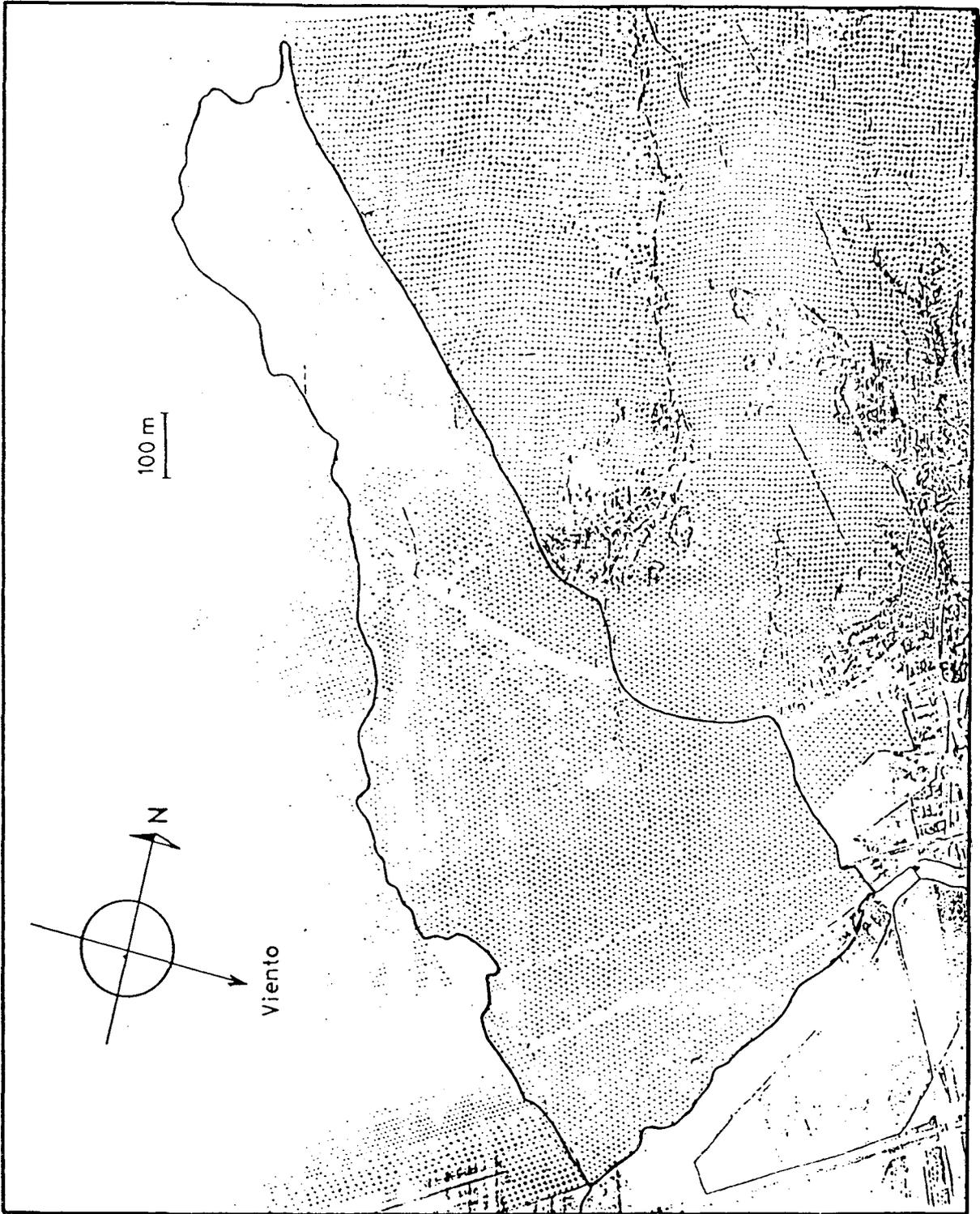


Figura 4. Zona de estudio. Finca "Cortijo de la Marquesa".

encontraríamos especies como *Phlomis lychnitis*, *Ph. purpurea*, *Teucrium capitatus*, *Lavandula vera*, etc.

2. DATOS CLIMATOLOGICOS

Se han obtenido, durante los años 1990, 1991 y 1992 (Fig. 5), los datos climatológicos, cedidos por el Instituto Nacional de Meteorología, Estación Chauchina-Aeropuerto de Granada situada a 7.5 Km. de la zona de estudio.

3. REVISION BIBLIOGRAFICA

Tras tener definido un olivar en el que *H. varius* se manifestaba como una plaga, se procedió a realizar una revisión bibliográfica con motivo de obtener toda la información existente sobre el fitófago. Dicha revisión se llevo a cabo a partir de los servicios de documentación (ICYT), revistas científicas, autores, etc.

4. TRABAJO DE CAMPO

4.1. Ciclo biológico.

Para determinar las distintas fases del ciclo biológico se realizaron observaciones semanales sobre los árboles vivos y sobre las leñas de poda a lo largo de todo el año.

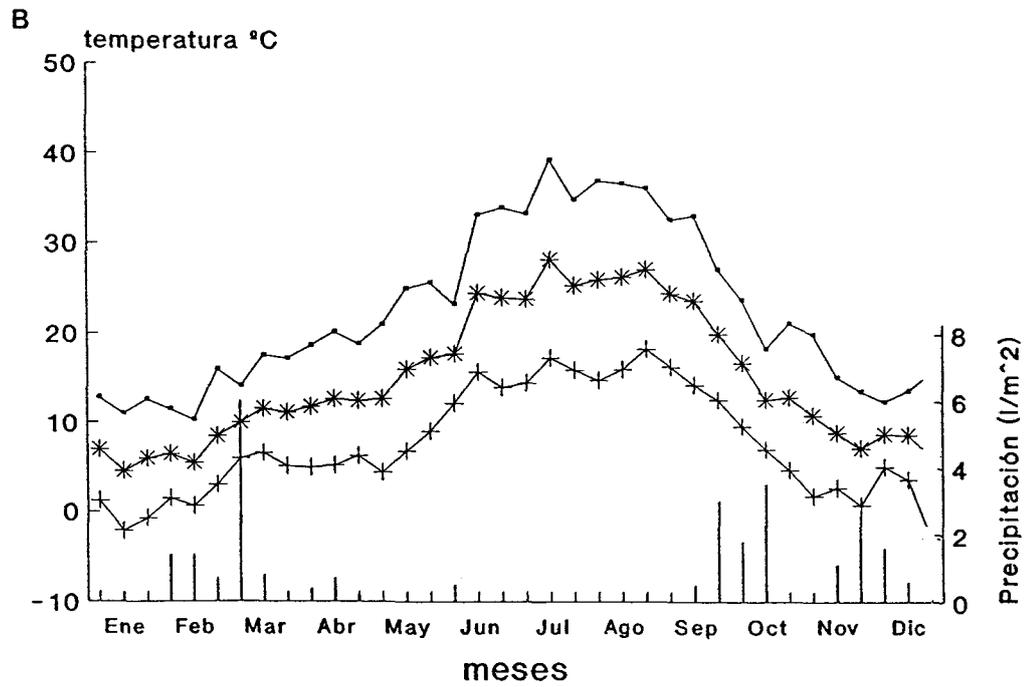
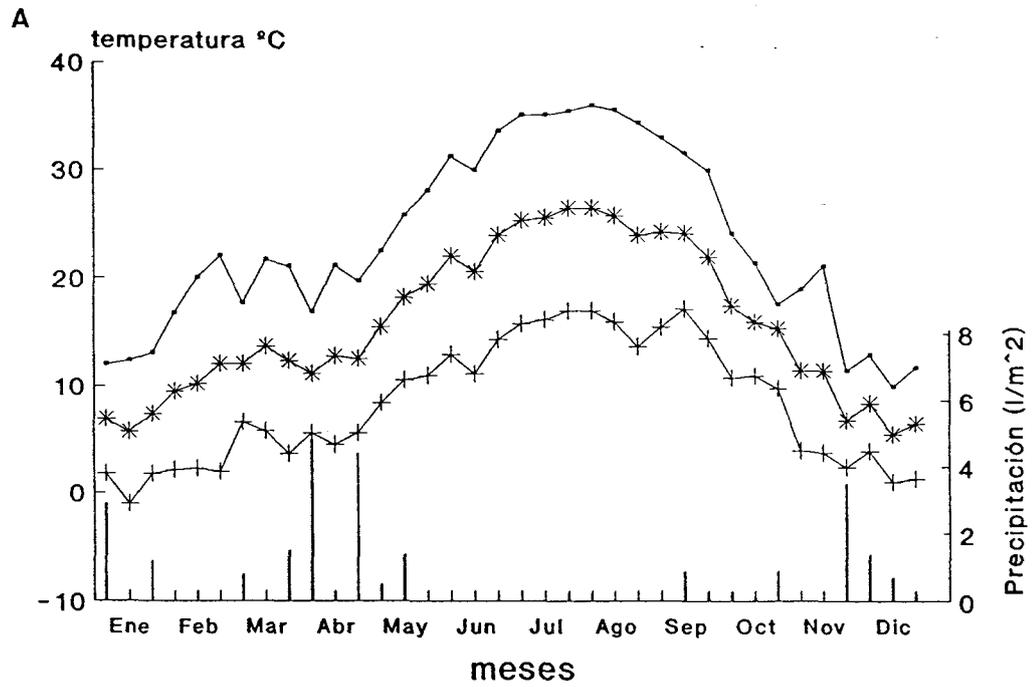


Figura 5. Temperaturas (máximas, medias y mínimas) y precipitaciones. A. Año 1990. B. Año 1991

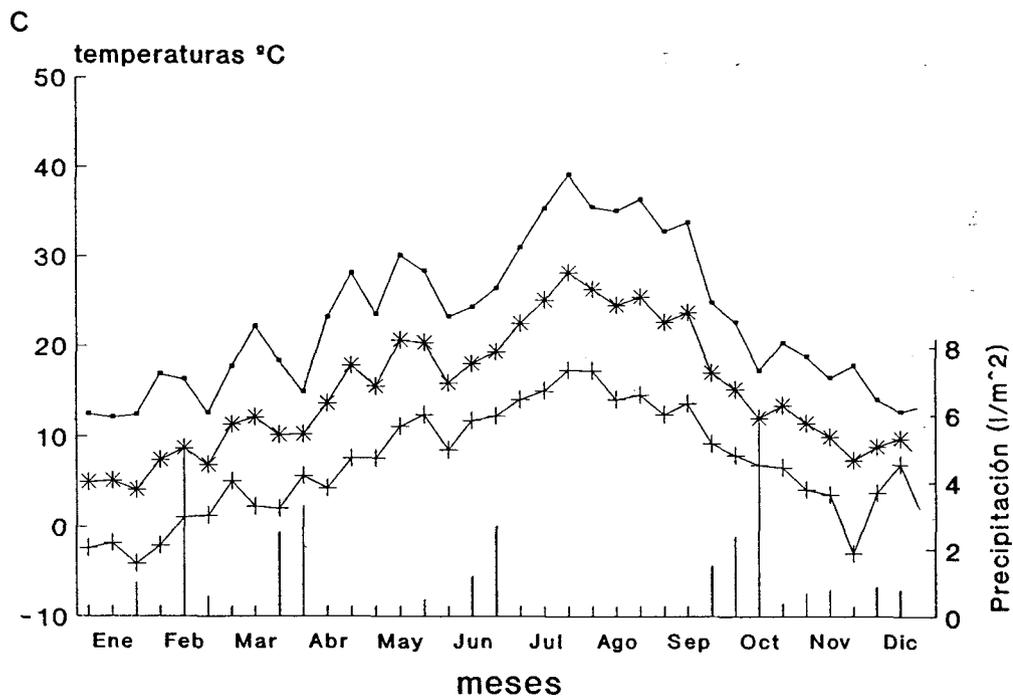


Figura 5 (cont.). C. Año 1992.

4.1.2. Observaciones en los árboles

Cinco árboles, elegidos al azar, eran observados semanalmente. En estos árboles se localizaban las galerías de alimentación e invernación, las cuales eran descortezadas para poder determinar la localización de los individuos, el tipo de galería en el que se encontraba y el grado de actividad. A las galerías se les describió su estructura y, a un total de cuarenta, se le midió la longitud.

4.1.3. Observaciones en las leñas.

4.1.3.1. Ataque a las leñas.

Con motivo de inducir el ataque de los barrenillos sobre las leñas, durante el mes de febrero, tras finalizar la poda de los olivos, se colocaron junto al olivar un grupo de dieciseis leñas, doce leñas y cuarenta y cuatro leñas durante los años 90, 91 y 92 respectivamente, de distintas longitudes y diámetros (L = 35-70 cm, D = 3-16 cm).

La llegada de los adultos a las leñas se dató mediante los orificios de penetración, que eran señalados y anotados semanalmente. De esta forma se obtuvieron las curvas de ataque establecidas como número de penetraciones/dm² de superficie total susceptible de ataque.

A lo largo del período de ataque se tomaron diez galerías al azar en las que se observaron los adultos presentes en ellas determinándose la llegada de las hembras y de los machos y el período de fecundación.

4.1.3.2. Evolución de las galerías de reproducción.

Tras el ataque de los barrenillos a las leñas se siguieron abriendo diez galerías semanalmente, hasta el final del desarrollo observándose la evolución de estas: morfología, inicio de la oviposición, aparición de larvas, pupas y preadultos, duración de cada estadio y presencia o ausencia de los adultos padres. Con este último dato se elaboró una curva de reemergencias expresada como porcentaje de abandonos.

Las galerías de reproducción fueron parcialmente descubiertas, y en ellas se efectuaban observaciones diarias de la evolución de los distintos estadios. Para conseguir que los individuos no resultaran dañados en la manipulación de las leñas, después de cada observación se les volvía a colocar la capa de corteza desprendida que era fijada con cinta adhesiva, lo que al mismo tiempo impedía la deshidratación excesiva.

4.1.3.3. Emergencias.

La curva de las emergencias de los adultos de la nueva generación se hizo mediante la captura en trampas, las cuales consistían en (Fig. 6):

a) Un cilindro de tela metálica de malla fina, abierto por uno de los extremos (L= 75 cm; Diámetro 25 cm).

b) Un segundo cilindro de cartulina negra que envuelve a este primero.

c) Un embudo de plástico que conecta el extremo libre del primer cilindro con un frasco de vidrio orientado hacia una fuente luminosa.

Los adultos emergidos, atraídos por la luz se dirigen hacia los frascos de vidrio donde eran recogidos diariamente. La curva de emergencia fue expresada como número de individuos emergidos/ dm^2 de superficie atacada.

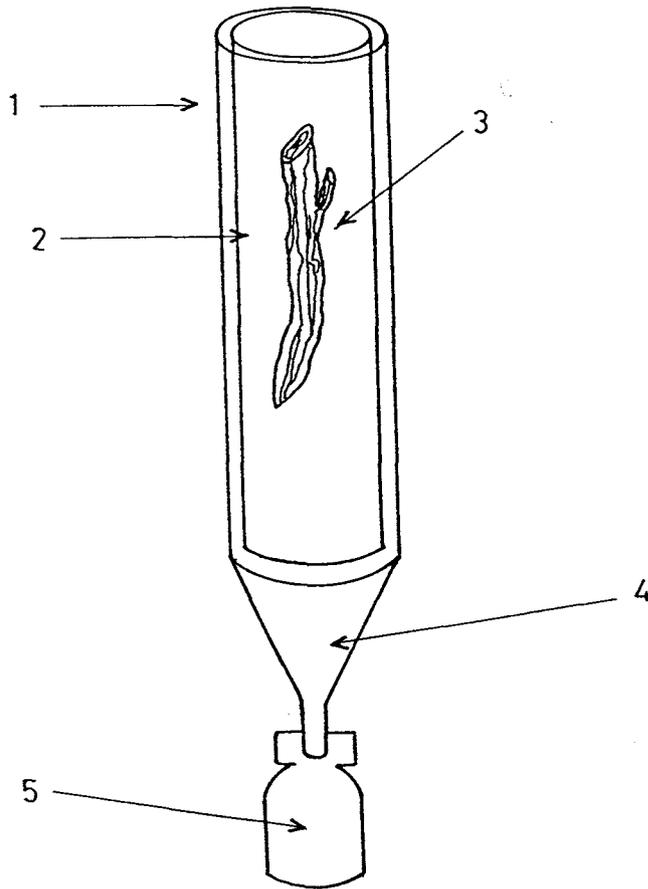


Figura 6. Trampa de captura. 1. Cilindro opaco. 2. cilindro de tela metálica. 3. Leña infestada. 4. Embudo. 5. Frasco colector.

4.1.3.4. Número de generaciones.

Desde el mes de julio a octubre, durante las emergencias de los descendientes, se colocaron junto a las primeras leñas, nuevas leñas recién cortadas de los árboles, susceptibles de ser atacadas, con motivo de inducir nuevas generaciones. Asimismo, en el mes de mayo, durante las reemergencias de los adultos padres, fueron colocadas leñas susceptibles de ataque para observar si se producía una generación hermana.

4.2. Parásitos y depredadores de *H. varius*.

Paralelamente al estudio de la evolución de las galerías de reproducción del escolítido, se dató la presencia de parásitos y depredadores en dichas galerías.

De igual forma, y a partir de las leñas empleadas en el estudio de *H. varius*, se obtuvo la curva de emergencia de los parásitos, expresada como individuos emergidos por dm^2 , tras su captura en las trampas ya descritas en el apartado 4.1.3.3.

A continuación se calculó el porcentaje de parasitización o mortalidad del fitófago debida a los parásitos como:

$$\frac{n^0 \text{ de parásitos emergidos}}{n^0 \text{ de parásitos emergidos} + n^0 \text{ barrenillos emergidos}} * 100$$

4.3. Distribución del escolítido.

4.3.1. Arbol.

La distribución de los barrenillos en el árbol se estudió a partir de los daños ocasionados por las galerías de alimentación (rosas), en función de dos parámetros: orientación y tipo de rama. El número de árboles observados fue de tres, obtenidos al azar en los que se analizó las zonas de mayor porcentaje de superficie atacada. Para ello en cada tronco y rama primaria, secundaria, terciaria y cuaternaria, correspondientes a cada una de las cuatro orientaciones, se midió la longitud (L), el perímetro (P), el número de rosas y el radio (r) de cada rosa (Fig. 7). Así se obtuvo el área del tronco o rama ($L * P$; Area 1), el área de cada rosa ($\pi * r^2$) y el área ocupada por todas las rosas en cada tronco o en cada rama (área atacada; área 2). El porcentaje de área atacada vino dado por la siguiente expresión:

$$\% \text{ Area atacada} = (\text{Area 2} / \text{Area 1}) \times 100$$

Posteriormente, se les hizo a los porcentajes obtenidos una transformación del tipo

$$x' = \text{arcoseno } \sqrt{x}$$

y se aplicó un análisis de la varianza con motivo de detectar las diferencias significativas existentes entre las distintas zonas de ataque.

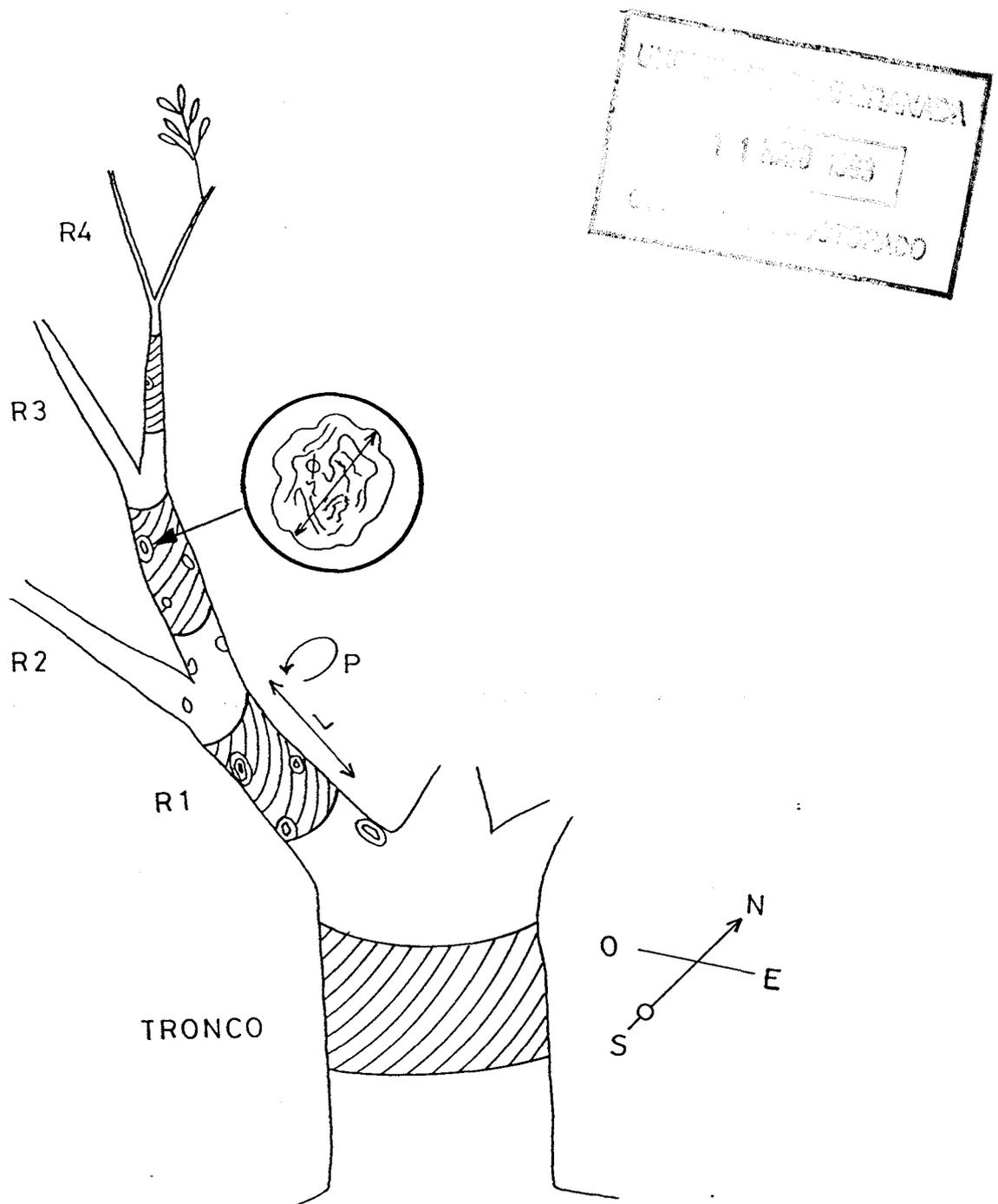


Figura 7. Superficies analizadas en cada arbol. Ampliación, rosa cortical.

4.3.2. Olivar.

Tomando como origen el foco de infestación (leñera junto al olivar), se realizaron transectos lineales observándose tres árboles cada 100 m. (Fig 8). El número de radios considerado fue de siete y el número de puntos de observación por radio fue de siete a once (tabla 4).

RADIO	DIRECCION	OBSERVACIONES
1	N 230 E	7
2	N 245 E	7
3	N 270 E	9
4	N 280 E	10
5	N 290 E	10
6	N 300 E	11
7	N 310 E	10

Tabla 4. Dirección y número de observaciones en cada radio de muestreo.

Para homogeneizar las muestras , dada la influencia de la orientación, se tomó la rama primaria orientada al Norte de cada árbol, a la que se le contó el número de rosas que contenía y el radio de cada una de ellas para determinar, nuevamente el porcentaje de superficie atacada en relación con la superficie total de la rama. En cada punto de muestreo se tomó como resultado la media de los tres árboles observados agrupándose estos resultados en categorías (tabla 5).

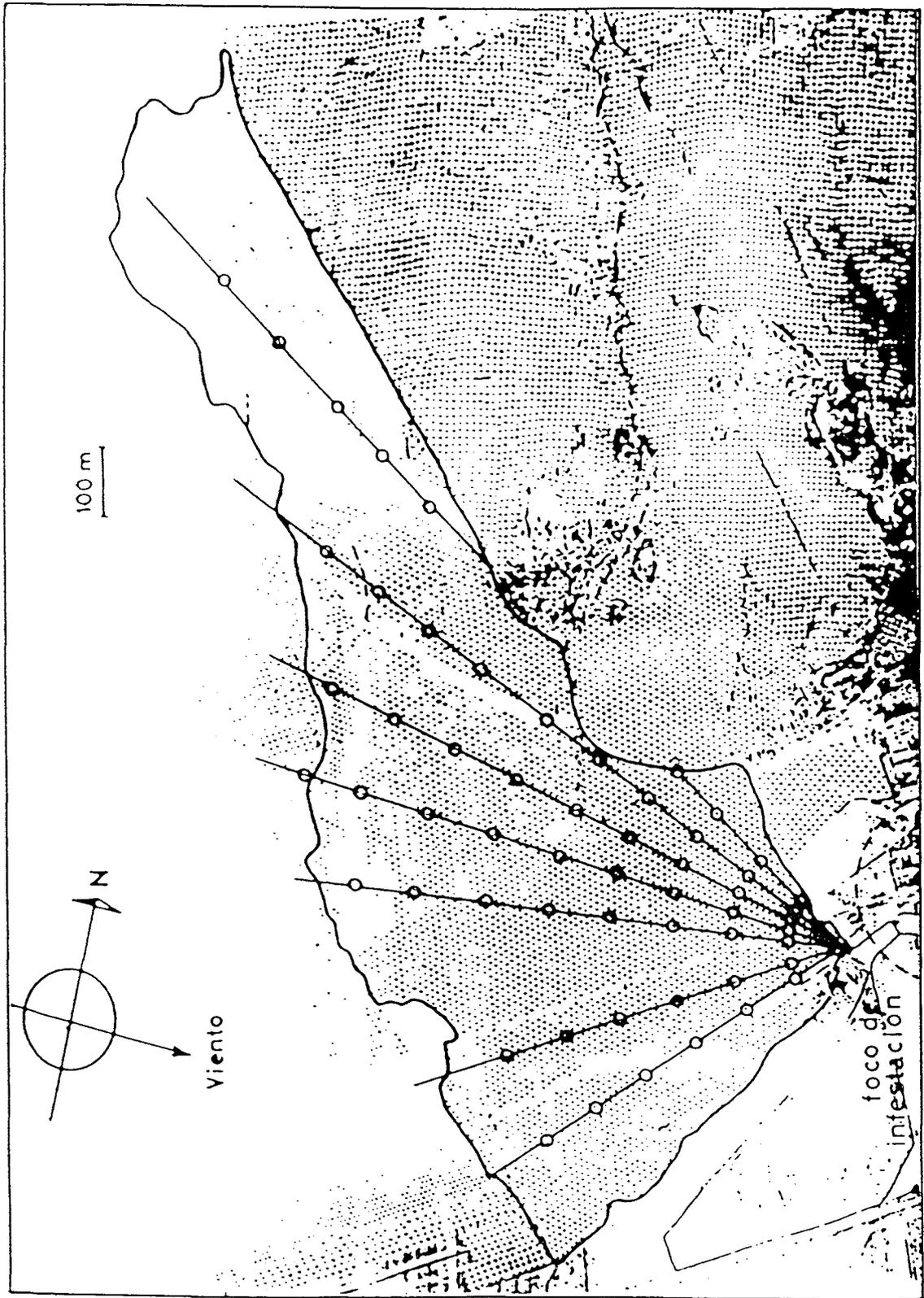


Figura 8. Transectos lineales trazados sobre la zona de estudio.

Categorías	% de superficie atacada/rama
1	0-5
1A	0-1
1B	1-2
1C	2-3
1D	3-4
1E	4-5
2	5-10
3	10-15
4	> 15

Tabla 5. Categorías en las que se han agrupado los distintos porcentajes de superficie atacada.

4.4. Colonización del escolítido.

4.4.1. Arbol.

Para conocer la colonización dentro del árbol se seleccionaron 31 árboles distribuidos por distintas zonas del olivar y en los que, siguiendo la misma metodología que para el estudio de la distribución se les obtuvo el porcentaje de superficie atacada respecto al total de superficie susceptible de ser atacada del árbol. Además, se contaron el número de galerías de alimentación que componía cada rosa calculandose el número medio de galerías de alimentación por rosa y por árbol y el diámetro medio de las rosas por árbol. A continuación se determinó la correlación y la curva de regresión entre el porcentaje de área atacada por árbol y el diámetro medio de las rosas por árbol y entre el número medio de galerías de alimentación de las rosas por árbol y el diámetro

medio de las rosas por árbol.

El estudio de las curvas de regresión permitió conocer el proceso colonizador en el árbol.

4.4.2. Olivar.

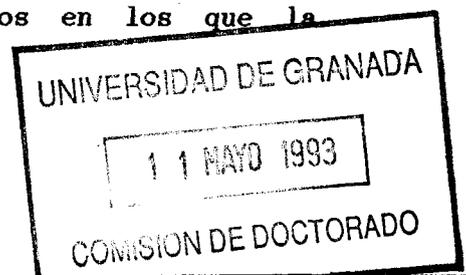
Para conocer el proceso de colonización y el posible desplazamiento de la población a lo largo del año en el olivar, se colocaron veinticinco trampas amarillas, rectangulares (20 cm * 20 cm), a 0 m., 100 m., 200 m., 300 m. y 400 m. de distancia del foco de infestación desde el mes de junio, momento en el que comienzan las primeras emergencias de los adultos desde las leñas, hasta el mes de marzo del año siguiente, momento en el que los barrenillos abandonan el olivar y se dirigen nuevamente a las leñas. Las capturas en las trampas se anotaron semanalmente.

4.5. Estimación de la población.

Sobre los 31 árboles seleccionados en el estudio de la colonización se contaron el número total de rosas presentes en cada uno y, en una muestra significativa de éstas ($n = 40$) tomada al azar, la presencia de individuos vivos y muertos. El número de individuos que componían la población se obtuvo mediante la expresión:

$(n^{\circ} \text{ medio de individuos/rosa} * n^{\circ} \text{ medio de rosas/árbol}) * n^{\circ} \text{ de olivos}$

Para conocer el número de troncos necesarios en los que la



población estimada podría reproducirse, se tomó una muestra de veinticinco troncos infestados de barrenillos de la leñera situada junto al olivar. A cada tronco se le contó el número de galerías de reproducción mediante el número de orificios de penetración calculando a continuación el número medio de galerías de reproducción por tronco. El número medio de troncos necesarios vino dado por la expresión:

$$\text{número de hembras} / \text{número medio de galerías por tronco}$$

5. TRABAJO DE LABORATORIO.

5.1. Estudio de las leñas de poda atacadas en el campo.

Tras finalizar las emergencias de los adultos de la nueva generación de las leñas colocadas en el campo durante el periodo reproductivo, fueron éstas trasladadas al laboratorio donde se procedió a su descortezamiento y a la toma de datos de los parámetros siguientes:

longitud, perímetro, diámetro, superficie total, superficie atacada, número de galerías en la mitad superior, número de galerías en la mitad inferior y número total de galerías.

En cada leña, del total de galerías se seleccionaron al azar cinco de la mitad superior, cinco de la mitad inferior, cinco del centro y cinco de los extremos ($n = 20$, $p < 0.05$) en cada una de las cuales se tomaron los parámetros siguientes:

longitud total, longitud de cada brazo, número de huevos (número de

celdillas ovulares), número de larvas (número de galerías larvarias), longitud de las galerías larvarias y número de pupas (número de cámaras pupales).

Con todos estos datos se pudo conocer la densidad de ataque, el tamaño y la distribución de las galerías sobre las leñas, la fecundidad de las hembras y la mortalidad en cada fase.

5.2. Estudio de las condiciones para la reproducción.

5.2.1. Humedad.

Para conocer los límites de humedad de las leñas, dentro de los cuales los barrenillos pueden reproducirse se procedió de la siguiente manera. El porcentaje de humedad mínimo se obtuvo desecando las leñas, por introducción en estufa a 110°C a diferentes intervalos de tiempo, infestandolas a continuación con barrenillos, observando en aquellas en las que se producía el ataque. El porcentaje de humedad máximo se obtuvo de igual manera pero introduciendo las leñas en agua hasta su saturación. La pérdida o ganancia de humedad se midió como pérdida o ganancia de peso. El peso de la leña saturada fue considerado como el 100 % de humedad.

5.2.2. Temperatura.

Para analizar la influencia de la temperatura sobre la reproducción se infestaron leñas con barrenillos a diferentes temperaturas determinandose dentro de que límites el escolítido iniciaba la

reproducción. También, leñas previamente infestadas, con galerías de reproducción, fueron sometidas a diferentes temperaturas para determinar el intervalo en el que el fitófago continuaba la reproducción una vez iniciada.

5.3. Cría en laboratorio de *H. varius*.

La cría de *H. varius* en el laboratorio consistió en la recogida semanal, durante todo el año, de material infestado en el campo y su traslado al laboratorio donde se introducía en cámara climática a T^a: 24°C ± 2°C, H.R.: 60% ± 5% y fotoperiodo: 14 h.L. 10 h. O., forzandose la reproducción de los barrenillos.

El material, dependiendo del momento del ciclo biológico del insecto en el que nos encontramos, consistió en ramas cortadas de los árboles o en las leñas de poda. Las ramas cortadas eran aquellas que presentaban una mayor densidad de ataque. Estas eran directamente podadas en el campo, desprovistas de pequeñas ramificaciones y fragmentadas en segmentos de 40-50 cm. para su más cómodo transporte como leñas al laboratorio. Una vez introducidas en la cámara, se obtuvo mediante el conteo de los orificios de penetración en diez leñas la curva de ataque expresada como número de penetraciones por dm² y se estudió la evolución de las galerías reproductivas: duración de cada fase y del desarrollo completo. Al final del desarrollo y justo antes de las primeras emergencias, se intrujeron las leñas en bolsas de tul a partir de las cuales se fueron recogiendo los descendientes.

Para estimar el rendimiento de la cría se obtuvo desde octubre

hasta febrero, periodo no reproductivo en condiciones naturales, en cada leña el número medio de individuos emergidos por dm^2 , el número medio de galerías por dm^2 y el número medio de individuos emergidos por galería.

Posteriormente se procedió a reproducir a los descendientes (segunda generación) introduciendolos en cajas con leñas adecuadas (humedad óptima) para tal fin. De igual manera, se llevo a cabo también la reproducción de los reemergentes (generación hermana). En ambos casos se evaluó el rendimiento.

5.4. Ritmo de construcción de las galerías de reproducción y ritmo de oviposición de los adultos.

Se entiende por ritmo de construcción la longitud, expresada en milímetros, de galería excavada por día. Para determinar dicha variable, a partir de leñas introducidas en cámara (T^a : 25°C) se obtuvieron nueve galerías de reproducción a las que se les fue recogiendo el serrín, cada tres días, desde su inicio hasta el final de su construcción. El serrín recogido fue secado en estufa a 110°C , durante dos horas, y pesado, a continuación, con un error de 0.001 g. Una vez finalizada la galería se abrió y le fue medida la longitud total. La relación entre la longitud de la galería y el peso seco del serrín permitió calcular el ritmo de avance diario y medio de los adultos en la construcción de las galerías maternas. De igual forma, se procedió con siete galerías más, a una temperatura de 15°C .

Por otra parte, con el conteo del número de huevos depositados en cada galería se calculó el ritmo de oviposición medio expresado como

número de huevos por día, o bien, como número de huevos por milímetro de longitud y el ritmo de oviposición a lo largo del tiempo de construcción de la galería.

5.5. Obtención de extractos. Bioensayos

Con motivo de aportar nuevos datos sobre los procesos de atracción primaria y secundaria, producidos durante el ataque de los escolítidos a las leñas, se procedió a la obtención de extractos, a partir de madera de leñas recién cortadas, leñas de una semana tras la poda y leñas con poco ataque, y al bioensayo de éstos.

La extracción se realizó en Soxhlet, utilizando un volumen de 250 ml de diclometano (Baker, calidad HPLC). El tiempo de reflujo fue aproximadamente de 24 horas. El extracto se concentró en retrovapor a una temperatura de 45°C hasta volumen final de 2ml, el cual, se trasvasó a vial y se mantuvo a -18°C hasta su uso.

Los bioensayos de los distintos extractos se realizaron con olfactometro (Fig. 9) (PEÑA et al, 1992) consistente en un tubo de vidrio de 50 cm de longitud y 3 cm de diámetro dividido en cinco secciones de 10 cm de longitud cada una y numeradas de cero a cuatro. La muestra (10 µl) se situó en el extremo distal, en el que también se aplicó una corriente de aire de 0.2 ms⁻¹.

Los escolítidos usados en el bioensayo se obtuvieron a partir de la cría de los mismos en el laboratorio, los cuales, eran sexados después de su emergencia de las galerías de reproducción y mantenidos durante

treinta minutos en las condiciones del bioensayo (luz: 1200 lux, temperatura: 22°C). Diez individuos eran colocados en el sector cero al comienzo del bioensayo, siendo contada la posición de cada uno después de cinco minutos y diez minutos. La atracción ejercida por cada muestra se evaluó mediante un índice de atracción (D) que viene dado por la siguiente expresión (ZAGATTI et al., 1987):

$$D = X / D_{\max} * 100$$

donde

$$X = \sum_{i=0}^4 i * n_i$$

n_i = número de individuos en el sector i al final del bioensayo.

D_{\max} = valor que se obtendrá si todos los individuos se encontrara en el sector cuatro al final del bioensayo.

El bioensayo de cada muestra probada constaba de seis repeticiones y un blanco.

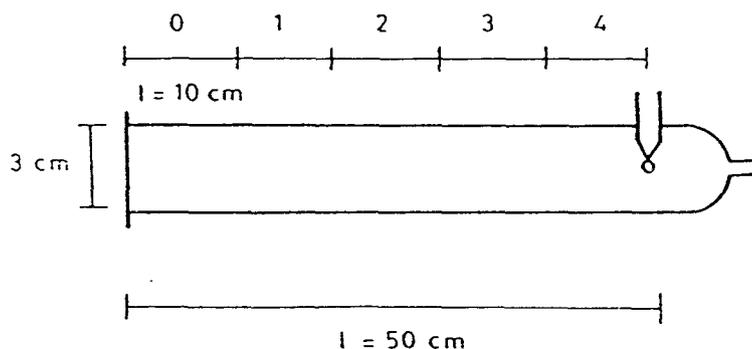


Figura 9. Olfatómetro usado en los bioensayos.

5.6. Estudio de las características biológicas de los parasitoides.

El estudio de las características biológicas de *Cheirpachus quadrum* y *Dendrosoter protuberans*, principales especies parásitas de *P. scarabaeoides* e *H. varius* se realizó en cámara climática (T^a : $24^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$, H.R.: $60\% \pm 5\%$ y fotoperiodo: 16 h. L.:8 h. O.). Los parasitoides fueron introducidos en el interior de cajas transparentes de 30 cm * 20 cm * 7 cm de tamaño, con agua, alimento, consistente en una papilla de miel y polen, y leñas infestadas con el huésped obtenidas a partir de la cría de los barrenillos en el laboratorio.

Las cajas presentaban dos orificios de 5 cm de diámetro tapados con malla fina para asegurar la ventilación en el interior de ellas. El agua y el alimento eran repuestos semanalmente para asegurarse una fuente continua de ambos.

Dependiendo de la experiencia a realizar se seleccionó el tipo de leña y el sexo y número de los individuos parasitoides a utilizar. En todas las experiencias se usaron parasitoides adultos recién emergidos. Las observaciones de las cajas eran diarias anotándose la fecha de muerte de los padres, el número de descendientes y el sexo de los mismos. En los casos en los que las emergencias de los descendientes comenzaron antes de la muerte de los padres, éstos últimos eran puestos en una nueva caja para evitar confundirlos y poder obtener así su fecundidad y longevidad.

Los resultados de las distintas experiencias se evaluaron en función del número y tipo de parasitoides que compusieron la primera generación. Las experiencias fueron las siguientes:

Experiencia I: Influencia del huésped sobre la longevidad y fecundidad de los parasitoides.

Dado que los parasitoides desarrollados sobre *H. varius* eran de mayor tamaño que los desarrollados sobre *Ph. scarabaeoides*, se trató mediante esta experiencia de conocer si, además de la diferencia de tamaño, existían diferencias en la longevidad y/o la fecundidad entre ambos tipos de parasitoides.

Se utilizaron diez cajas con leñas infestadas con barrenillos de características similares (igual densidad de ataque, igual estadio de desarrollo) para cada especie de parasitoides. En cinco, se introdujeron parasitoides procedentes de *Ph. scarabaeoides* y en las otras cinco se introdujeron parasitoides procedentes de *H. varius*. Se puso una pareja de parasitoides en cada caja.

Experiencia II: Preferencia del huésped.

Para conocer si un parasitoide ante la presencia de dos posibles huéspedes muestra preferencia por alguno de ellos se introdujo en cada caja una pareja de parasitoides con leñas infestadas por *Ph. scarabaeoides* y con leñas infestadas por *H. varius*, ambas de similares características. El número de cajas utilizadas para cada especie de parasitoide fue de cinco.

Experiencia III: Preferencia del estadio de desarrollo.

Se utilizaron cinco cajas para cada especie de parasitoides, en cada una de las cuales, se introdujeron una pareja de parasitoides con leñas con larvas huéspedes (distintas leñas con larvas de primera, mediana y última edad) y leñas con pupas, todas ellas de similares características.

Experiencia IV: Razón sexual óptima.

Se estudiaron las siguientes proporciones de sexos (machos : hembras): 1:2, 2:2, 3:2. El número de cajas utilizado fue de cinco por cada caso y especie.

Experiencia V: Competencia.

- Intraespecífica. El número de parejas puestas en contacto fue de 2, 5 y 10. Se pusieron cinco cajas por caso y especie.

- Interespecífica. La proporción de parejas de las dos especies estudiadas fue de 1:1, 2:2 y 5:5. Se utilizaron cinco cajas para cada caso.

Experiencia VI: Comportamiento de búsqueda y oviposición del huésped.

Se obtuvo mediante la observación durante periodos de 24 horas de 5 parejas anotándose la actividad que realizaban en cada momento.

6. DINAMICA DE POBLACIONES. MODELOS MATEMATICOS.

Con los datos obtenidos previamente en el campo y en el laboratorio a partir de (cinco) leñas seleccionadas con diferentes densidades de ataque, se procedió a estudiar la dinámica poblacional de *H. varius* y sus parasitoides mediante la aplicación de un modelo matemático.

Los programas del modelo fueron construidos en lenguaje "Basic" y las variables introducidas en dichos programas fueron las siguientes:

- *H. varius*: fecundidad (huevos/dm²), duración (días) y mortalidad (%) de cada estadio de desarrollo, mortalidad total (%), número de adultos emergidos (emergencias/dm²) y longevidad de los adultos (días).

- Parasitoides: fecundidad (huevos/dm²), número de adultos emergidos (emergencias/dm²) y longevidad de los adultos (días).

RESULTADOS Y DISCUSION

1. CICLO BIOLÓGICO DE *HYLESINUS VARIUS*.

1.1. Generalidades.

El ciclo biológico de *H. varius* consta de cuatro fases, que son por orden cronológico: alimentación I, invernación, alimentación II y reproducción (Fig. 10).

La alimentación I comienza durante el mes de julio, tras formarse los descendientes de la generación invernante como adultos en las leñas de poda y dirigirse a los olivos para construir las galerías de alimentación. Esta etapa se prolonga hasta el mes de noviembre en el que el descenso de las temperaturas y la disminución de las horas de luz producen sobre el escolítido el estado de quiescencia. Con la vuelta a condiciones más favorables en los meses de febrero a mayo, los adultos comienzan otro periodo de alimentación (alimentación II) previo a la reproducción, la cual se inicia durante el mes de marzo. A diferencia de las otras fases, la reproducción, no se produce sobre el árbol vivo sino sobre las leñas de poda que quedan almacenadas en el olivar o en sus proximidades.

En la zona de estudio, en condiciones normales *H. varius* se comporta como un insecto univoltino con una única generación anual, sin embargo, se ha podido observar que si las ramas en las que se encuentran los descendientes alimentándose (alimentación I) son desgajadas por cualquier causa, los individuos presentes en estas ramas, comienzan a reproducirse originando futuras generaciones.

En los siguientes apartados se han analizado cada una de las etapas del ciclo biológico del fitófago detenidamente comenzando por la alimentación I.

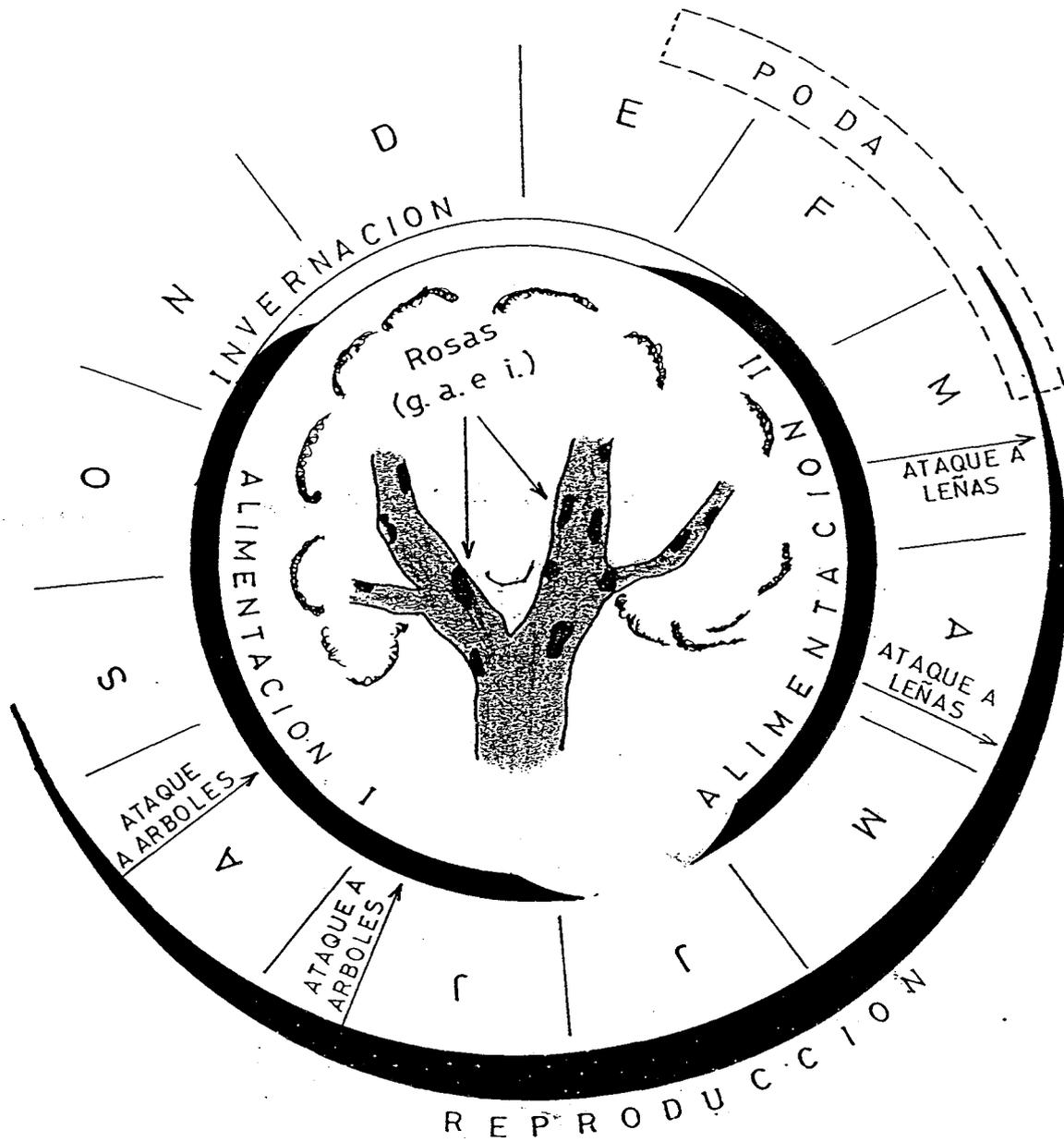


Figura 10. Ciclo biológico de *H. varius*. g. a. e. i.: galerías de alimentación e invernación.

1.2. Alimentación I.

1.2.1. Localización del huesped.

La alimentación I se inició durante el mes de julio, con la llegada de los descendientes adultos de la generación invernante a los olivos, provenientes de las leñas de poda (Fig. 11). En este proceso de traslado, desde las leñas hasta los árboles, intervinieron una serie de estímulos a través de los cuales, los fitófagos se guiaron para localizar al huesped y la zona dentro de éste más idoneas, en donde construir las galerías de alimentación. Entre estos estímulos cabe destacar los de tipo olfativo, visual y de agregación

- Estimulo olfativo: CHARARAS (1960) concluyó que la instalación de *H. varius* sobre el fresno estaba ligada a la presencia de sustancias específicas como la fraxetina, la fraxina, la fraxidina, la isofraxidina y el fraxinol. Posteriormente, PEDROSA-MACEDO (1979) comprobó que extractos obtenidos a partir de corteza de fresno eran unos efectivos atrayentes para los barrenillos. Esto último se ha podido confirmar también con extractos de olivo. Por tanto, las sustancias desprendidas por los árboles suponen una atracción para los individuos recién emergidos en lo que sería un primer estímulo cuyo resultado sería la implantación en el árbol. Según CHARARAS (1987) el estímulo olfativo es el más importante.

- Estimulo visual: Una vez localizado el árbol la mayoría de los individuos se situaron sobre éste en zonas oscuras, sombreadas, evitando las zonas claras, expuestas al sol, consecuencia de la

influencia de las irradiaciones luminosas de las distintas zonas del árbol sobre el escolítido.

- Estímulo agregacionista: Se pudo facilmente observar que las galerías de alimentación no se realizaron de forma aislada sino agrupadas en un número más o menos variable dandose un comportamiento de agregación. Así, la presencia de un individuo en una determinada zona estimuló, de alguna manera, la presencia de otros individuos.

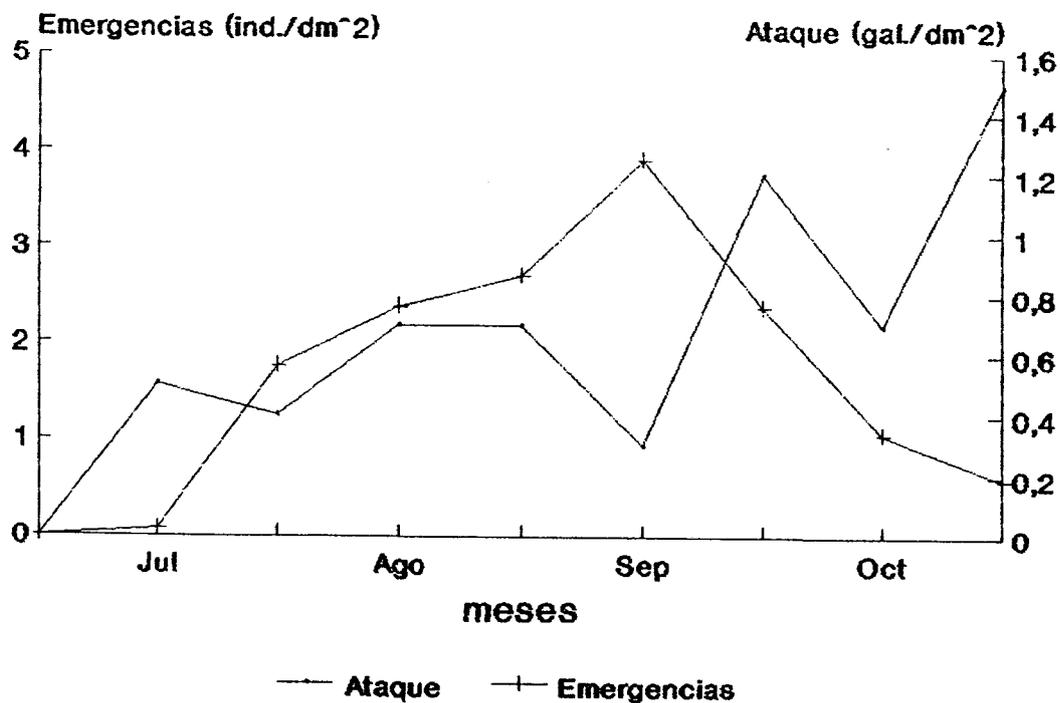


Figura 11. Emergencias de las leñas y ataque a los árboles durante el año 1991.

1.2.2. Galerías de alimentación.

Las galerías de alimentación son pequeñas excavaciones subcorticales, no muy profundas, que afectan a la corteza y al floema, realizadas por el fitófago sobre el tronco y las ramas de los olivos. Tienen una forma recta, ligeramente curva o no definida y no tienen una disposición determinada respecto al eje longitudinal de la rama. Presentan una longitud que varía desde 0.5 cm a 2.0 cm (Fig. 12). Un síntoma externo de éstas galerías es la presencia de serrín, aunque normalmente no es fácil observarlo debido a que suele ser transportado por el viento.

Dado el comportamiento agregacionista de *H. varius*, anteriormente comentado, las galerías de alimentación aparecieron muchas veces formando redes en las que era difícil individualizarlas .

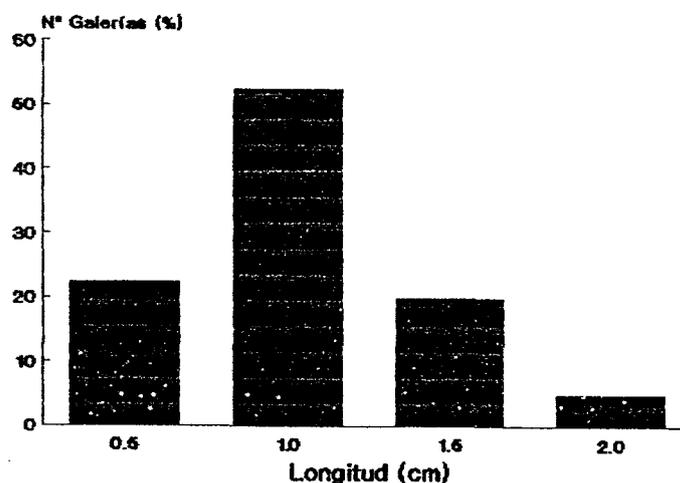


Figura 12. Longitud de las galerías de alimentación.

Como consecuencia de la construcción de las galerías se produjeron en las zonas afectadas unas hiperplasias que se tradujeron en tumores. Estas hiperplasias son puntos de regeneración de los tejidos afectados produciéndose unos engrosamientos de la corteza con una morfología similar a la forma de una rosa y a los que llamamos "rosas del olivo". CHARARAS (1958) estudió las perturbaciones fisiológicas a nivel de las rosas en el fresno encontrando una caída de presión osmótica en ellas frente a las zonas sanas (Fig. 13). En relación con la caída de la presión osmótica se producía también una disminución sensible de azúcares (3.4 g./ml. en la zona atacada frente a 6.3 g./ml. en la zona sana), sin embargo, estos desequilibrios tróficos no modificaban sensiblemente la resistencia de la planta.

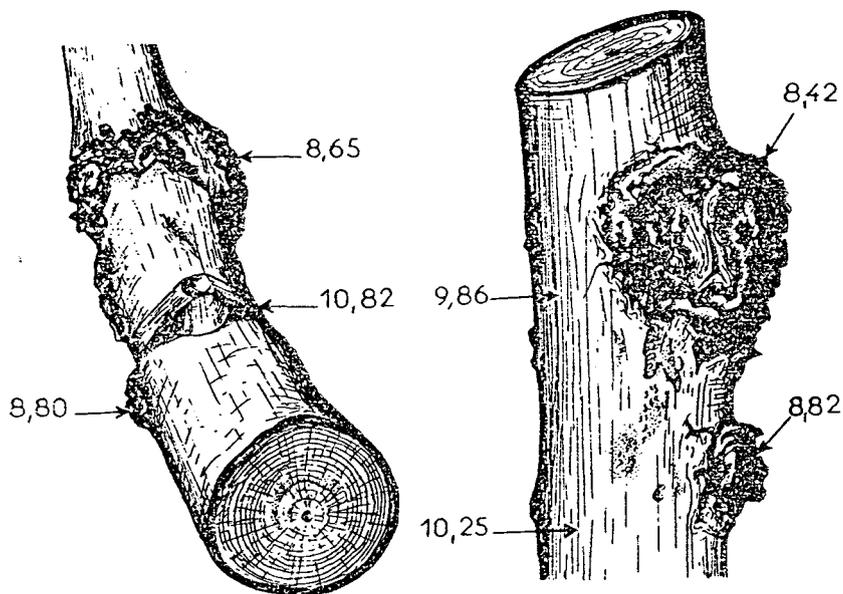


Figura 13. Presión osmótica en las rosas corticales y en las zonas sanas (tomada de CHARARAS, 1958)

1.2.3. Colonización del árbol.

El periodo anual de colonización tiene una duración aproximada de cuatro meses, desde julio hasta octubre, coincidiendo con las emergencias de los descendientes adultos desde las leñas de poda. Para conocer el proceso de colonización se han obtenido las relaciones existentes entre el porcentaje de área atacada y el diametro de las rosas producidas por dicho ataque (Fig. 14) y entre el número de galerías de alimentación que forman dichas rosas y el diámetro de las mismas (Fig. 15). La correlación fue significativa en ambos casos siendo la recta de regresión y el coeficiente de correlación en el primer caso:

$$y = 21.583 + 12.993 * \log (x); r = 0.989$$

y en el segundo caso:

$$y = 0.7146 + 4.7061 * \log (x); r = 0.837$$

En la figura 14 se puede observar como, al principio, para un pequeño incremento en el porcentaje de superficie de ataque, el diametro de la rosa aumenta mucho haciendose más atenuado este aumento cuando el ataque es aproximadamente superior al 5% y la rosa ha alcanzado un diametro aproximado de 30 mm. Por tanto, la superficie de ataque, cuando es superior al 5 %, se incrementa con la creación de nuevas rosas más que con el aumento de las ya existentes.

Por otra parte, en la figura 15 se observa que las primeras galerías de alimentación producen un incremento rápido del diámetro de

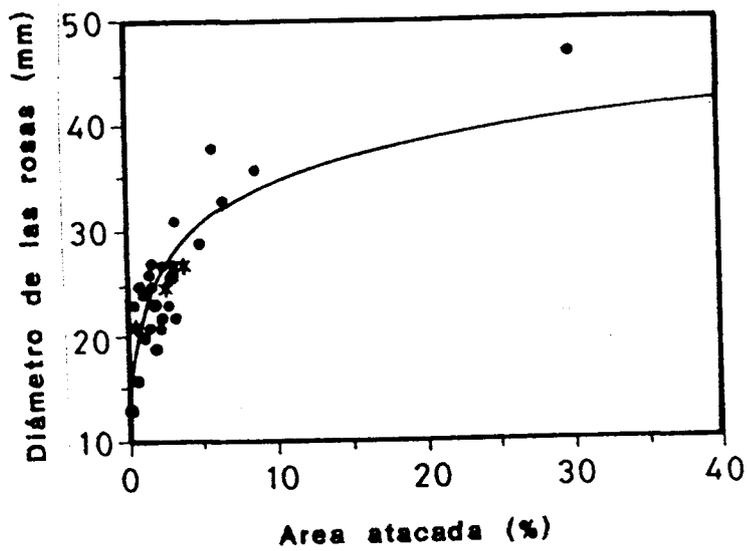


Figura 14. Relación entre el porcentaje de área atacada y el diámetro de las rosas

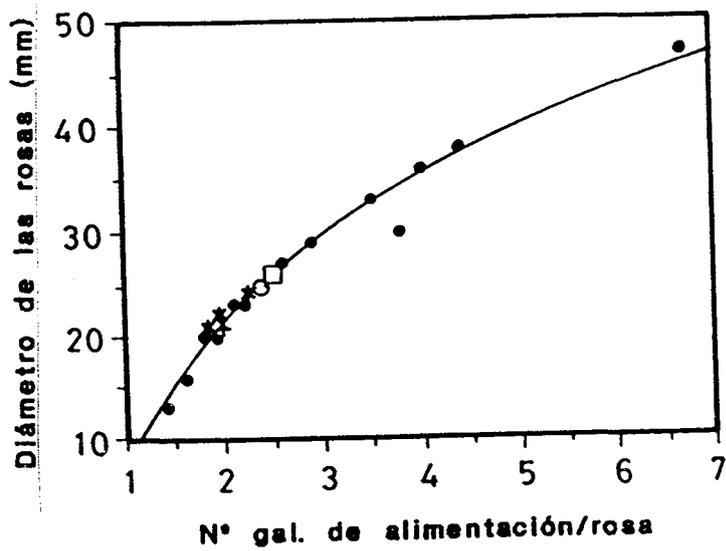


Figura 15. Relación entre el número de galerías de alimentación por rosa y el diámetro de la misma.

la rosa hasta que ésta alcanza los 30 mm. Después de éste punto la construcción de las nuevas galerías producen un incremento más atenuado en el diámetro de las rosas.

Las primeras galerías de alimentación producen una gran reacción por parte del árbol que engrosa su corteza pero posteriormente, las siguientes galerías se hacen sobre las heridas ya existentes, no provocando una respuesta tan grande en el árbol, además de sobre nuevas zonas

El proceso de colonización sería el siguiente:

1.- Formación de las primeras galerías de alimentación que producen una gran respuesta en el árbol. Diámetro de la rosa en aumento, poco porcentaje de área atacada, pocas galerías de alimentación por rosa.

2.-Formación de más galerías de alimentación sobre las rosas ya existentes y sobre nuevas zonas. El diámetro de la rosa aumenta lentamente, el porcentaje de área atacada y el número de galerías por rosa aumentan de forma rápida.

3.-Formación de más galerías de alimentación agudizandose el proceso.

El hecho de que, a pesar del comportamiento agregacionista de *H. varius*, sobre zonas con un número determinado de individuos cuyas galerías de alimentación han constituido una rosa de un diámetro mayor de 30 mm, nuevos individuos no acudan, podría estar directamente

relacionado con la mayor caída de la presión osmótica que se produce sobre las rosas más grandes (CHARARAS, 1960). De ahí, que exista una segunda fase en la que los individuos se dirigen preferentemente a una zona más despejada, sin galerías de alimentación. y con una mayor corriente de savia. En una tercera fase, los individuos se agruparían en esta zona formandose una rosa hasta que la presión osmótica empezara a descender hasta niveles bajos. En una cuarta fase los individuos buscarían nuevas zonas y así sucesivamente.

1.2.4. Colonización del olivar.

El número de capturas obtenidas en las trampas situadas en el olivar fueron mínimas, correspondiendo con el desplazamiento de los emergentes desde las leñas hacia los árboles.

Las trampas con el mayor número de capturas fueron las situadas a 0 m y 100 m del foco de infección colonizandose, por tanto, mayoritariamente estas zonas próximas al foco. Durante el resto del año, la ausencia de capturas puede ser un indicador del no desplazamiento de la población a lo largo del olivar.

1.2.5. Distribución de las galerías de alimentación en el árbol.

La distribución de las galerías de alimentación se obtuvo considerando la superficie ocupada por dichas galerías. La tabla 6 muestra los valores obtenidos para cada uno de los cuatro árboles estudiados en cada orientación y tipo de rama. A partir de la rama

cuaternaria el porcentaje de superficie atacada fue nulo. Las zonas de mayor superficie con ataque, en términos medios, fueron la zona norte y el tronco (Fig. 16). Tras la aplicación del análisis de la varianza, los resultados obtenidos fueron los siguientes:

- Por orientaciones. Aparecieron diferencias significativas entre la zona norte y la zona sur ($p < 0.01$) y entre la zona norte y la zona oeste ($p < 0.05$), no existiendo diferencias significativas entre las zonas norte y este ni entre las zonas este, sur y oeste.

- Por tipo de rama. Sólo se encontraron diferencias significativas entre el tronco y la rama terciaria ($p < 0.1$), de diámetro inferior a 4 cm.

La distribución en tronco y ramas dentro de cada orientación se expresa en la figura 17.

ARBOL	ORIENTACION				T	TIPO DE RAMA		
	N	E	S	O		R1	R2	R3
1	43.3	25.9	24.2	6.6	10.8	27.2	37.7	24.1
2	32.8	21.7	13.1	32.4	48.6	25.0	19.4	6.8
3	39.9	30.3	11.8	18.0	39.0	40.8	16.2	5.9
4	42.9	35.2	7.1	14.8	42.2	27.9	25.5	4.1
\bar{x}	39.8	28.3	14.0	18.0	35.1	30.2	24.7	10.2
s.d.	4.2	5.0	6.2	9.3	14.5	6.2	8.2	8.0

Tabla 6. Porcentajes de área atacada en cada árbol por orientación y por tipo de rama.

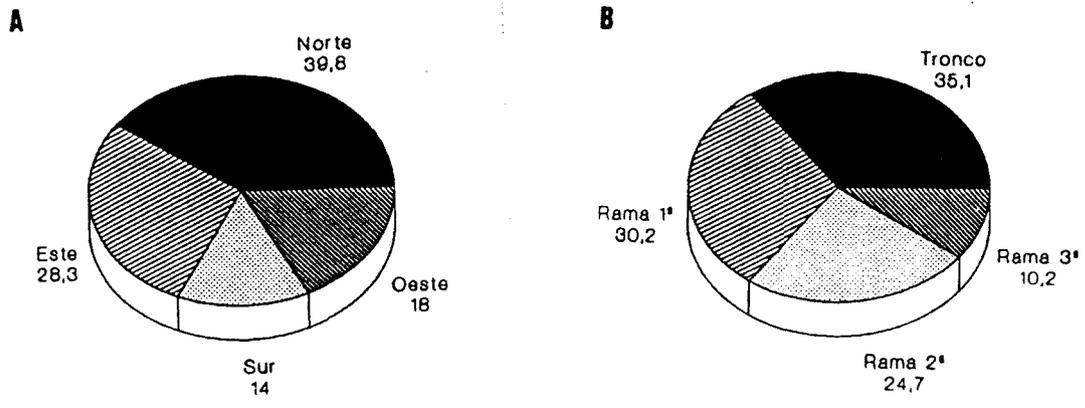


Figura 16. Distribución de las galerías de distribución. A. Por orientaciones. B. Por tipos de ramas.

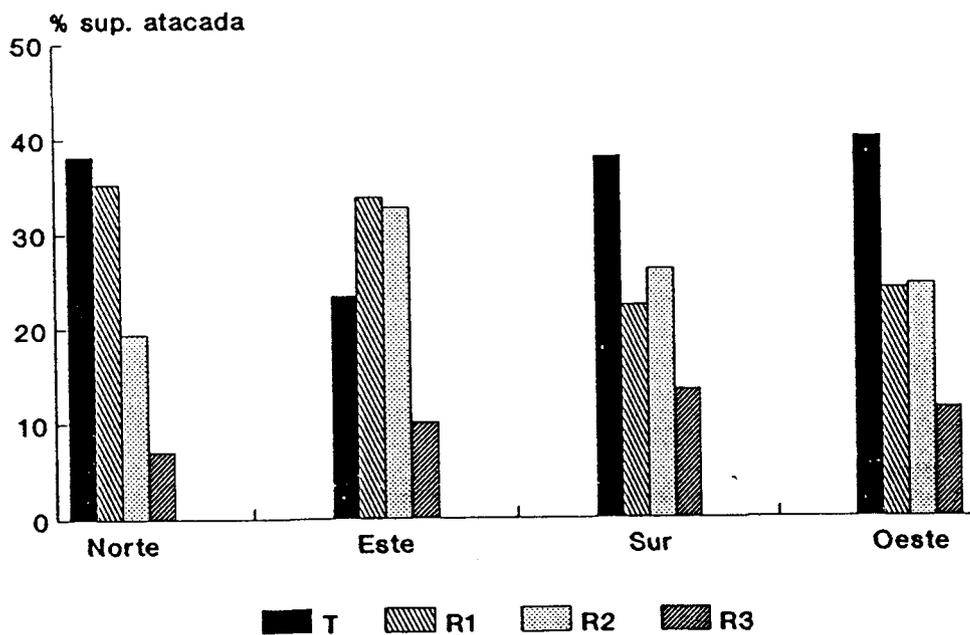


Figura 17. Distribución de las galerías de alimentación en tronco y ramas para cada orientación.

A la vista de los resultados obtenidos, podemos destacar por orientaciones, a la zona norte como aquella por la que el fitófago tiene preferencia frente a las demás. Este hecho puede ser debido a que las condiciones de menor temperatura y menor insolación de esta zona resultan ser las más idóneas para el escolítido. Cuando los adultos emergen desde las leñas durante el verano, se dirigen principalmente hacia ella para evitar temperaturas elevadas. Otro factor que también puede influir, y que está en relación con el estímulo visual, es el descrito por SCHÖNHERR (1977) en otros escolítidos, según el cual los adultos se dirigen hacia las zonas más oscuras y sombreadas, manifestando un comportamiento cromotrópico.

La zona este quedó como una zona de transición entre la norte, de máximo ataque, y la sur, de mínimo ataque. Observese que no existen diferencias significativas entre norte y este, ni entre este y sur. No sucede lo mismo con la zona oeste cuyo ataque es inferior al de la zona este. Esto es debido a que el este recibe el sol matinal, hasta las 12 horas, mientras que el oeste recibe el sol desde esta hora hasta el atardecer, alcanzando esta última zona, mayores temperaturas y mayor número de horas de insolación, factores que suelen ser evitados, por los barrenillos.

En cuanto a la distribución en función del tipo de rama se observa un gradiente de mayor a menor ataque desde el tronco hacia las ramas terminales, en donde se hace nulo. Esto puede ser debido a que el tamaño de *H. varius*, la morfología irregular de las galerías de alimentación que construye y la disposición agrupada de éstas requiere un espacio mínimo superior al disponible en las ramas terminales.

La distribución de *H. varius* respecto a la de *P. scarabaeoides* es similar por orientaciones pero contraria por tipos de ramas. *P. scarabaeoides* se sitúa principalmente en las ramas terminales (GONZALEZ, 1990) mientras que *H. varius* lo hace en el tronco y en las ramas principales, como acabamos de ver. Esta separación de hábitat por parte de ambos fitófagos podría deberse a la influencia de una serie de factores ecológicos que han limitado la distribución de cada especie produciendo su ausencia en el hábitat de la otra (KREBS, 1985). Entre estos factores ecológicos habría que destacar la inaccesibilidad a otro área, la presencia de otra especie (competencia), factores físicos (diferencia de tamaño entre ambas especies: *P. scarabaeoides* es casi la mitad de más pequeño que *H. varius*, grosor de la corteza, diámetro de la rama, corriente de savia) o químicos (nutrientes).

1.2.6. Duración de la alimentación I.

La alimentación se inició a finales de junio (año 1990) o principios de julio (años 1991 y 1992), con las emergencias desde las leñas de los primeros barrenillos, y finalizó a mediados de noviembre (años 1990, 1991 y 1992) con la entrada de éstos de invernación. Por lo tanto, el periodo de alimentación I total tuvo una duración aproximada de cuatro - cinco meses. Para los últimos individuos en emerger durante los meses de septiembre (años 1990 y 1992) u octubre (año 1991) la alimentación tuvo una duración de uno o dos meses.

1.3. Invernación.

1.3.1. Definición de invernación.

Durante la fase de invernación *H. varius* detiene su ciclo normal de actividad de una manera más o menos acentuada. Esta detención de la actividad se puede presentar bajo diversas categorías designándose los términos de quiescencia y diapausa para ellas. Según PAULIAN (1988), se definen dichos términos de la siguiente manera:

Quiescencia: Simples detenciones del desarrollo o de la actividad, de carácter accidental, ligadas directamente a factores ambientales (temperatura, fotoperiodo) o a factores biológicos externos (alimentación).

Diapausa: Detenciones del desarrollo o de la actividad de una duración particular aún cuando las condiciones exteriores son favorables. La diapausa corresponde a una regulación por anticipación comandada por factores endocrinos.

Ambos procesos pueden tener lugar en embriones y estados juveniles de cualquier tipo y la quiescencia se presenta además en adultos, en los que raramente se da diapausa (NIETO & MIER, 1985).

A los organismos cuyo desarrollo transcurre normalmente sin diapausa se les designa como homodinamos y a aquellos cuyo desarrollo requiere necesariamente pasar por la etapa de diapausa, al menos en alguno de sus estadios, se les designa como heterodinamos.

Teniendo en cuenta las definiciones dadas se considera a *H. varius* un insecto homodinamo que pasa el invierno en estado de quiescencia. Se acepta el término de quiescencia, en vez del de diapausa, para definir la invernación del escolítido, debido a que con el descenso de las temperaturas, el acortamiento del fotoperiodo y la disminución de las horas de sol diarias que tienen lugar desde los meses de octubre a febrero, los individuos quedan inactivos o con un nivel de actividad bajo, aunque si bien, en los días soleados y templados, aún dentro del periodo invernal, pueden presentar un determinado grado de actividad. Además, si en días fríos de máxima inactividad se introducen ramas infestadas con individuos invernantes en cámara climática (T^a : 24 °C, fotoperiodo: 16 h. L - 8 h. O. y H.R. 60%), en un periodo de veinticuatro horas los individuos se activan y comienzan a reproducirse. Laruptura de la diapausa no se obtiene a menudo por el simple retorno a las condiciones del medio favorables siendo un fenómeno complejo y gradual (LEBERRE, 1965). También se pudo constatar que si los individuos que están en periodo de alimentación I no sufren condiciones desfavorables, permanecen activos.

Por tanto, la inactividad de *H. varius* depende exclusivamente de condiciones ambientales desfavorables. Si éstas no se producen tampoco aquella; si desaparecen, la actividad vital se desarrolla, todo lo cual es propio de la quiescencia.

1.3.2. Galerías de invernación.

Cuando *H. varius* entra en invernación permanece más o menos inactivo en lo que hasta ahora había sido su galería de alimentación, no

existiendo un desplazamiento hacia otras zonas para construir un nuevo tipo de galería. Por tanto las características de las galerías de invernación son las mismas que las de alimentación al tratarse de la misma galería que adquiere diferente función dependiendo de la época del año. Las rosas formadas como consecuencia de las galerías hacen de éstas un óptimo refugio invernal al engrosarse la corteza y aislar más del medio a los individuos.

1.3.3. Estimación de la población invernante.

Durante el año 1991 se realizó un estudio para estimar el número de individuos que componían la población invernante. Dicha estimación se obtuvo a través del número de individuos vivos por rosa y del número de rosas por árbol.

El número de individuos vivos encontrados en las rosas durante el invierno fue de entre 0 y 2 siendo el valor medio de 0.5 ± 0.3 . También se encontraron individuos muertos en las galerías de invernación. El porcentaje de población que muere fue difícil de saber dado que los individuos muertos quedan acumulados en las rosas a lo largo de varios años y no son sólo el resultado del último año. Por esta causa fue también mayor el número de individuos muertos encontrados siendo éstos de entre 0 y 9 con un valor medio de 0.9 ± 1.6 . Las galerías donde aparecían individuos muertos estaban necrosadas siendo de color más oscuro a las de los individuos vivos, de reciente construcción.

El número medio de rosas por árbol fue de 42.2 ± 17.3 y el número de olivos que componía la zona de estudio era de 7.000. Por tanto,

considerando todos estos valores obtenidos, el número de individuos que compusieron la población fue el siguiente:

$$(0.5 \pm 0.3 \text{ indiv./rosa} * 42.2 \pm 17.3 \text{ rosas /árbol}) * 7\ 000 \text{ olivos} = \\ 147.700 \pm 102.596 \text{ individuos}$$

El conocimiento puntual de esta población es muy interesante ya que aporta una idea sobre el nivel de infestación del olivar, lo que permite una planificación sobre la necesidad de aplicar o no un control o sobre el tipo de tratamiento a aplicar.

1.3.4. Duración de la invernación.

Tras la realización de muestreos semanales en las rosas de cinco árboles, tomados al azar, observamos que a partir de mediados de noviembre (año 1990) con la bajada de las temperaturas medias por debajo de 10°C y el fotoperiodo a 10 h. L. los individuos entraban en invernación. Esta situación se prolongó hasta finales de febrero del año siguiente (año 1991) en el que la subida de la temperatura media a 10°C y el fotoperiodo a 11 h. L. reactivó de nuevo a los fitófagos.

Por tanto, durante los años 1990-91 la duración de la invernación fue de cuatro meses estando afectada por las condiciones ambientales. Una disminución en la temperatura por debajo de 10°C y en el fotoperiodo de 10 h. L. produce el estado de invernación. Durante los años 1991-92 esta situación fue similar iniciándose la invernación a mediados de noviembre y finalizando a principios de marzo (Fig. 18).

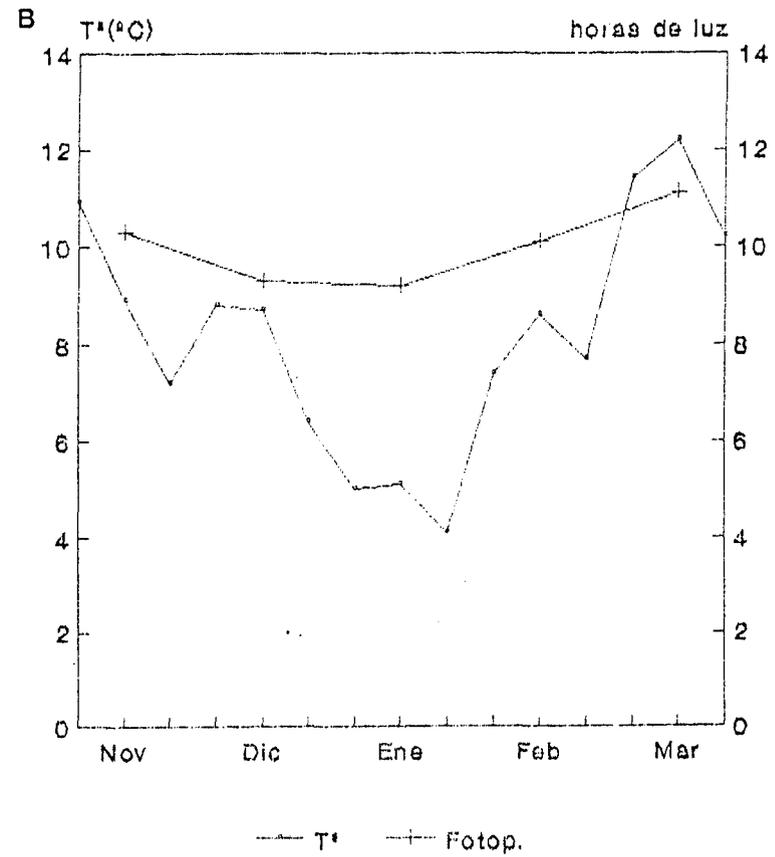
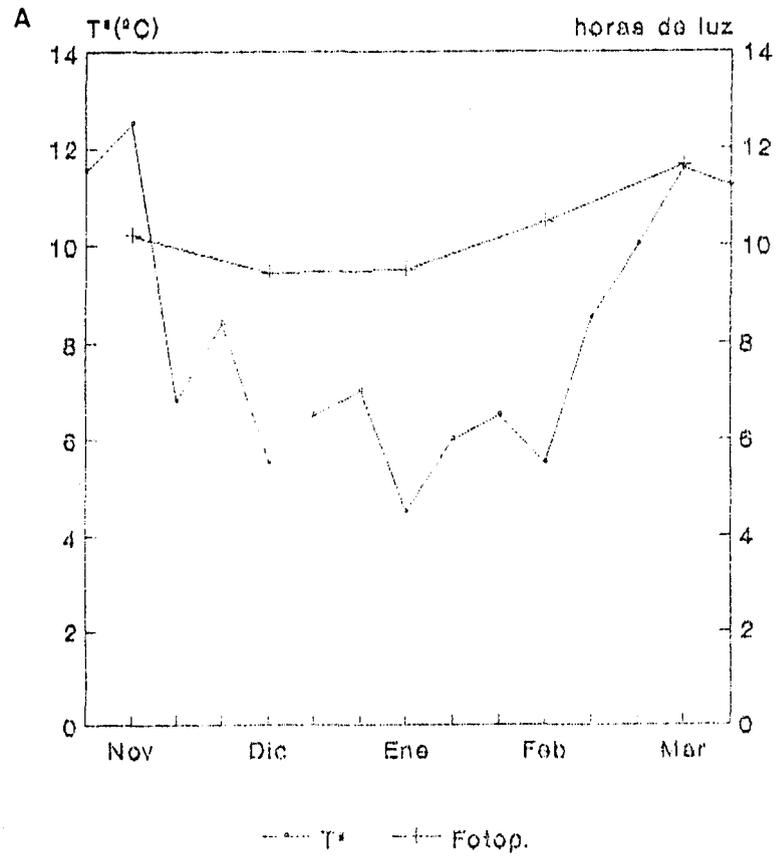


Figura 18. Temperatura y fotoperiodo durante la Invernación. A. Años 1990-91.
B. Años 1991-92.

1.3.5. Salida de invernación.

La salida de la invernación del escolítido coincidió con la salida de invernación e inicio del movimiento de yemas del árbol, que tienen lugar durante los meses de febrero a marzo. En esta etapa el olivo libera fitohormonas (SANCHEZ-RAYA, 1981) y aumenta la corriente de savia lo que puede influir en la reactivación del fitófago, además de los factores ambientales climáticos (temperatura, humedad, fotoperiodo). Así, los individuos invernantes en el árbol al recobrar su actividad comienzan de nuevo a alimentarse. Sin embargo, dado que la poda se realiza durante los meses de enero a marzo, algunos individuos invernantes son separados del árbol vivo quedando en las leñas de poda. En este caso estos individuos no pasan por la nueva etapa de alimentación sino que se reproducen directamente bajo el estímulo de las condiciones ambientales. Por último, un pequeño tercer grupo de individuos muere en el árbol durante el periodo invernal.

El proceso de salida de la invernación fue bastante rápido con una duración de diez días aunque, si bien, en los cinco primeros días se produjo la salida de casi toda la población (98 %) (Fig. 19). Otros autores han observado sobre otras especies de escolítidos salidas más graduales de la invernación. GONZALEZ (1990) cita veinticinco días para la salida de invernación de *P. scarabaeoides* y SAFRANYIK (1988) sesenta días para la de *Dendroctonus rufipeenis*.

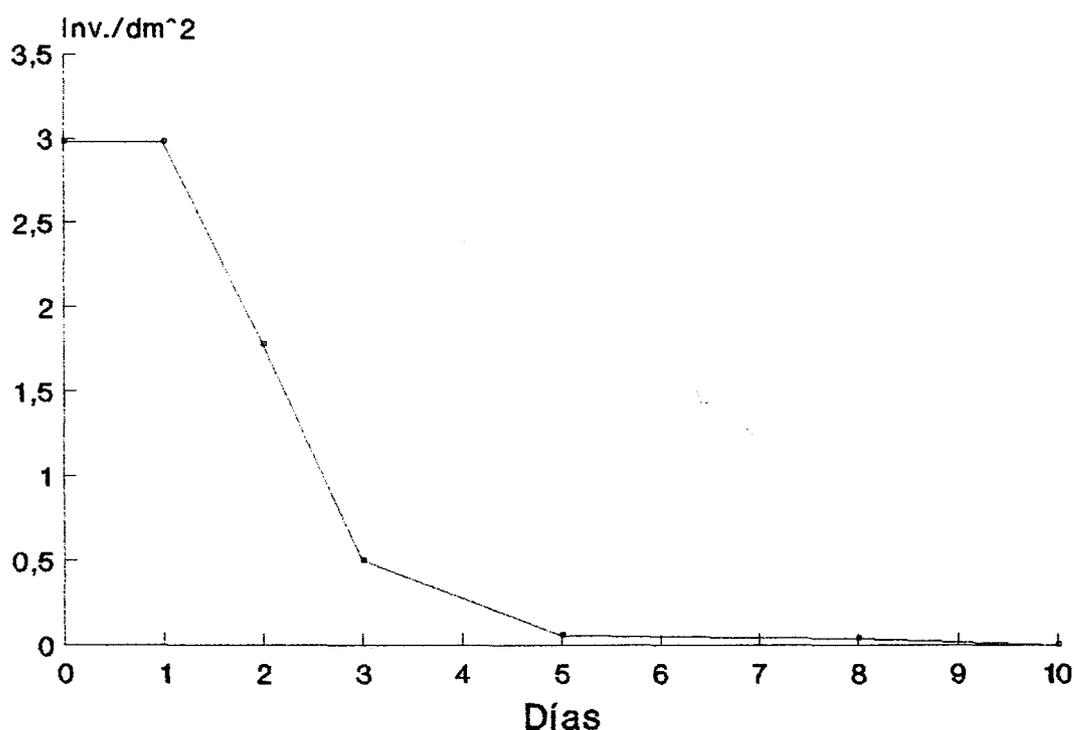


Figura 19. Curva de salida de la invernación.

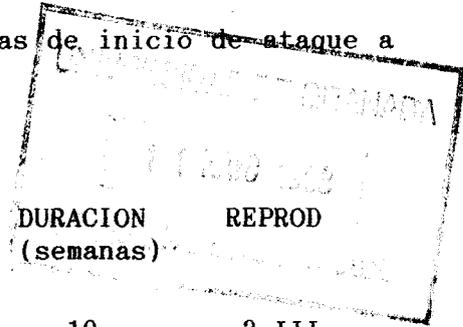
1.4. Alimentación II

Con la vuelta a las condiciones favorables durante los meses de febrero o marzo, tras el periodo invernal, los escolítidos se reactivaron e iniciaron un nuevo periodo de alimentación, previo a la reproducción. Para ello, construyeron nuevas galerías de alimentación a partir de las cuales obtener el alimento necesario, con el fin de obtener un ritmo metabólico normal. Sin embargo, este periodo no es totalmente imprescindible, como así lo demuestra la reproducción de los invernantes que quedan en las leñas tras la poda.

Las nuevas galerías de alimentación son iguales a las del periodo de alimentación I, se construyen también de forma agrupada y producen

los mismos efectos sobre el árbol originándose rosas corticales. La distribución que siguen también es la misma con un mayor número de galerías en la zona norte y en el tronco y las ramas principales.

En la tabla 7 se expone la duración de la alimentación II durante los años 1990, 1991 y 1992, además de las fechas de inicio de ataque a las leñas para la reproducción.



AÑO	INICIO	FINAL	DURACION (semanas)	REPROD
1990	Final febrero	Principios mayo	10	2-III
1991	Final marzo	Final mayo	9	20-III
1992	Principios marzo	Final abril	8	3-III

Tabla 7. Duración de la alimentación II.

Observese que para la alimentación II la duración total es de aproximadamente dos meses, lo cual, difiere de la duración total de la alimentación I que fue de cuatro-cinco meses.

La salida de la alimentación se representa en la figura 20 mediante el número de galerías que permanecen ocupadas por los fitófagos en el árbol. El número de éstas disminuye progresivamente, desde que se produce la reactivación de los barrenillos, por el despalzamiento que experimentan hacia las leñas. Observese el paralelismo existente entre esta disminución del número de galerías de alimentación ocupadas y el aumento en el número de penetraciones (ataque) en las leñas de poda. La duración de la alimentación II para un individuo osciló desde algunos días para los primeros en abandonar las galerías nutricias en marzo hasta aproximadamente dos meses para los últimos en salir en mayo.

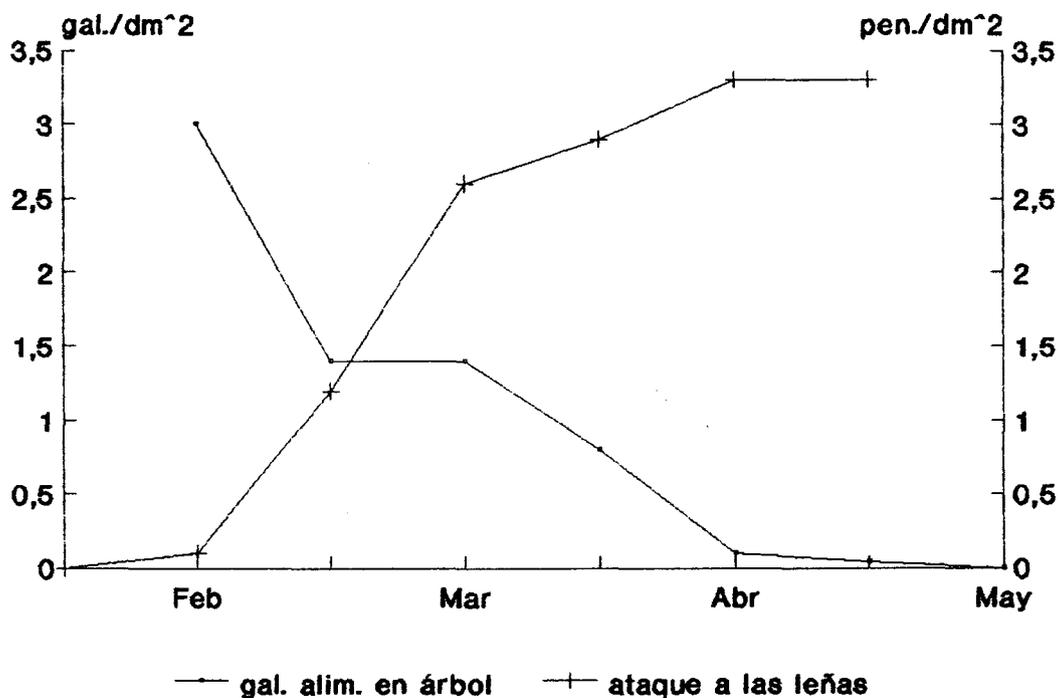


Figura 20. Salida de la alimentación II.

El proceso de alimentación II está influido por una serie de factores que condicionan su inicio y su fin; uno de ellos es la temperatura. Se ha observado que una temperatura por encima de 10°C reactiva a los escolítidos invernantes, los cuales comienzan a alimentarse. Por otro lado, en experiencias realizadas en el laboratorio, se comprobó que a temperaturas superiores a 11°C los individuos son capaces de iniciar la reproducción y, por tanto, salir de la alimentación.

Otro factor es la poda. Teniendo en cuenta que la poda se realiza durante los meses de enero a marzo, la corriente de savia puede ser interrumpida para algunos individuos al ser cortadas las ramas en las que se encuentran alimentándose, lo que implicaría el fin de la

alimentación, y si las condiciones son favorables, el inicio de la reproducción.

Por otro lado, la presencia de la leña de poda en el olivar y el desprendimiento de sustancias atractivas por parte de éstas (CHARARAS, 1987), son un estímulo positivo para el abandono de las galerías de alimentación.

Un último factor, hipotético, sería aquel por el que la salida de la alimentación II vendría condicionada por la duración que tuvo para dicho individuo la alimentación I. Los individuos que comienzan en primer lugar la alimentación I y cuya duración sería de cuatro - cinco meses serían los más susceptibles de salir antes de la alimentación II debido a que ya han estado alimentándose durante un largo periodo de tiempo. Sin embargo, los últimos individuos en llegar a los árboles, en septiembre u octubre, cuyo periodo de alimentación I sería de uno o dos meses tenderían a abandonar en último lugar la alimentación II para de esta forma completar también un periodo aproximado de cuatro meses de alimentación.

1.5. Reproducción

Tras la etapa de alimentación II comenzó el periodo reproductivo influenciado por una serie de factores ecológicos que determinaron la actividad de los individuos.

Según diversos autores (SCHIMITSCHEK, 1955; POTSNER, en SCHWENKE, 1974, CHARARAS, 1958) *H. varius* puede comportarse como parásito

primario, secundario o terciario al atacar a árboles sanos y vigorosos, árboles débiles y enfermizos y leñas de poda. En nuestra zona de estudio, sin embargo, sólo se encontraron a las leñas de poda como el único lugar en las que el escolítido realizó la reproducción actuando, por tanto, como parásito terciario, o según clasificación de RUDINSKY (1962) como parásito secundario.

1.5.1. Influencia de los factores ecológicos sobre la reproducción

1.5.1.1. Poda

La realización de la poda se llevó a cabo en los años de estudio durante los meses de enero a marzo eliminandose aproximadamente un tercio del volumen total en cada árbol.

Conforme a la tala de las ramas principales, éstas iban siendo despojadas de las pequeñas ramificaciones inferiores a 2 cm de diámetro y troceadas para su almacenaje. Las pequeñas ramificaciones y ramillas terminales obtenidas eran quemadas a los pocos días. El diámetro de las leñas osciló de 2 cm a 18 cm siendo las más numerosas las de 4 cm y 5 cm de diámetro (Fig. 21).

La presencia de la leña de poda en el olivar o en sus proximidades a partir de los meses de febrero y marzo supone un factor importante para la reproducción al actuar como el sustrato sobre el que tiene lugar ésta. Además, la emisión de sustancias químicas por parte de las leñas es de vital importancia en el desplazamiento de los individuos desde los árboles hasta ellas lo que supone el proceso de atracción primaria.

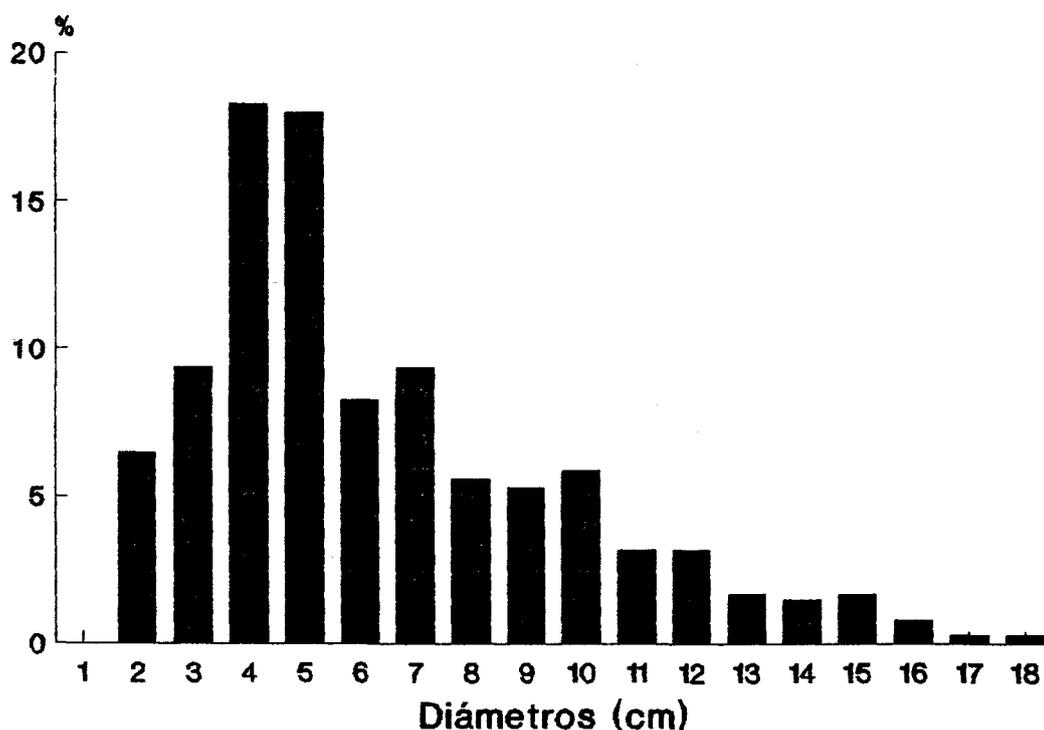


Figura 21. Diámetros de las leñas de poda.

1.5.1.2. Humedad

Los escolítidos, en general, presentan un comportamiento higrotrópico positivo dirigiéndose hacia aquellas leñas que presentan un nivel de hidratación adecuado y, en consecuencia, unos tejidos en buen estado y sin degradar para poder llevar a cabo la reproducción (CHARARAS, 1979).

Se observado que sobre leñas recién cortadas los escolítidos se reproducen de forma inmediata. Para cuantificar la cantidad de agua de estas leñas se ha obtenido la curva de saturación de humedad en el laboratorio (Fig. 22) calculándose una humedad para ellas del 90 % . Además se procedió a forzar la reproducción sobre leñas ricas en agua o

saturadas observandose que los adultos no se reproducen sobre aquellas que presentan más de un 97 % de agua.

Por otro lado, sobre leñas desecadas se obtuvo que la cantidad mínima de agua que ha de tener una leña para ser atacada es del 58 % .

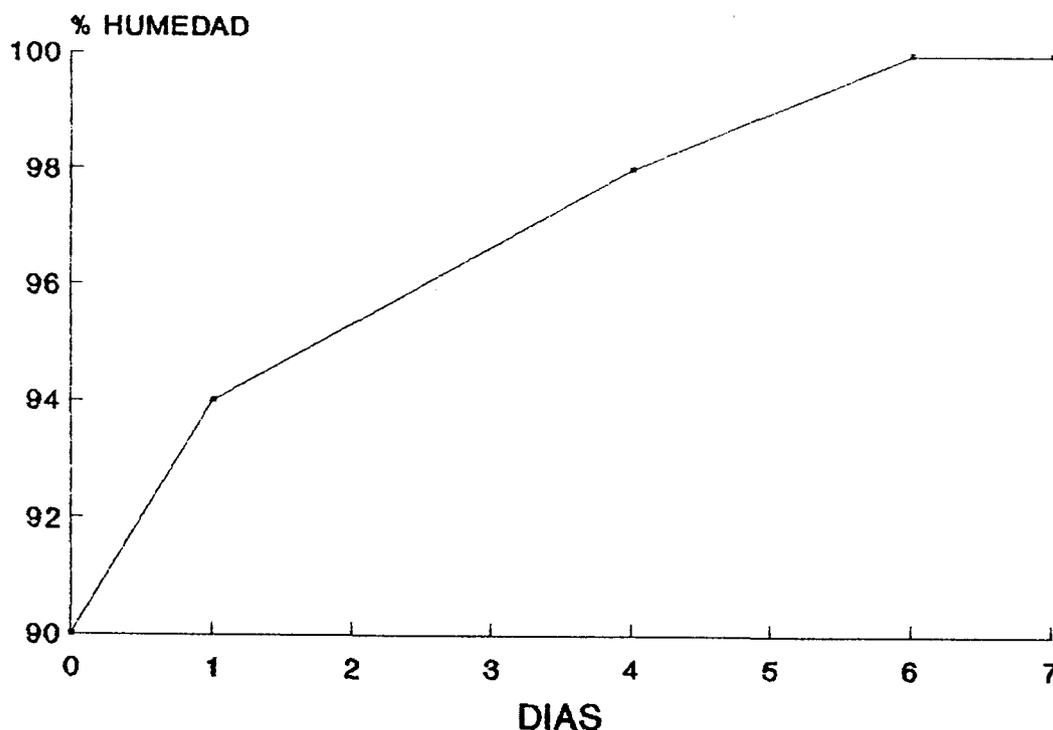


Figura 22. Curva de saturación de humedad de las leñas de poda.

En la tabla 8 se observa que el nivel de hidratación de las leñas recién podadas que permanecieron en el olivar durante los meses de marzo a mayo, fluctuó del 90 % al 70 % encontrándose dentro de los umbrales mínimo y máximo en los que es posible la reproducción.

La velocidad de pérdida de agua depende de una serie de factores como son la relación superficie/volumen de la leña, la temperatura, el

tipo de almacenamiento, la presencia o no de hojas (GONZALEZ, 1990), la insolación, el tipo de suelo y la intensidad del viento (CHARARAS, 1979). Se ha comprobado el efecto de la temperatura sometiendo leñas recién cortadas a 15°C y 25°C obteniéndose pérdidas máximas de la masa inicial del 14.7 % y del 22 % respectivamente. En la figura 23 se representa la curva de eliminación del agua, según la cual, en los primeros diez - veinte días el nivel de evaporación es rápido haciéndose después paulatinamente más lento.

	—————(1)—————										
% Humedad	57	58	65	70	75	80	85	90	95	97	98
Reproducción	no	sí	no								

Tabla 8. Porcentajes de humedad de las leñas aptas para la reproducción (1): Leñas de poda en el campo desde marzo hasta mayo

1.5.1.3. Luz

Los escolítidos son insectos diurnos en los que la luz juega un papel importante en su ciclo de actividad diaria (CHARARAS, 1979). Se pudo observar que el mayor número de desplazamientos de adultos desde los árboles a las leñas de poda se produjo durante las horas centrales del día, de mayor intensidad luminosa, mientras que dichos desplazamientos fueron nulos a primeras horas de la mañana o a últimas de la tarde.

Por otra parte, se observó que el periodo reproductivo tiene lugar cuando el número de horas de luz diaria es superior a once.

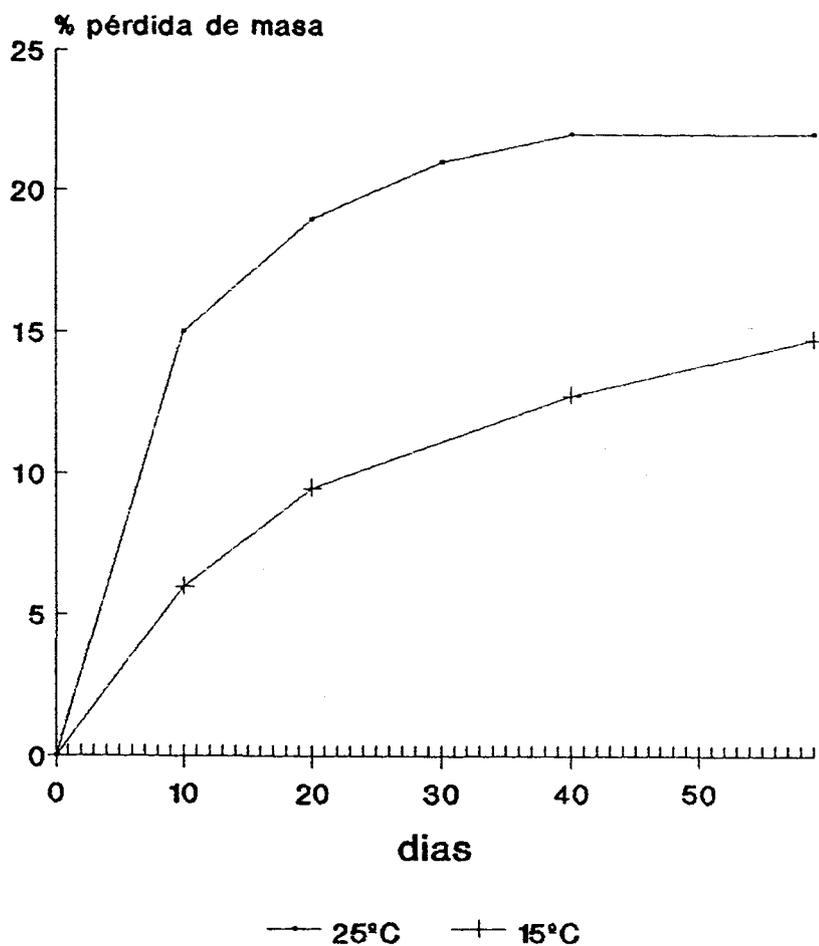


Figura 23. Curvas de pérdida de humedad a 25°C y a 15°C.

1.5.1.4. Temperatura

La temperatura es el factor ecológico más importante influyendo de manera constante sobre las emergencias, la actividad del vuelo y la reproducción.

En condiciones naturales la reproducción se inició cuando las temperaturas medias superaron los 11°C, con máximas de 20°C. En el laboratorio se pudo comprobar que la temperatura de 11°C marca el límite inferior por debajo del cual no se inicia la construcción de las galerías reproductivas, sin embargo, cuando éstas ya han sido comenzadas

los adultos continúan su construcción incluso a una temperatura de 5°C.

La temperatura constituye por sí sola el estímulo desencadenante del proceso reproductivo ya que en condiciones de total oscuridad, cuando la temperatura es superior a los 11°C, los adultos inician la reproducción.

1.5.2. Ataque a las leñas de poda

El desplazamiento de los adultos hasta las leñas para iniciar el ataque se produjo de dos maneras distintas: andando o volando. Así, los individuos invernantes que permanecieron en las leñas tras la poda, se trasladaron por éstas hacia el lugar donde llevar a cabo la reproducción, simplemente andando mientras que los individuos que quedaron en los árboles lo hicieron mediante el vuelo. Se ha podido comprobar, teniendo en cuenta su distribución, que estos escolítidos pueden desplazarse volando varios cientos de metros e incluso kilómetros, al actuar el viento como medio de ayuda en sus traslados.

El mecanismo de instalación de *H. varius* en las leñas de poda respondió al esquema dado por BORDEN (1974) según el cual se producen dos tipos de atracciones: primaria y secundaria.

1.5.2.1. Atracción primaria

Durante esta etapa, unos pocos adultos "pioneros", provenientes de los árboles vivos, localizan las leñas más idóneas para llevar a cabo la reproducción, guiándose fundamentalmente por estímulos olfativos

producidos como consecuencia de la liberación, a partir de dichas leñas, de una serie de sustancias volátiles atractivas (kairomonas) (CHARARAS, 1987).

En el laboratorio, se obtuvieron extractos de olivo a partir de madera recién podada y de madera de una semana tras las poda. Dichos extractos fueron bioensayados obteniéndose en ambos atractividad tanto con machos como con hembras, aunque si bien, en las hembras el índice de atractividad fue mayor (Fig. 24). Este último dato está en consonancia con las observaciones realizadas por FRANCKE et al.(1979) y con nuestras propias observaciones, según las cuales, los primeros individuos en llegar a las leñas son hembras como corresponde a los escolítidos monógamos (BORDEN, 1974).

Una vez que las hembras pioneras seleccionaron el grupo de leñas a atacar, nuevos estímulos entraron en acción en su llegada a éstas. Entre estos estímulos se encuentran los visuales, el higrotactismo y estímulos gustativos (CHARARAS, 1979). Se ha observado que los barrenillos tienden a situarse en la parte inferior de la leña más oscura y húmeda.

La tabla 9 indica la fecha de la llegada de las primeras hembras a las leñas. La duración de la atracción primaria observada durante los años 1990 y 1991 fue de dos semanas mientras que durante el año 1992 fue de una única semana.

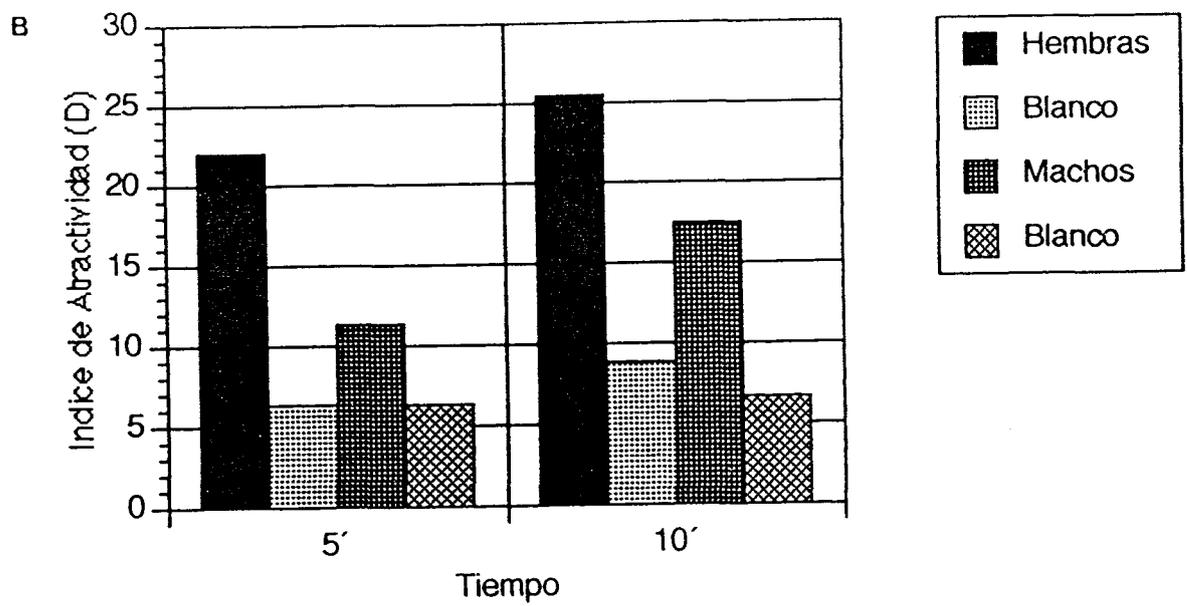
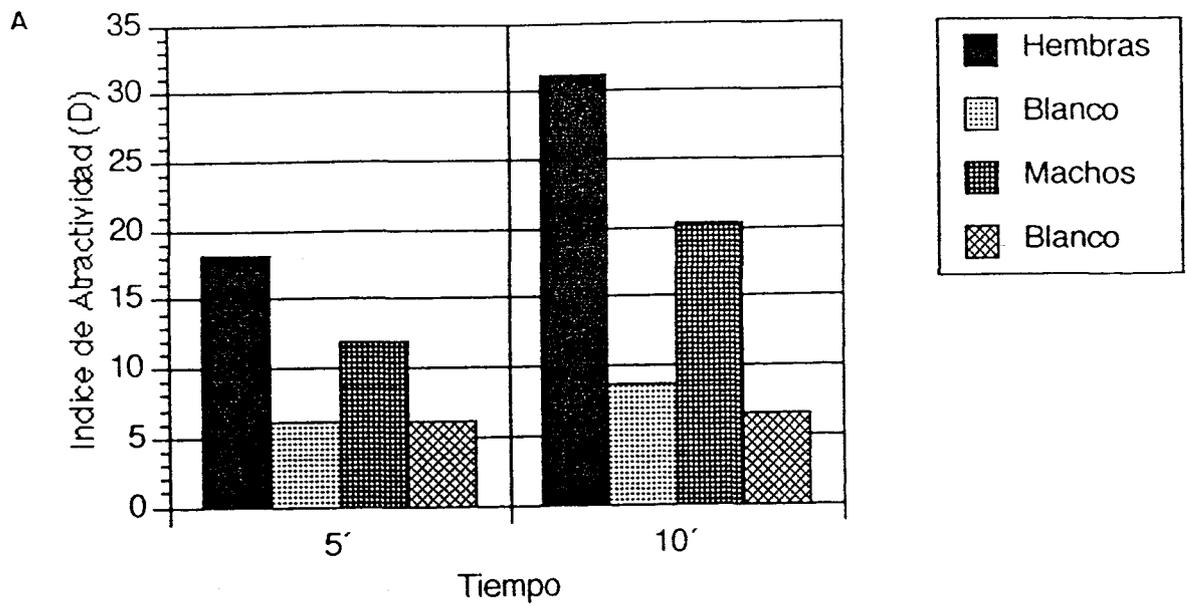


Figura 24. Atractividad de machos y hembras con extractos obtenidos a partir de madera. A. Madera recién podada del árbol. B. Madera después de una semana de poda

AÑO	INICIO ATAQUE	T ^a media	HORAS DE LUZ
1990	2 - III	12.0° C	11
1991	20 - III	11.8° C	12
1992	3 - III	11.4° C	11

Tabla 9. Fechas de inicio del ataque de las hembras pioneras a las leñas.

1.5.2.2. Atracción secundaria.

En bioensayos realizados con extractos de olivo conseguidos a partir de leñas atacadas exclusivamente por hembras pioneras, se obtuvo una respuesta positiva para ambos sexos y con similar índice de atractividad (Fig. 25).

La tabla 10 muestra la secuencia de llegada de los adultos a las leñas de poda en el campo. Se puede observar como en primer lugar aparecen las hembras y posteriormente los machos incrementándose el número de ambos y la densidad de ataque.

Por tanto, y a la vista de los datos señalados, se puede pensar en la hembra como productora, a partir de sustancias corporales propias y de sustancias halladas en la madera, de la feromona de agregación y responsable, en consecuencia, del ataque masivo.

El radio de acción de las feromonas de agregación puede ser de algunos kilómetros (GONZALEZ, 1990).

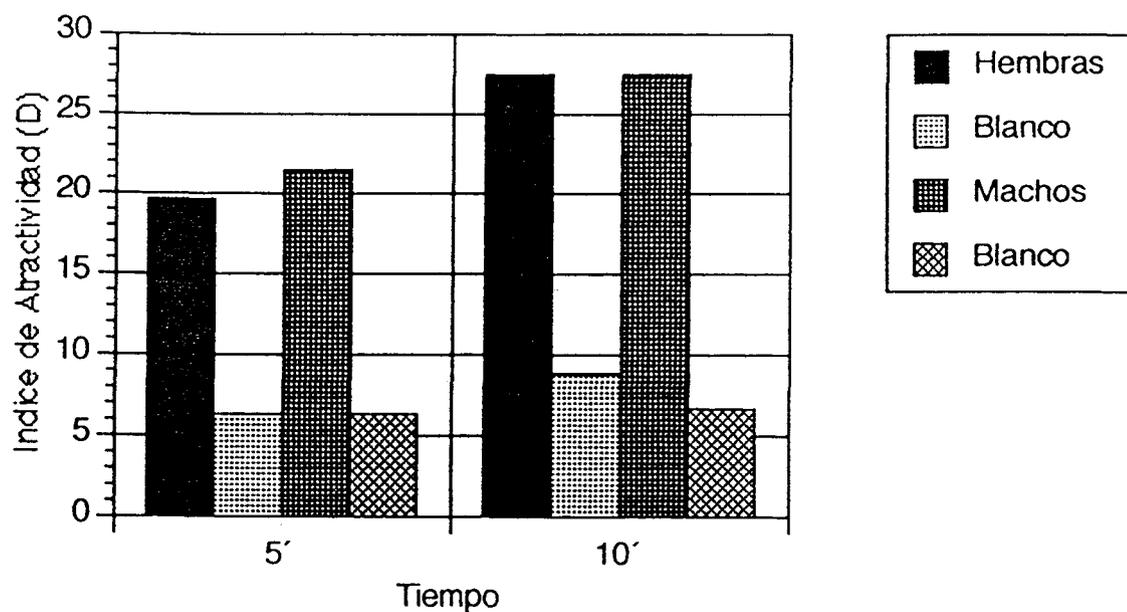


Figura 25. Atractividad de machos y hembras con extractos obtenidos a partir de leñas atacadas sólo por hembras pioneras

FECHA	GAL./DM ²	GAL. OBSERVADAS	N. HEMBRAS	N. MACHOS
10-IV	0.96	10	10	2
18-IV	1.41	10	10	5
2-V	2.57	10	10	5
8-V	3.21	10	10	7
12-V	3.41	10	10	10

Tabla 10. Número de hembras y de machos observados en las galerías durante la fase de ataque a las leñas

Por otro lado, la observación de órganos estridulatorios hace pensar en el sonido como un estímulo más en el proceso a nivel de distancias cortas. RUDINSKY y VALLO (1979) han comprobado la existencia de señales acústicas durante la atracción secundaria en *H. varius*.

La duración de la atracción secundaria observada en las leñas de

poda en el campo, fue durante los años 1990 y 1992 de dos semanas y durante el año 1991 de cinco semanas.

1.5.2.3. Curva de ataque

La figura 26 muestra las curvas de ataque de *H. varius* a las leñas de poda, obtenidas durante los años 1990, 1991 y 1992. Sobre éstas podemos distinguir tres fases distintas:

1.- Ataque inicial

La fase de ataque inicial se corresponde con la atracción primaria. La densidad de ataque es baja (0.1 pen./dm² semanales) suponiendo menos del 5 % del total de penetraciones. Esta fase es corta durando una o dos semanas. Comienza en marzo y finaliza en el mismo marzo o en abril.

2.- Ataque masivo

Durante esta fase se produce la mayor parte del ataque (80 % - 90 % del total de penetraciones) como consecuencia de la atracción secundaria. En esta fase la densidad aumenta hasta 1.0 - 2.5 pen./dm² semanales.

La temperatura es un factor que influyó sobre el proceso de instalación de los barrenillos en las leñas en esta fase. Durante el año 1991, como consecuencia del descenso de las temperaturas medias de 12.7°C a 11.7°C durante la quinta semana del ataque, se produjo una

disminución en la actividad de los individuos, descendiendo el número de penetraciones cuyo valor pasó a ser de 0.2 pen./dm². Posteriormente, con el aumento de la temperatura se incrementó de nuevo la actividad y el ataque obteniéndose, por tanto, una instalación escalonada. La disminución de la actividad, además, prolongo la etapa de ataque masivo de dos semanas (años 1990 y 1992) a cinco semanas (año 1991).

El ataque masivo se produce dependiendo del ataque inicial en los meses de marzo, abril, o incluso, mayo.

3.- Ataque decreciente

En esta última fase el ataque disminuye a densidades medias de 0.3 pen./dm² semanales. Parece ser que la causa principal de la detención en la llegada de los individuos a las leñas es la presencia de una feromona de antiagregación que según FRANCKE et all (1979) estaría producida por los machos. Otra posibilidad a tener en cuenta es la de que la propia feromona de agregación actúe como feromona de antiagregación cuando sus niveles en el ambiente son elevados. También la producción de sonido actúa deteniendo el ataque. RUDINSKY y VALLO (1979) han detectado determinadas señales acústicas producidas por machos rivales.

La duración de esta fase es de tres a cuatro semanas teniendo lugar en los meses de abril y/o mayo.

Por influencia de la temperatura se produjo durante el año 1992, una etapa de ataque decreciente escalonada.

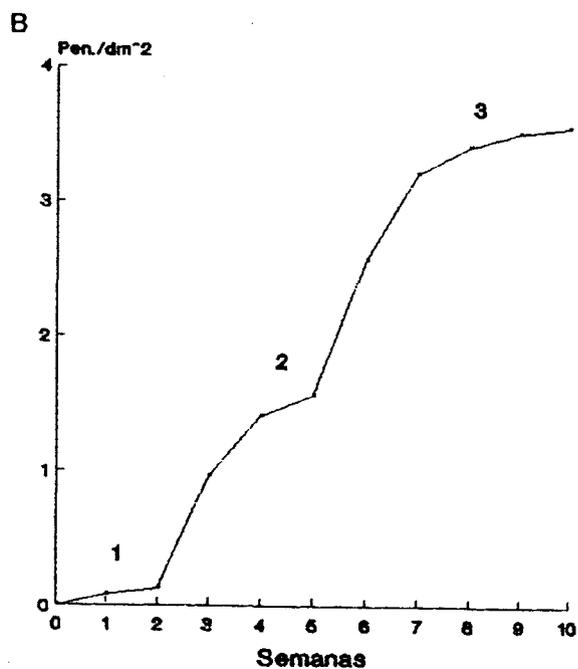
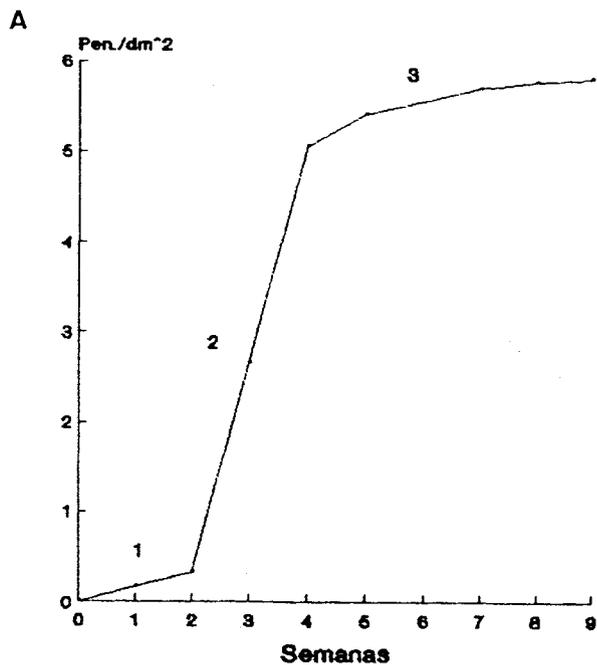


Figura 26. Curva de ataque a las leñas. 1: Ataque inicial, 2: Ataque masivo, 3: Ataque decreciente. A. Año 1990. B. Año 1991.

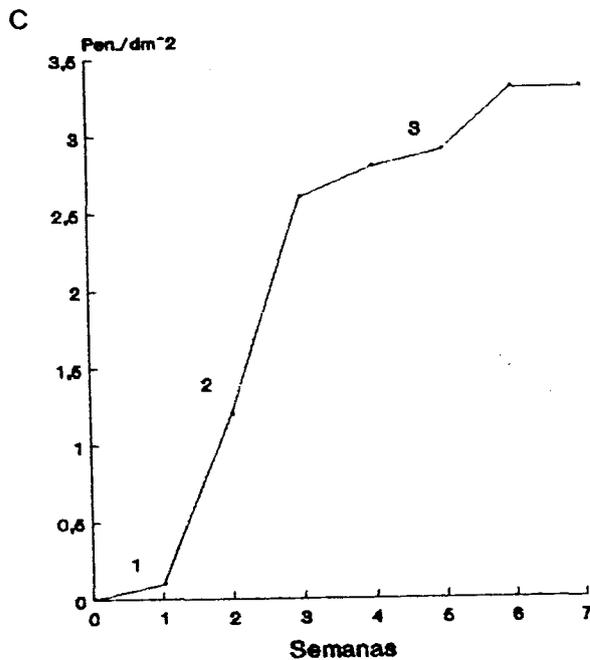
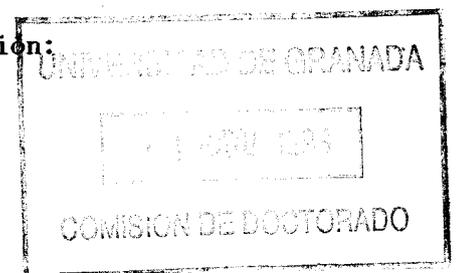


Figura 26 (cont.). C. Año 1992.

1.5.2.4. Relación entre la densidad de ataque y el diámetro de las leñas.

Se ha podido comprobar que la densidad de ataque de las leñas depende del diámetro de las mismas de forma que, leñas de mayor diámetro presentan mayor número de penetraciones. Esto podría ser debido a que las leña de mayor diámetro presenten una serie de características tales como un grosor de corteza óptimo, mayor número de rugosidades corticales, mayor liberación de Kairomonas que generarían una mayor atracción de escolítidos.

El coeficiente de correlación de ambas variables es $r = 0.819$ respondiendo la recta de regresión a la siguiente expresión:



$$\text{densidad (Pen./dm}^2) = -3.8395 + 8.0496 * \log (\text{diámetro})$$

Por otro lado, en la figura 27 se puede observar que leñas de tamaño inferior a 4 cm de diámetro no fueron prácticamente atacadas quedando, por tanto, aproximadamente un tercio de las leñas de poda sin ataque de este escolítido.

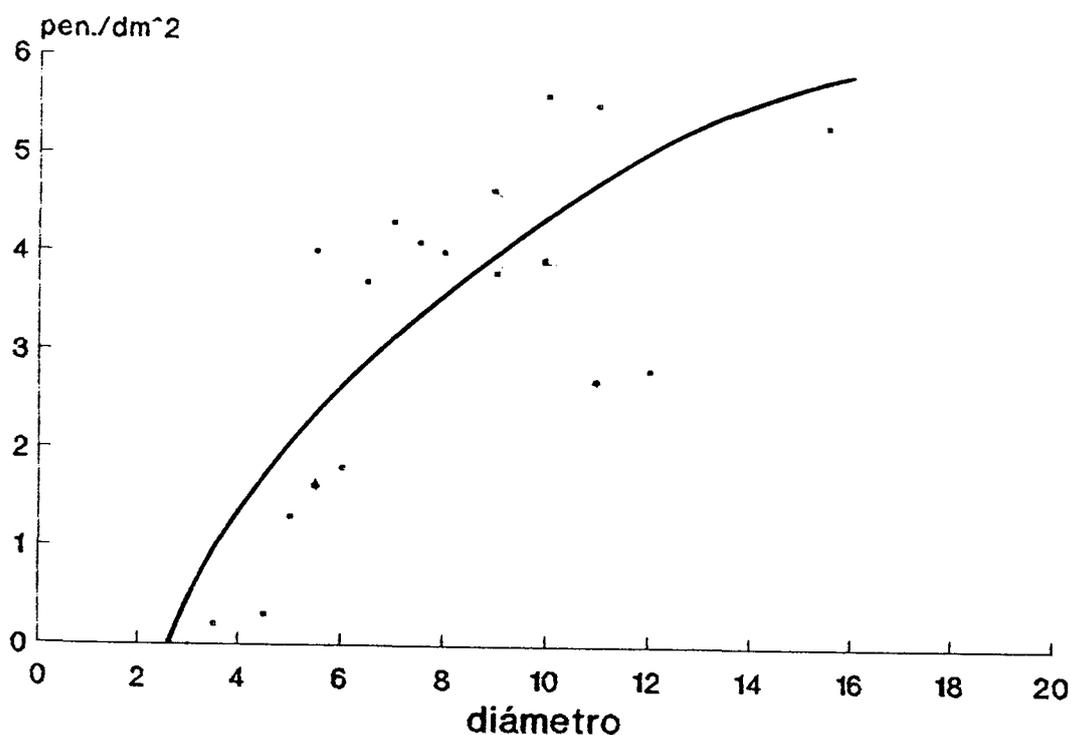


Figura 27. Relación entre el diámetro de las leñas y la densidad de ataque.

1.5.3. Galerías de reproducción

1.5.3.1. Descripción de la galería de reproducción

La galería de reproducción de *H. varius* es subcortical afectando a la corteza, al floema, al cambium y al xilema persistiendo su dibujo en

las leñas descortezadas . Pertenece al tipo transversal doble constando de las siguientes partes (Fig 28 A):

- Orificio de entrada:

De forma circular, presenta un diámetro de 2 mm. En numerosas ocasiones está recubierto por un cono truncado hecho a base de una pasta de serrín, resina y saliva por lo que su diámetro queda reducido a 0,5 -1 mm. . De esta forma, la galería queda más protegida ante la posible invasión de depredadores u otros enemigos. El orificio de entrada también actúa como orificio de evacuación de serrín y otros restos de deshecho.

- Pasillo de penetración:

Consiste en un pequeño tramo de 3-5 mm. que atraviesa la corteza y se introduce en las capas subcorticales (floema, cambium y xilema)(Fig. 28 B). En leñas descortezadas aparece en disposición paralela a las fibras de la madera. Normalmente en este tramo tiene lugar la cópula actuando, por tanto, como cámara de acoplamiento.

- Brazos:

Son dos túneles , generalmente de distinta longitud, contruidos a partir del pasillo de penetración, de forma perpendicular al eje longitudinal de la leña. La misión principal de los brazos es la de albergar a los huevos depuestos por la hembra.

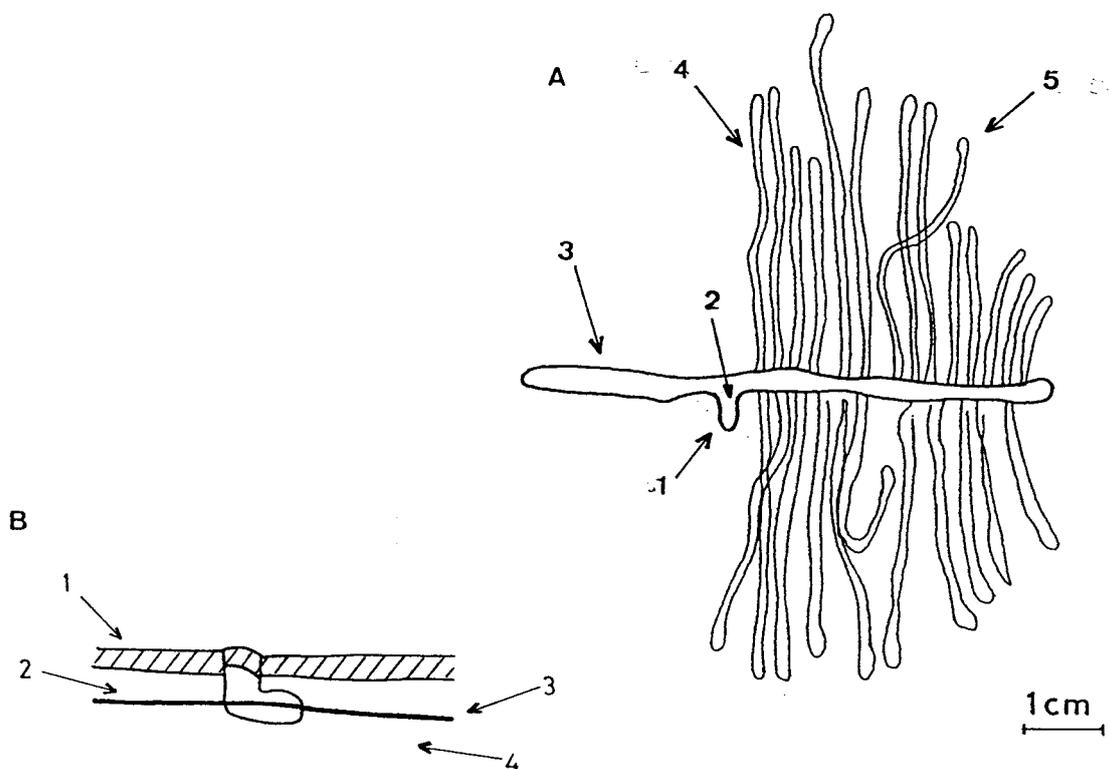


Figura 28. A. Galería de reproducción de *H. varius*. 1: Orificio de entrada, 2: Pasillo de penetración, 3: Brazo materno, 4: Galería larvaria, 5: Cámara pupal. B. Corte transversal del pasillo de penetración. 1: Corteza, 2: Floema, 3: Cambium, 4: Xilema.

- Galerías larvarias:

Las larvas tras eclosionar construyen unas galerías subcorticales, perpendiculares a los brazos maternos, cuyo tamaño medio es de $2.3 \text{ cm} \pm 1.0 \text{ cm}$. El diámetro de la galería aumenta progresivamente al alejarse de su origen debido al crecimiento de la larva, para terminar en un ensanchamiento denominado cámara pupal de 4 mm de longitud, donde la larva se transforma en pupa. Estas galerías son independientes y se disponen de forma paralela entre sí, aunque a veces, a consecuencia de la competencia larvaria, las galerías se entrecruzan.

- Orificios de salida:

Una vez transformada la pupa en adulto, éste realiza un orificio en la corteza para emerger al exterior, de diámetro similar al orificio de entrada .

1.5.3.2. Localización de las galerías de reproducción en las leñas.

La disposición de las galerías sobre las leñas depende de una serie de factores como son las condiciones de las distintas partes de las leñas, la competencia intraespecífica y la competencia interespecífica.

Los adultos de *H. varius* tienden a construir las galerías sobre la zona inferior de las leñas, situada junto al suelo, por ser húmeda, oscura y de temperaturas no muy elevadas, frente a la zona superior más seca, afectada por la insolación y con temperaturas altas.

La distribución está relacionada con la densidad de ataque (tabla 11). A densidades bajas, inferiores a 2.5 gal./dm^2 , el 100 % de las galerías se encuentran en la zona inferior. Al aumentar la densidad y, en consecuencia, la competencia intraespecífica por el espacio, la zona superior empieza a ser colonizada, de forma que a densidades superiores a 7.5 gal/dm^2 , la distribución de éstas sobre las leñas se hace más o menos homogénea encontrándose aproximadamente la mitad de las galerías en la zona inferior y la otra mitad en la superior

Por otro lado, se observaron leñas en las que aunque su densidad de ataque no era elevada ($3-5 \text{ gal/dm}^2$) la distribución de sus galerías era

bastante homogénea (60 % zona inferior- 40 % zona superior). Esto fue debido a que estas leñas, como consecuencia de su manipulación, no permanecieron siempre en la misma posición, esto es, con la zona inferior junto al suelo y, por tanto, no presentaron zonas de diferentes características distribuyéndose los barrenillos de forma uniforme por todas ellas.

Densidad (Gal./dm ²)	% Galerías zona inferior	% Galerías zona superior	% Superficie atacada
< 2.5	100	0	0 - 40
2.5- 5.0	85	15	40 - 80
5.0- 7.5	70	30	80 - 100
>7.5-	50	50	100

Tabla 11. Distribución de las galerías de reproducción sobre las leñas de poda en función de la densidad de ataque

Un último caso fue el de leñas con ataque de *H. varius* y de *P. scarabaeoides*. En éstas, el mayor número de galerías de *H. varius* se encontraron en la zona superior (30 % inferior - 70 % superior) debido a que *P. scarabaeoides* había colonizado, al llegar antes a las leñas, gran parte de la zona inferior desplazando a *H. varius* hacia la zona superior.

Otra preferencia mostrada por *H. varius* es la de aprovechar grietas, rugosidades o irregularidades de la corteza para iniciar las galerías. En este sentido se ha observado que en leñas con densidades de

ataque de 1.0 - 2.0 gal/dm² el 65 % de las galerías tuvieron el orificio de entrada en una irregularidad aunque, a densidades más elevadas, la disponibilidad de estos lugares se va haciendo menor explotándose cada vez más las zonas de corteza lisa . Así, para densidades de 5 gal/dm² sólo un 15 % de las galerías tenían su inicio en alguna irregularidad.

1.5.3.3. Construcción de la galería de reproducción.

La tabla 12 muestra el número de machos y de hembras observados en las leñas y su localización, a lo largo del periodo de construcción de la galería de reproducción durante el año 1991.

En la primera semana, tras el comienzo del ataque, las hembras, únicos individuos encontrados, se hallaron al inicio de la galería, realizando con la ayuda de sus mandíbulas, el orificio de entrada y el pasillo de penetración. En esta situación se produjo la llegada de los machos a las leñas, apareándose con las hembras. Las cópulas tuvieron lugar en el pasillo de penetración, aunque en ocasiones también sucedieron sobre la superficie de la leña. Solamente un macho se acopló con cada hembra mostrando por tanto, *H. varius* un comportamiento monógamo.

Tras la fecundación, la hembra continuó la realización de la galería, con la construcción de los brazos laterales en disposición perpendicular al pasillo de penetración. En primer lugar inició la construcción de uno de ellos, izquierdo o derecho indistintamente, abandonandolo tras un periodo de construcción para realizar el otro, aunque si bien, en ocasiones retornó al primero para seguir su

construcción y, posteriormente, de nuevo al segundo, como así lo demuestra el hecho de ir encontrando a las hembras mayoritariamente en el brazo izquierdo o derecho de forma alternativa a lo largo del periodo de realización de los brazos. Generalmente, los brazos tiene una forma recta aunque se han podido observar casos en los que no eran totalmente rectos mostrando algunas desviaciones debido al encuentro de nudos o zonas de madera más dura, o al encuentro con otras galerías maternas los cuales eran esquivadas .

Fecha	n.gal. obser.	n° de hembras	localización			n° de machos	localización			hembras virgen	abandonos	
			E	I	D		E	I	D		mach	hemb
27-III: Inicio del ataque												
3-IV	10	10	10	-	-	0	-	-	-	10	-	-
10-IV	10	10	10	-	-	2	2	-	-	8	-	-
18-IV	10	10	4	2	4	5	1	2	2	5	-	-
2- V	10	10	3	5	2	5	4	1	-	2	3	-
8- V	10	10	1	3	6	7	5	-	2	2	1	-
16- V	10	9	2	6	1	7	6	1	-	0	3	1
23- V	10	8	3	-	5	2	1	1	-	0	8	2
29- V	10	4	1	1	2	1	1	-	-	0	9	6
6-VI	10	1	-	1	-	1	1	-	-	0	9	9
13-VI	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	10
20-VI	10	1	1	-	-	-	-	-	-	-	10	9

Tabla 12. Número de machos y hembras observados y su localización (E: Entrada de la galería, I: Brazo izquierdo, D: Brazo derecho) durante el periodo de construcción de las galerías de reproducción. Año 1991.

El macho intervino en el proceso de construcción estimulando a la hembra para lo cual golpeaba con su vertex y rozaba con sus antenas la parte posterior del abdomen de ésta. Además, el macho se encargó de la limpieza de la galería mediante desplazamientos, desde donde se encontraba la hembra hasta el orificio de entrada, en los que expulsaba al exterior el serrín, los excrementos y otros restos acumulados como consecuencia de la construcción.

Se pudieron observar, algunas galerías en las que la hembra aparecía sólo, sin fecundar. En estos casos la hembra continuaba la construcción de la galería durante algún tiempo para después abandonarla. La longitud de estas galerías abandonadas eran como máximo de 1 cm.

Al final de la construcción la gran mayoría de los adultos abandonaron la galería, haciendolo en primer lugar los machos (tabla 12).

Los primeros abandonos de hembras se produjeron a mediados de mayo, ésto es, aproximadamente 50 días más tarde desde el inicio de las primeras galerías en marzo, sin embargo, para galerías iniciadas en junio la duración de la construcción fue inferior al mes no existiendo diferencias significativas en las longitudes de ambos tipo de galerías.

La temperatura y la hidratación de las leñas son dos factores que tienen una gran influencia en el ritmo de construcción de la galería, y su efecto combinado actúa determinando la duración del periodo constructivo.

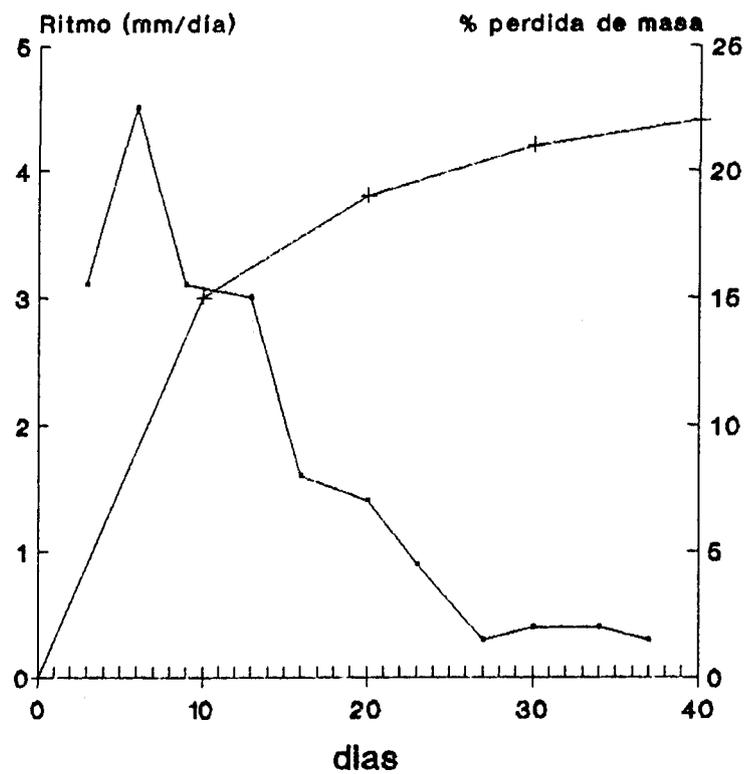
La figura 29 muestra los ritmos de avance a una temperatura constante de 25°C y de 15°C, y la deshidratación que experimentan las leñas a ambas temperaturas. Se puede observar como la progresiva pérdida de humedad de las leñas, la cual, es más elevada a mayor temperatura, produce una caída en el ritmo de avance, como consecuencia, de la mayor dureza que experimenta la madera y el mayor agotamiento físico que sufren, por lo tanto, las hembras.

Por otro lado, la temperatura de 25°C produce una mayor actividad en los escolítidos. El ritmo medio de avance obtenido a 15°C fue de 0.9 mm/día mientras que a 25°C se duplicó siendo de 1.8 mm/día lo que explica que a mayor temperatura, la galería tarda menos tiempo en ser construida alcanzándose al final similares longitudes totales (Fig.30).

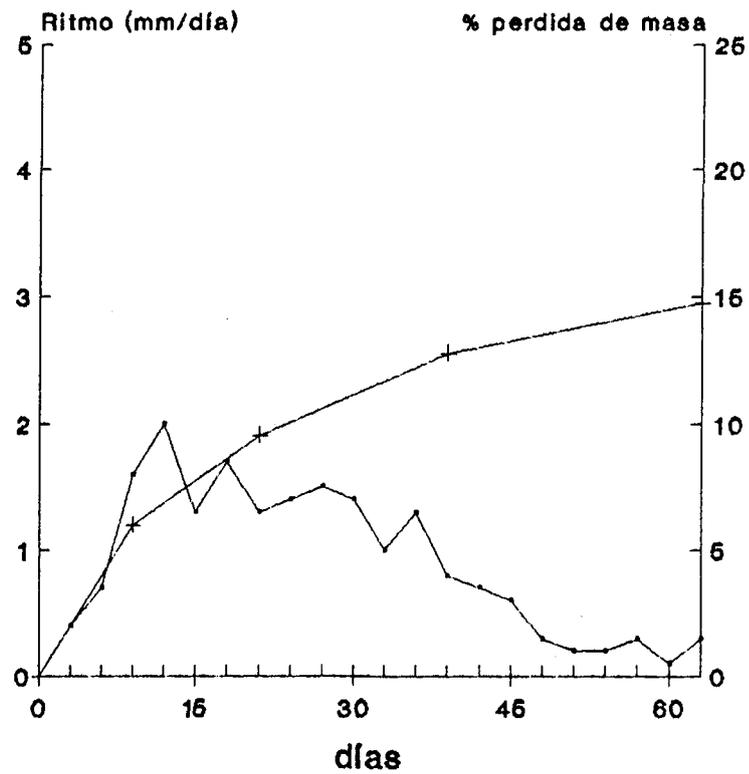
Los adultos de *H. varius* detienen la construcción de las galerías de reproducción a temperaturas superiores a 45°C e inferiores a 5°C (tabla 13).

Temperatura °C	4	5	10	11	12	15	25	30	40	41	45	46
Inicio galería	no	no	no	sí	sí	sí	sí	sí	sí	no	no	no
Continuación galería	no	sí	no									

Tabla 13. Temperaturas observadas a las que puede realizarse la reproducción.



—●— Ritmo de avance —+— Perdida de humedad



—●— Ritmo de avance —+— Perdida de humedad

Figura 29. Ritmo de construcción de las galerías de reproducción. A. 25°C. B. 15°C.

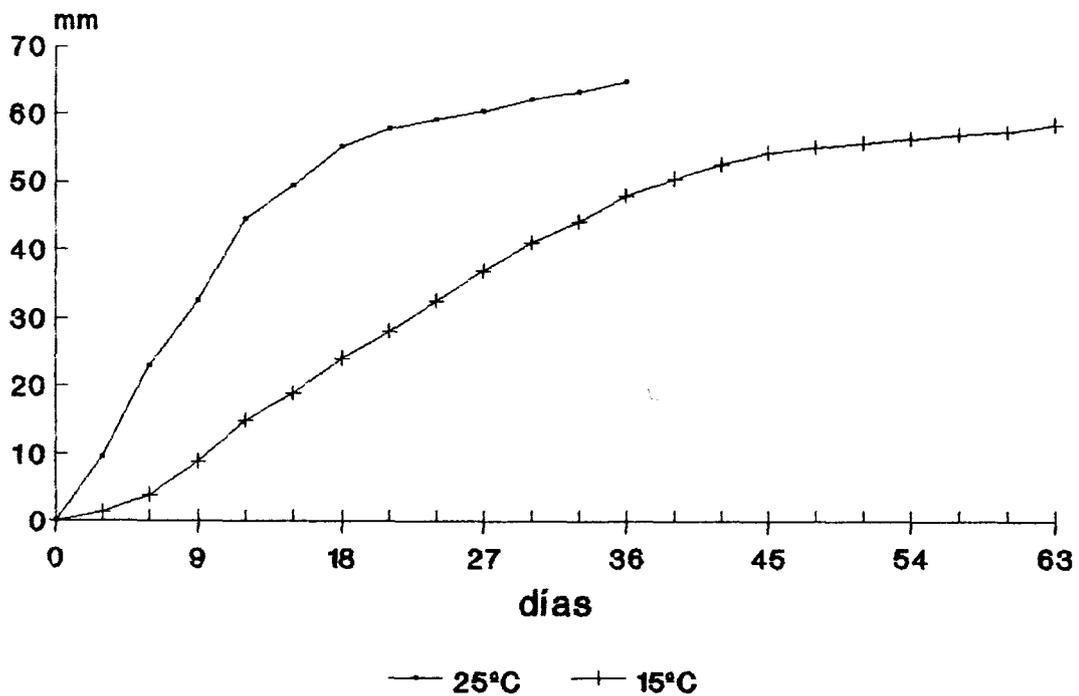


Figura 30. Ritmo de construcción a 15°C y 25°C expresado como longitud de galería acumulada.

1.5.3.4. Longitud de las galerías

La longitud media de las galerías de reproducción obtenida, a partir de la observación de cien galerías, fue de 5.1 cm (s: 1.7 cm). La figura 31 muestra el histograma de frecuencias donde se observa el predominio de las galerías de 5 cm y 6 cm frente a las demás.

Se han estudiado las posibles diferencias en longitud de las galerías en las distintas zonas de las leñas: inferior, superior, centro y extremos.

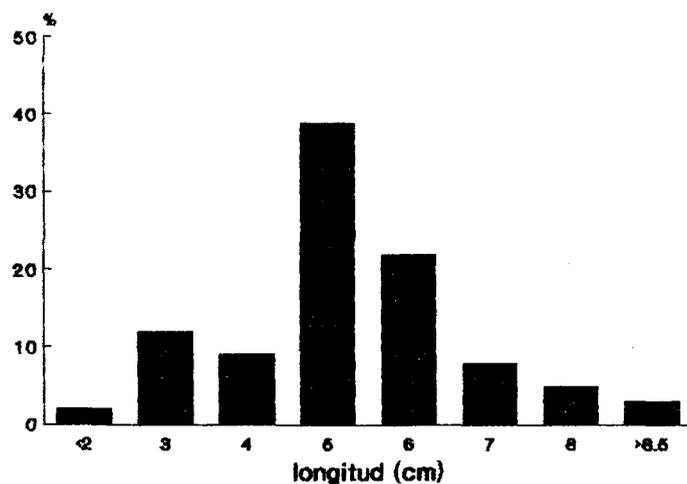


Figura 31. Frecuencias de las longitudes de las galerías de reproducción.

En la tabla 14 se expresan las longitudes medias para cada grupo de galerías pertenecientes a cada zona. No se obtuvieron diferencias significativas entre las longitudes de las galerías construidas en la zona inferior frente a las construidas en la zona superior. Esto pudo ser debido a que las diferencias de humedad entre ambas zonas, que si bien producen junto con otros factores (luminosidad, temperatura) un efecto sobre el comportamiento de los escolítidos, los cuales, se dirigen preferentemente hacía la inferior, no son, sin embargo, lo suficientemente elevadas durante la construcción de las galerías como para producir cambios significativos entre la longitud de las mismas.

Zona de la leña	Inferior	Superior	Centro	Extremos
Longitud (cm)	5.6 ± 1.2	5.3 ± 0.6	5.8 ± 0.9	4.1 ± 0.6

Tabla 14. Longitud media de las galerías de reproducción en las distintas zonas de las leñas.

Las galerías de las zonas centro y extremos presentaron diferencias significativas en longitud como consecuencia de la diferencia de humedad entre ambas zonas. La pérdida de agua en las leñas se produce a través de las superficies de corte, estando, por tanto, más expuestas a la deshidratación las zonas extremas, próximas a dichas superficies, que las zonas centrales.

Considerando que la galería de reproducción es de tipo transversal doble, la longitud total se corresponde con la suma de las longitudes de los dos brazos. Los brazos en un 98.6 % tuvieron distinta longitud siendo denominados como brazo mayor y menor. La longitud media del brazo mayor fue de 3.1 cm (s: 1.0 cm) y del brazo menor de 1.7 cm (s: 0.8 cm). La figuras 32 y 33 muestran los histogramas de frecuencia para cada tipo de brazos. Se dieron casos excepcionales (7 %) en los que sólo había un brazo.

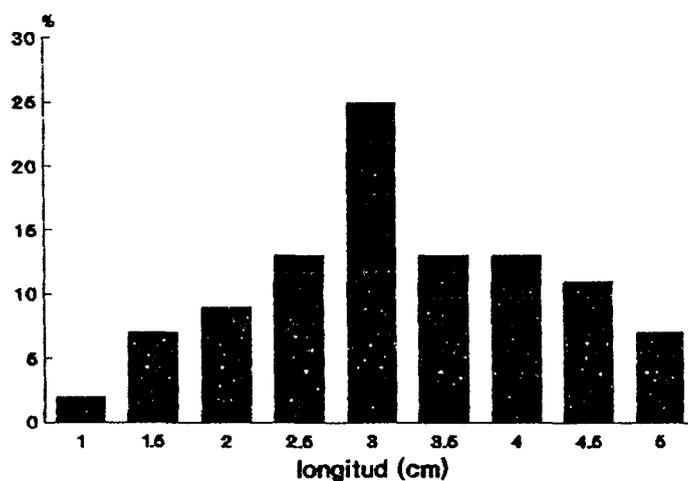


Figura 32. Frecuencias de las distintas longitudes del brazo mayor.

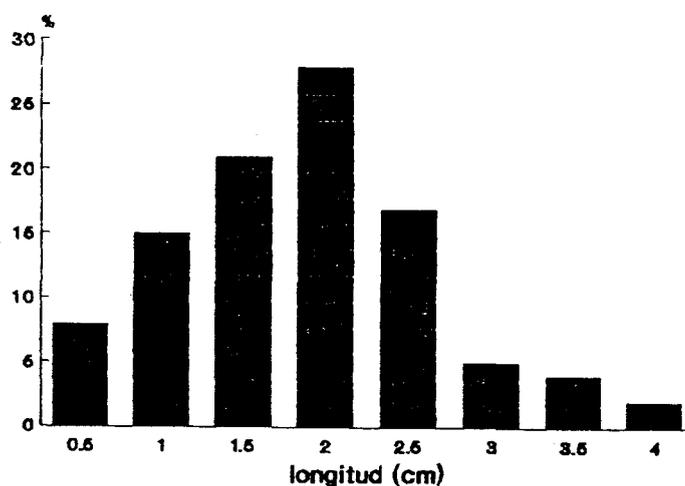


Figura 33. Frecuencias de las distintas longitudes del brazo menor.

1.5.4. Oviposición y fecundidad

1.5.4.1. Oviposición

La oviposición se realizó de forma paralela a la construcción de los brazos. En primer lugar la hembra construyó a ambos lados de las paredes laterales de la galería unas celdillas o cámaras ovulares de forma semiesférica, de un diámetro inferior al milímetro y no equidistantes sobre las que posteriormente fue depositando los huevos . Las celdillas afectaban a la capa de cambium, cuyo grado de hidratación permitía una buena conservación de los huevos muy sensibles a la desecación. El primer huevo apareció como promedio a los seis días desde el inicio de la construcción de la galería en condiciones de laboratorio (T.: 24°C, H.R.: 60% y fotoperíodo: 16 h. L y 8 h. O).

Dada la disposición de los huevos a lo largo de la galería, el número de éstos estuvo limitado por la longitud de los brazos, esto es,

por la longitud de la galería. Así, una galería grande permitirá albergar una mayor cantidad de huevos que una pequeña. Ambos parámetros, longitud y número de huevos, se encuentran correlacionados (Fig. 34) con un valor de $r = 0,867$, ecuación de regresión:

$$y = 6.8365 + 0.65641 * x$$

Valores similares han sido observados por CANNON (1985) en *Scolytus multistratus* ($r = 0,921$) y por ANDERBRANT (1990) en *Ips typographus* ($r = 0,871$).

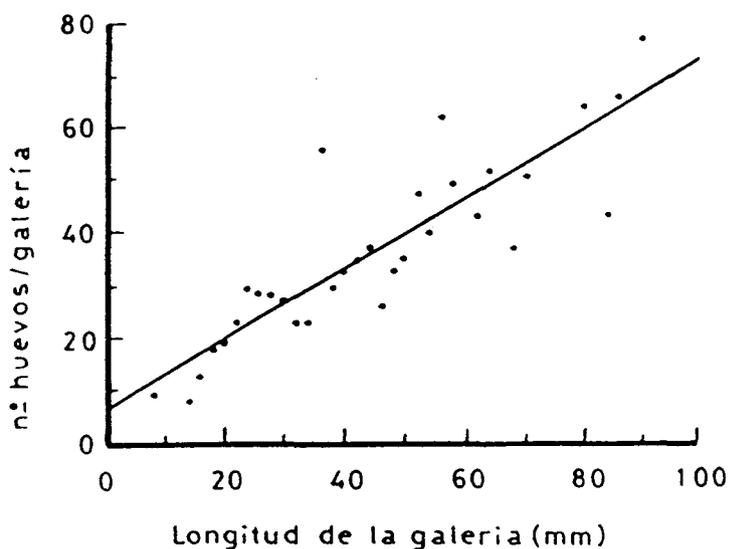


Figura 34. Relación entre la longitud de la galería de reproducción y el número de huevos

1.5.4.2. Ritmo de oviposición.

El ritmo de oviposición se puede considerar en función del parámetro espacio o en función del parámetro tiempo, estando ambos muy relacionados. Así, el ritmo de oviposición se ha definido como el número de huevos depositados por la hembra en 1 mm o en 1 día. El ritmo medio de oviposición (RMO) viene dado por el número total de huevos depositados durante el tiempo total empleado. Los ritmos de oviposición observados en *H. varius* varían desde 0,2 huevos/mm hasta 1,7 huevos/mm (Fig. 35), siendo el ritmo medio de 0,8 huevos/mm ($n = 32$), y desde 0,4 huevos/día hasta 1,7 huevos/día, siendo el ritmo medio de 1,3 huevos/día ($n = 13$). Estos valores son inferiores a los observados por GONZALEZ (1990) en *P. scarabaeoides* (RMO = 1,8 huevos/mm) y por CANNON (1985) en *Scolytus multistratus* (RMO = 2,0 huevos/mm). A partir de estos valores se ha deducido la cantidad de galería que como media tendrían que construir los adultos al día sobre la que situar los 1,3 huevos diarios, siendo ésta de 1,6 mm/día. Este valor es muy próximo al del ritmo medio de construcción diario de galería que es de 1,7 mm/día lo que pone de manifiesto la gran relación existente entre el ritmo de oviposición y el ritmo de construcción de la galería (Fig. 36); $r = 0.971$, ecuación de regresión:

$$y = 0.956 + 0.970 * x$$

El ritmo de oviposición no es constante sino que varía a lo largo del tiempo de construcción de la galería (Fig. 37). Tras el período de preoviposición, rápidamente, a los 3-4 días, se alcanzan los niveles máximos de oviposición manteniéndose estos niveles hasta el día 20, a partir del cual disminuyen. Esto representa que los valores máximos se

mantiene hasta la mitad o algo más de la mitad del tiempo de duración de la oviposición que es aproximadamente de 40 días (T.: 24°C, H.R.: 60% y fotoperíodo: 8 h. 0 y 16 h L). La disminución en el ritmo de oviposición es debido a la continua pérdida de masa que experimentan las leñas durante el tiempo siguiente a su poda y al progresivo agotamiento que la hembra experimenta durante la construcción y deposición (RUSSO, 1938).

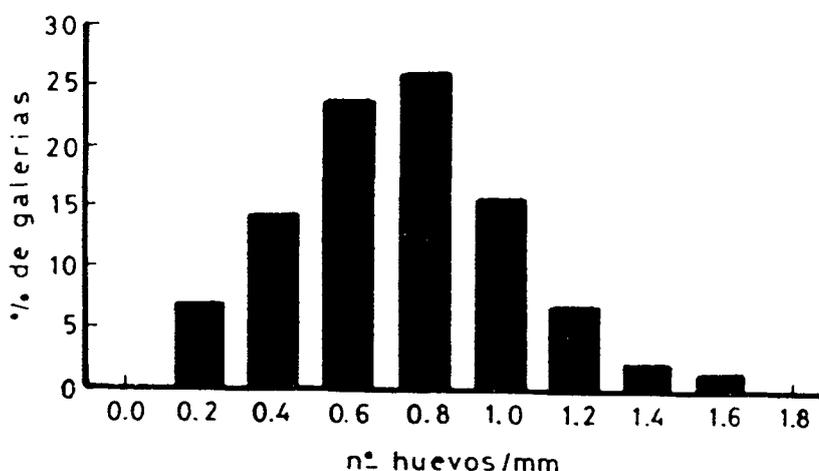


Figura 35. Frecuencias del número de huevos por mm en las galerías.

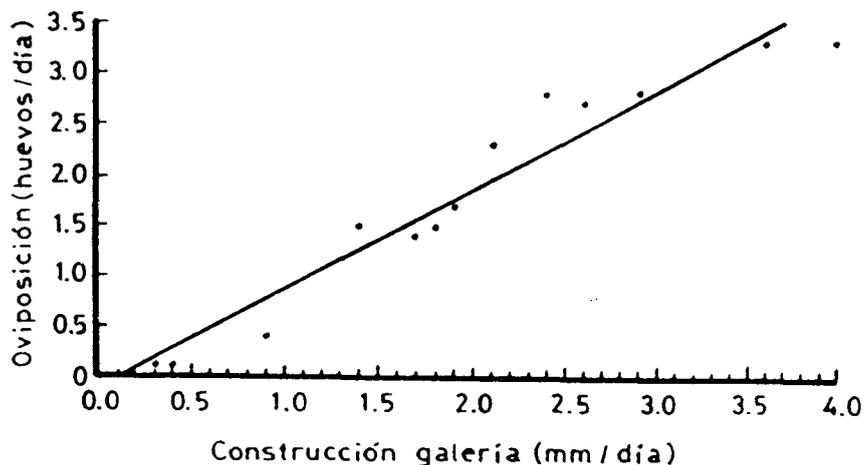


Figura 36. Relación entre el ritmo de construcción de la galería y el ritmo de oviposición.

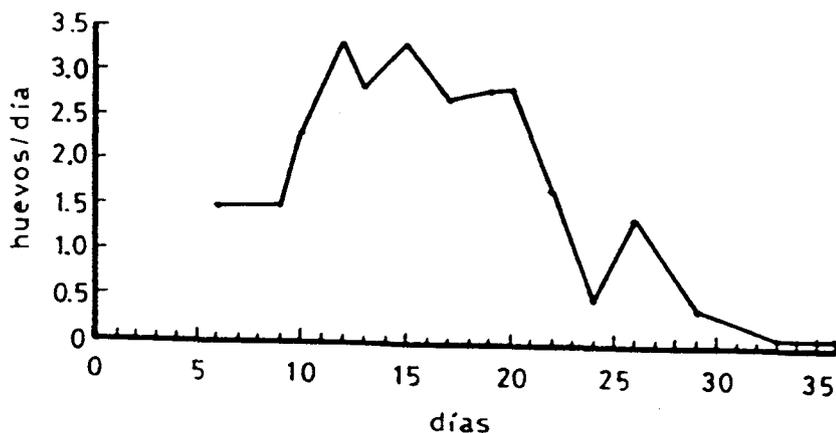


Figura 37. Ritmo de oviposición durante el tiempo de construcción de la galería.

1.5.4.3. Fecundidad

El número total de huevos depositados por hembra varía desde 6 hasta 117, presentando más de 50% de las galerías entre 20 y 40 huevos (Fig. 38), siendo la media de 35,7 huevos (s: 19.8). El valor medio de huevos está en consonancia con el observado por CHAPMAN (1958) quien cita un número de 38 huevos como promedio; sin embargo RUSSO (1932) observa una fecundidad más elevada, entre 60 y 80 huevos/hembra. Respecto a los otros dos barrenillos del olivo, la fecundidad de *H. varius* es inferior a la de *P. scarabaeoides* que presenta una media de 71.2 huevos (GONZALEZ, 1990) y a la de *Hylesinus oleiperda* según RUSSO (1966), quien observó de 50-60 huevos/hembra; no obstante GARCIA-TEJERO (1953) cita una fecundidad de sólo 15-20 huevos para este último barrenillo.

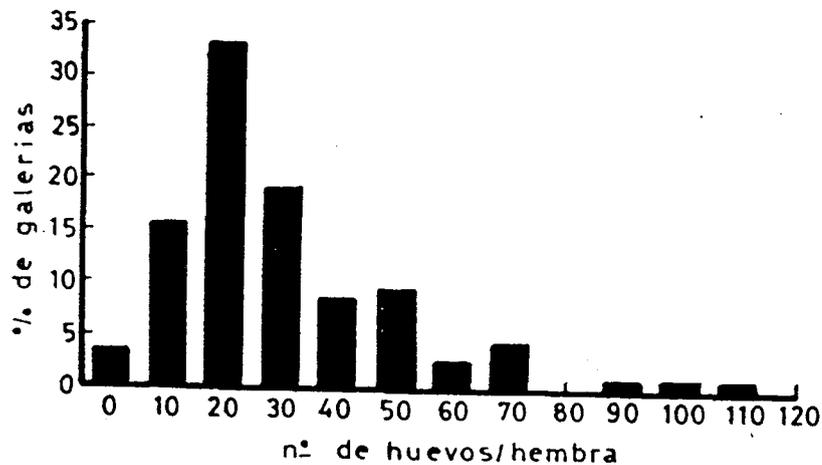


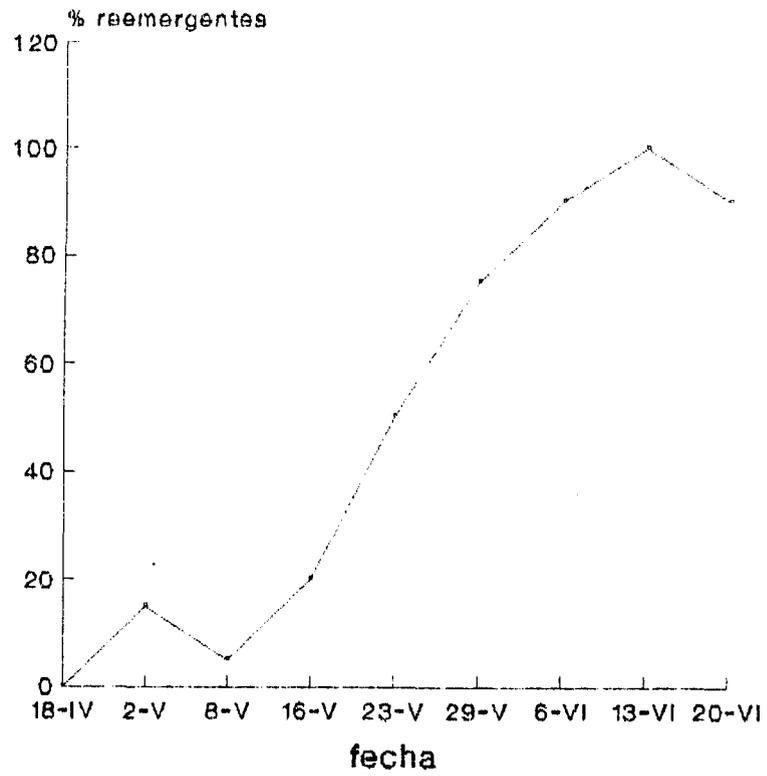
Figura 38. Frecuencias del número de huevos por hembra en las galerías.

1.5.5. Reemergencias.

Una vez que finalizó la construcción de la galería y la oviposición, la mayoría de los adultos de la generación invernante reemergieron de las leñas. Concretamente se observó que el 98.4 % de los machos y el 86.1 % de las hembras abandonaron las galerías. La figura 39 muestra las curvas de reemergencias obtenidas durante el año 1991 correspondientes al total de población de adultos y a los machos y hembras por separado.

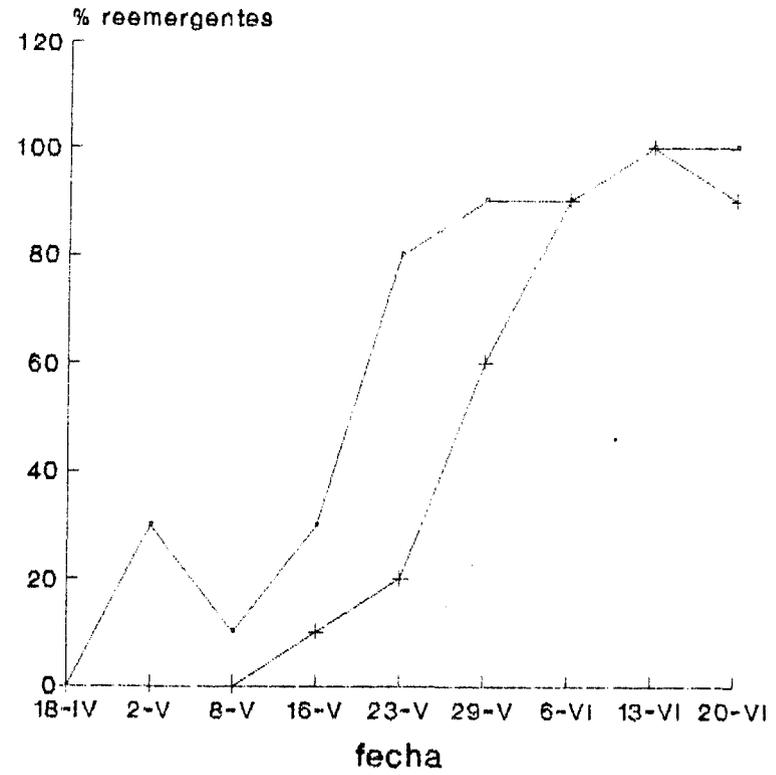
El periodo de reemergencias se inició en abril finalizando en junio con una duración aproximada de dos meses. En las dos primeras semanas las reemergencias transcurrieron con lentitud para posteriormente producirse un rápido aumento. Se puede observar que los machos abandonaron en primer lugar las galerías permaneciendo las hembras algunos días más en éstas.

A



— población

B



--- Machos —+ Hembras

Figura 39. Re-emergencias. A. Población total. B. Por sexos.

Las reemergencia normalmente se produce a través del orificio de entrada de la galería aunque se han encontrado algunos casos en los que aparece al final de uno de los brazos un nuevo orificio por el cual emergien. Se ha podido comprobar que los reemergentes no se vuelven a reproducir en el campo ya que tras colocar junto a la leñera, durante el periodo de emergencias, leñas hidratadas, en buen estado, éstas no fueron atacadas. Esto no implica que estos individuos estén incapacitados para la reproducción ya que en el laboratorio llegaron a reproducirse al introducirlos en cajas con leñas de poda adecuadas.

Posiblemente los reemergentes mueran a las horas o al día de reemerger debido a que tampoco se desplazan hacía los árboles ya que no se observó un incremento poblacional en éstos.

Los individuos que quedan en las galerías también mueren al poco tiempo. En ocasiones se hallan a la entrada de la galería taponandola evitando la posible entrada de depredadores u otros organismos perjudiciales.

1.6. Estadios de desarrollo.

1.6.1. Huevo.

El huevo es esférico, ligeramente ovalado, de coloración blanquecina, brillante, sin microescultura visible en el corion y de 1 mm aproximadamente de diámetro .

La maduración del huevo está estrechamente ligada a la temperatura.

La figura 40 muestra como el progresivo aumento de la temperatura desde marzo hasta junio produjo una disminución en el tiempo de maduración del huevo. Los huevos depuestos por las primeras hembras fecundadas durante el mes de marzo, tuvieron una duración de algo más de tres semanas mientras que para los depuestos durante el mes de junio la duración se redujo a una semana y media. En condiciones controladas de laboratorio (T^a : $25^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$, HR $60\% \pm 5\%$), el periodo de maduración del huevo fue de 9.5 días (s: 0.9).

Estos resultados confirman las observaciones de PEDROSA-MACEDO (1979) aunque contradicen las de SCHEIDTER (1916) quien cita una duración de la maduración del huevo de dos - tres semanas a 26°C y 60 - 80 % de humedad relativa.

Unos días antes de la eclosión es posible observar a través del corion las mandíbulas de la futura larva y sus primeros movimientos.

La mortalidad media de los huevos es del 42 % (C.V.: 25.1).

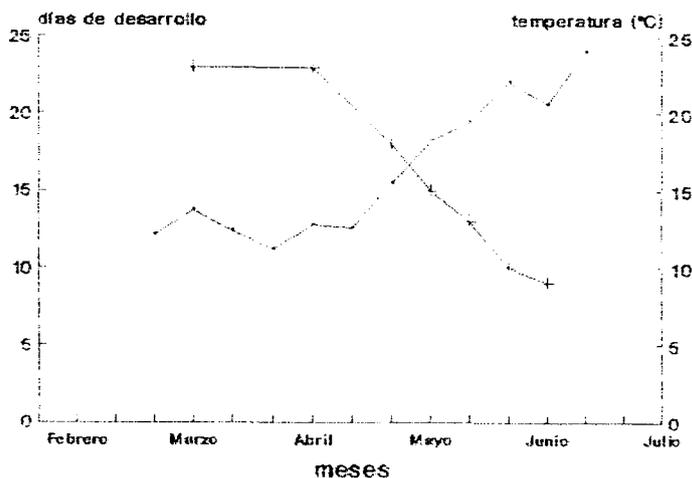


Figura 40. Periodo de incubación del huevo.

1.6.2. Larva.

Durante la eclosión, la larva neonata produce un orificio en el corion a nivel del polo cefático y por movimientos propulsores torácico-abdominales, atraviesa la envoltura ovular para iniciar la construcción de la galería larvaria a nivel de la capa de cambium, rica en nutrientes.

La larva es de tipo oligopódica ápoda, desprovista de apéndices troncales, ciega, subcilíndrica, curvada y de tegumentos blancos.

Las galerías larvarias son perpendiculares a la galería materna aunque en muchas ocasiones la disposición es bastante irregular debido a la presencia de zonas de madera dura, las cuales son esquivadas, o a la competencia larvaria por el espacio, que produce entrecruzamientos de las galerías o giros bruscos en la dirección de éstas.

Durante la construcción de la galería la larva disgrega con la ayuda de sus potentes mandíbulas las partículas de material leñoso que encuentra a su paso, alimentándose a la par de las sustancias nutritivas provenientes de la capa de cambium. Los excrementos y los desechos producidos como consecuencia de ésta actividad quedan apelmazados tras la larva, en la galería.

Las larvas provenientes de los huevos depuestos en primer lugar alcanzan un mayor tamaño al disponer de material alimenticio más fresco que las últimas larvas eclosionadas para las que la leña está más

afectada por la deshidratación.

La larva muda cuatro veces pasando por cinco edades. Durante la muda, la larva se gira completamente con motivo de que los exuvios desprendidos no le obstaculicen el paso. Dichos exuvios permanecen también almacenados junto a los restos y excrementos lo que permitió determinar los lugares de muda (tabla 15). El tamaño larvario varió desde 1 mm para las larvas de 1^a edad hasta 5 mm para las de 5^a edad.

Muda	1 ^a	2 ^a	3 ^a	4 ^a
Longitud (mm)	2.7 ± 0.8	8.6 ± 2.0	16.8 ± 2.0	28.0 ± 2.0
Días	4.0 ± 0.3	10.0 ± 1.6	17.8 ± 1.4	25.8 ± 0.9

Tabla 15. Lugares y momentos en los que se producen las mudas larvarias.

1.6.2.1. Ritmo de construcción y duración de las galerías larvarias.

El ritmo de construcción de las galerías en condiciones de laboratorio (T^a 25°C ± 2°C; N.R.: 60 % ± 5 %) fue de 1.1 mm/día (s: 0.4 mm/día). Por edades larvarias el ritmo medio de avance osciló desde 0.6 mm/día (1^a edad) a 1.8 mm/día (5^a edad) (tabla 16). El aumento en el tamaño de las larvas implica un aumento en el ritmo de construcción aunque, si bien, el tamaño se quintuplicó, el avance sólo se triplicó (Fig. 41). La longitud acumulada de la galería larvaria a lo largo de su construcción se expresa en la figura 42.

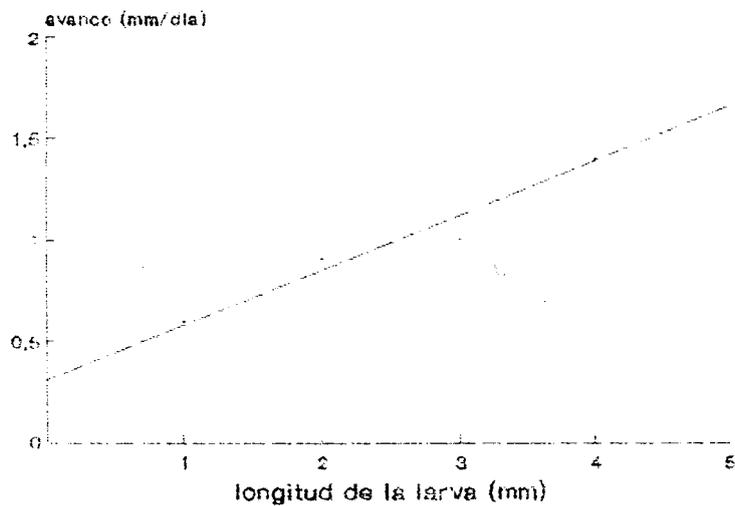


Figura 41. Relación entre la longitud de la larva y el ritmo de construcción de la galería larvaria.

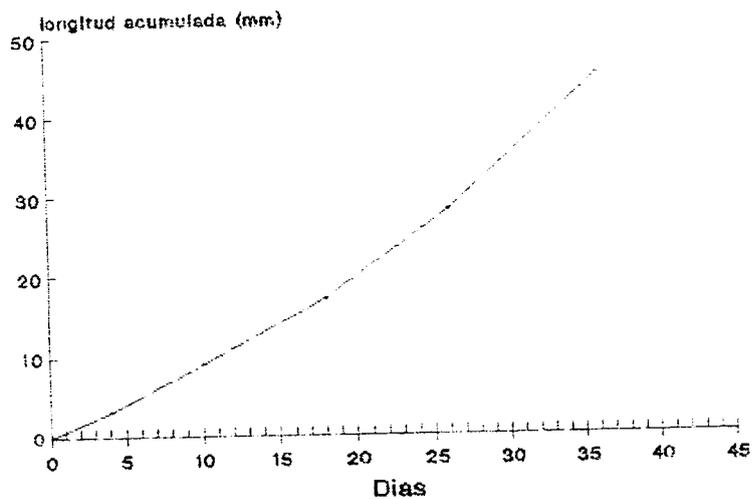


Figura 42. Longitud acumulada de la galería larvaria durante su construcción.

Edad	Ritmo de avance (mm/día)
1 ^a	0.6 ± 0.2
2 ^a	0.9 ± 0.4
3 ^a	1.0 ± 0.4
4 ^a	1.4 ± 0.4
5 ^a	1.8 ± 0.3

Tabla 16. Ritmo de avance en cada edad larvaria.

La duración media de la construcción de la galería en condiciones de laboratorio fue de 39.3 días (s: 3.0 días). En el campo, debido al aumento progresivo de la temperatura, la duración del periodo de construcción fue disminuyendo. Así las galerías iniciadas en el mes de abril tuvieron una duración aproximada de nueve semanas, mientras que para las iniciadas en junio su duración fue de sólo cinco semanas (Fig 43). Se ha observado que la larva es activa siempre que la temperatura sea superior a 5°C. La larva de *P. scarabaeoides*, sin embargo, necesita una temperatura mínima de 10°C (RUSSO, 1938).

Además de la temperatura, la humedad es otro factor que influye en el desarrollo larvario debido a la sensibilidad que muestran las larvas a la desecación. Según CHARARAS (1958), una humedad de sólo el 5 % produce la muerte de las larvas.

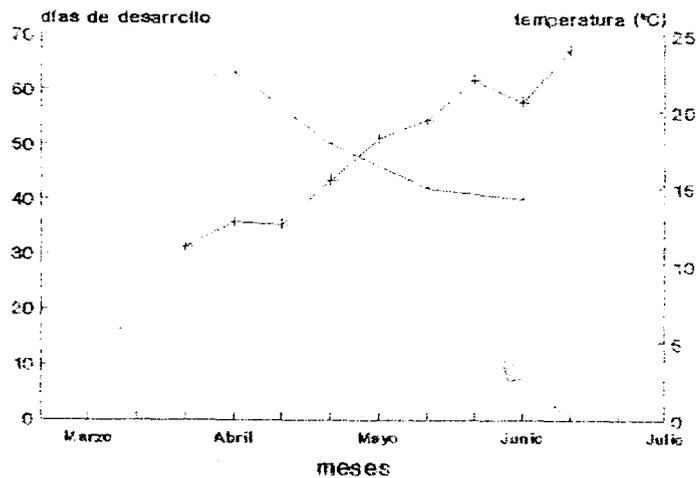


Figura 43. Duración del desarrollo larvario.

1.6.2.2. Longitud de las galerías larvarias

La longitud media de las galerías larvarias fue de 2.3 cm (s: 1.0 cm). La figura 44 muestra el histograma de frecuencias. La longitud de las galerías larvarias está correlacionada ($r = 0.724$) con la densidad (número de galerías de reproducción por dm^2) (Fig. 45), lo cual, es lógico si consideramos la disposición espacial de las galerías de reproducción sobre la leña. La ecuación que relaciona a ambas variables es la siguiente:

$$\text{Longitud gal.larv.} = 3.75 * e^{(-0.0791 * \text{densidad})}$$

El aumento de la densidad de las galerías reproductivas implica un aumento del número de galerías larvarias y de la competencia entre larvas de galerías contiguas, lo que conduce en muchas ocasiones a su muerte y, por tanto, a una disminución en el tamaño de la galería larvaria. Se ha observado una mortalidad larvaria del 77.8 % (C.V: 6.8).

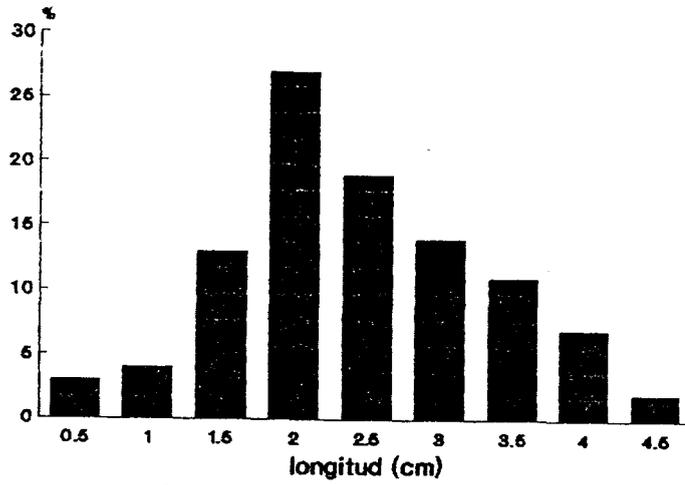


Figura 44. Frecuencias de las distintas longitudes de las galerías larvarias.

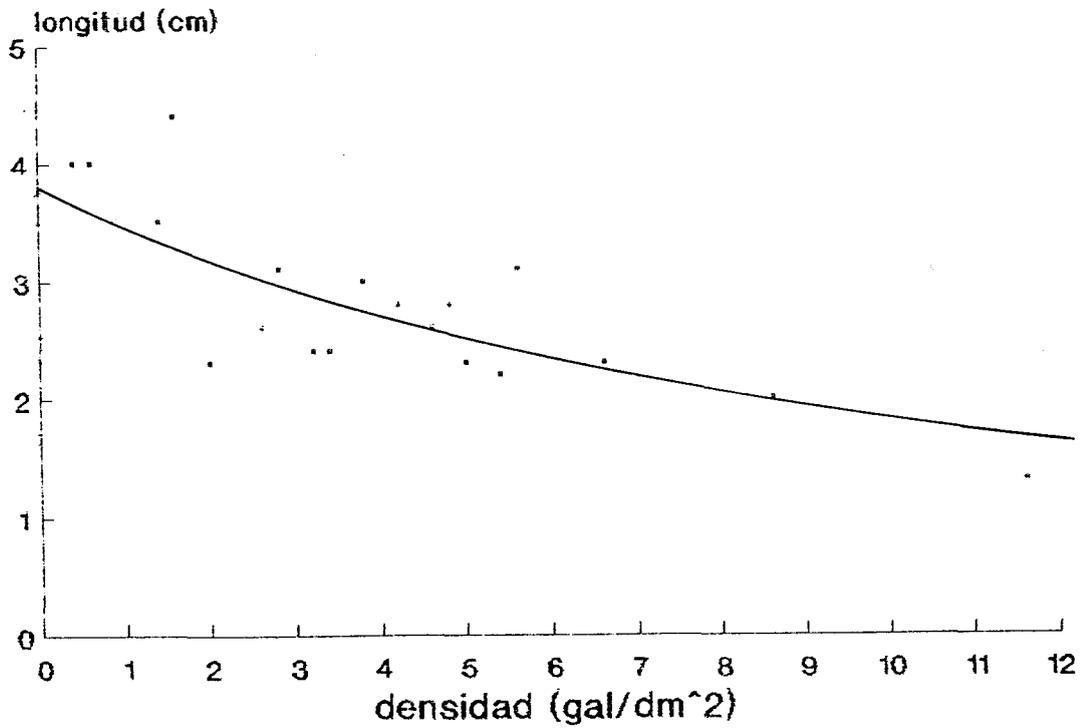


Figura 45. Relación entre la densidad de ataque y la longitud de las galerías larvarias.

1.6.2.3. Mortalidad por competencia larvaria.

La mortalidad de las larvas es debida a la competencia intraespecífica, además de otros factores como el parasitismo, que serán tratados más adelante.

La competencia larvaria se produce por escasez del alimento disponible, como consecuencia del encuentro entre larvas de galerías vecinas, lo que puede conllevar la muerte de dichas larvas o una disminución de su tamaño. La muerte acontece como resultado de una secuencia de dos hechos: primero, la larva no completa su desarrollo antes de que toda la capa de floema circundante haya sido consumida y, segundo, ésta es incapaz de desplazarse a zonas en las que aún queda floema sin consumir.

La competencia larvaria intraespecífica en los escolítidos ha sido tratada por otros autores entre los que se citan a SCHMITZ & RUDINSKY (1968), SAARENMAA (1983), DE JONG & SAARENMAA (1985), DE JONG & GRIJPMAN (1986).

BERRYMAN y PIENAAR (1972) cuantificaron la mortalidad larvaria debida a la competencia mediante un modelo matemático cuyas variables de partida eran la densidad de ataque (a), la longitud de la galería materna (g), y la longitud de las galerías larvarias (p), estimandose la distancia entre los orificios de entrada de las galerías (r), y la distancia vertical (d) entre éstas (Fig. 46) según las ecuaciones siguientes:

$$r = (1/\sqrt{a}) ((2n)!n / (2^n n!)^2); n: \text{galería enésima}$$

$$d = 2 r / \pi$$

obteniéndose como resultado una probabilidad de muerte (M) de las larvas procedentes de una galería y de su enésima con la se encuentra solapada, definida por:

$$M = 1 - (dn / 2p)$$

Se puede hacer notar que las variables usadas en el modelo son las que actúan precisamente como causas de competencia, ya que ésta depende del solapamiento entre galerías larvarias lo que, a su vez, se deduce fácilmente, depende del espacio ocupado por cada galería, definido como el producto $g * p$, y del número de galerías que hay en una unidad de superficie (densidad) lo que, a su vez, determina la distancia entre las galerías.

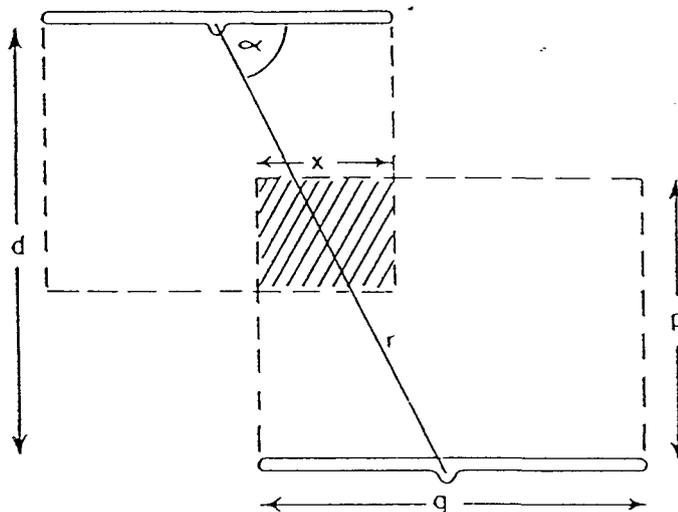


Figura 46. Disposición espacial de las galerías larvarias (tomada de BERRYMAN y PIENAAR, 1972)

El modelo además, asume una serie de premisas como son:

1. La longitud de las galerías, g , es constante.
2. El orificio de entrada se encuentra centrado respecto a g .
3. La distancia entre galerías vecinas, r , es constante para una determinada densidad de ataque.
4. La calidad y cantidad de los tejidos del huesped son uniformes y constantes por unidad de área.
5. Todas las larvas tienen idénticos requerimientos nutricionales.
6. Los huevos se depositan a intervalos iguales de galería materna.

Haciendose uso de este modelo se han estimado, para densidades de 5 gal/dm² (densidad media) y de 10 gal/dm² (densidad elevada), las distancias r (Fig. 47), las distancias verticales p , entre una galería y sus vecinas, calculandose a continuación las probabilidades de muerte, M , de las larvas procedentes de dicha galería y de las vecinas con la que se encuentra solapada (tabla 17). Para dicho calculo se ha utilizado como longitud de la galería larvaria aquella que construiría una larva desarrollada completamente en ausencia de competencia, la cual ha sido estimada a partir de la siguiente ecuación:

$$\text{Long. gal. larv} = 3.75 * e^{(- 0.0791 \text{ densidad})}$$

obteniendo una longitud de $p = 3.5$ cm.

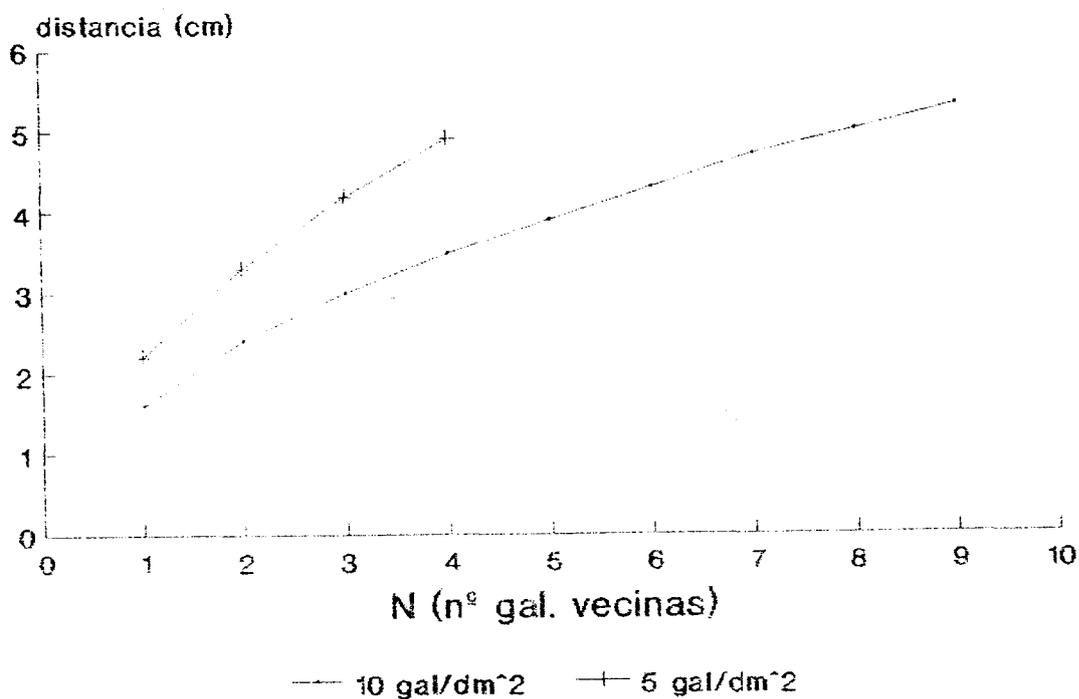


Figura 47. Distancia r estimada entre una galería y sus vecinas.

n	Densidad	
	5 gal/dm ²	10 gal/dm ²
1	80 %	85 %
2	70 %	78 %
3	61 %	73 %
4	55 %	68 %
5	0 %	65 %
6		61 %
7		57 %
8		54 %
9		0 %

Tabla 17. Probabilidad de muerte por competencia entre las larvas procedentes de una galería de reproducción y las larvas procedentes de las galerías vecinas. n: galerías vecinas.

La figura 48 muestra la relación entre la probabilidad de muerte de las larvas y la distancia vertical entre las galerías. Se puede observar que, como es de esperar, para distancias superiores a 7 cm la probabilidad de muerte es cero, es decir, si $d > 2p$, entonces $M = 0$.

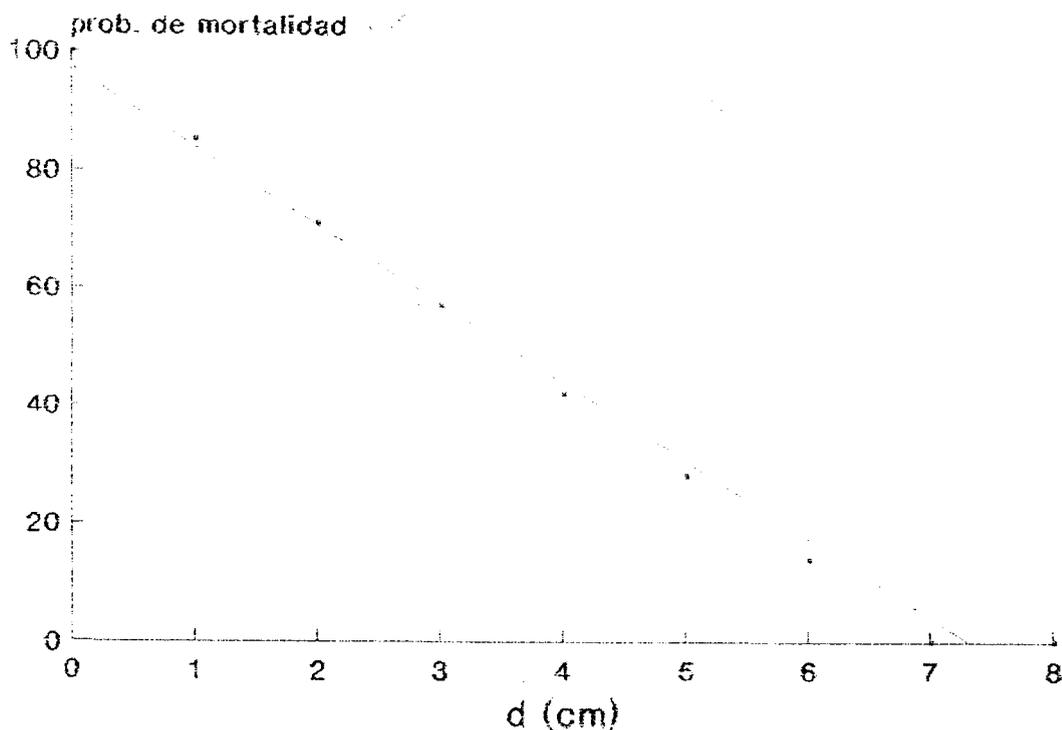


Figura 48. Relación entre la distancia p y la probabilidad de muerte larvaria.

1.6.3. Pupa.

Tras el desarrollo larvario se empiezan a producir los cambios que transforman a la larva en pupa. Durante este proceso de cambio, la larva va perdiendo movilidad, recibiendo el nombre de prepupa (GONZALEZ, 1990), para a los tres - seis días desprenderse de la última cutícula larvaria y quedar convertida en pupa. La pupa es de tipo exarata adéctica al presentar los apéndices y esbozos alares pegados al cuerpo y carecer de movilidad las mandíbulas. (NIETO NAFRIA, 1985) . La

capacidad de movimiento en la pupa queda limitada a los últimos segmentos abdominales, tiene una longitud de 4.5 mm (s: 0.5 mm) y una coloración lechosa.

Durante esta fase, caracterizada por una gran actividad metamorfofísica, se van desarrollando los distintos órganos propios del adulto. En primer lugar, aparecen los ojos y las mandíbulas (7°- 8° día), más tarde las alas posteriores, articulaciones de las patas y antenas (9°-10°), y por último el imago prácticamente formado a partir del 11° día.

La duración de la pupa en condiciones de laboratorio ($T^a: 25^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$, H.R: $60\% \pm 5\%$) fue de 15.0 ± 4.0 días. En el campo la duración de esta fase varió debido al efecto de la temperatura, de 18 días para las pupas desarrolladas en junio a 10 días para las desarrolladas en julio (Fig. 49). Se ha observado en las pupas una mortalidad del 23.4 % (C.V.: 102.1).

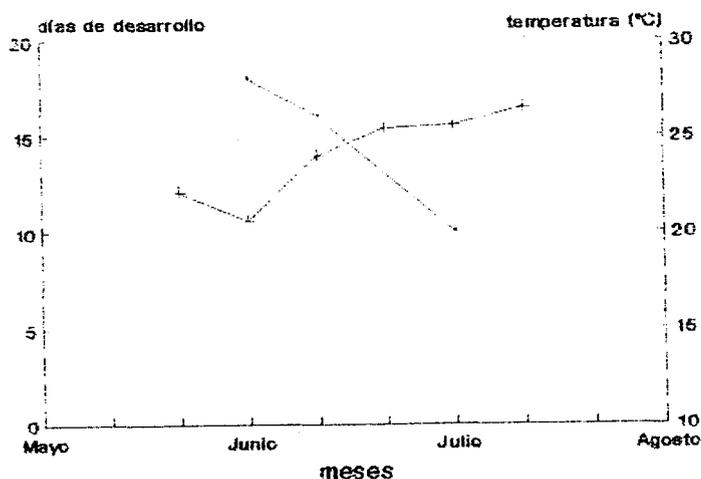


Figura 49. Duración del periodo de desarrollo de la pupa.

1.6.4. Adulto.

1.6.4.1. Preadulto.

Una vez constituido el imago, éste permanece durante unos días más en la cámara pupal en los que se les obscurece y endurece la cutícula adquiriendo el aspecto definitivo del adulto propiamente dicho. Tiene esta etapa, en la que el insecto recibe el nombre de preadulto

, una duración variable de diez a siete días según se pudo observar en condiciones naturales durante los meses de junio y julio. En el laboratorio la duración fue de 13.6 días (s: 4.4 días).

La fase preadulta ha sido observada también por otros autores como PEDROSA-MACEDO (1979) en este mismo escolítido sobre el fresmo, datándole una duración de tres a cinco días, GONZALEZ (1990) en *P. scarabaeoides* y YATES (1984) en *Scolytus intricatus*.

1.6.4.2. Emergencias.

Al final del desarrollo, el adulto constituido como tal, realiza un orificio que atraviesa la corteza, a partir del cual emerge. La figura 50 muestra las curvas de emergencias obtenidas durante los años 1990, 1991 y 1992. En éstas podemos observar, para los años 1990 y 1992, una duración del periodo de emergencias de tres meses correspondientes a julio, agosto y septiembre, alcanzándose las máximas (2-3 emergencias/dm²) a las cuatro - cinco semanas del comienzo del periodo. Durante el año 1991, sin embargo, las emergencias tuvieron una duración de cuatro meses al prolongarse éstas hasta mediados de noviembre, con

máximas de 3.9 emergencias/dm² a las nueve semanas.

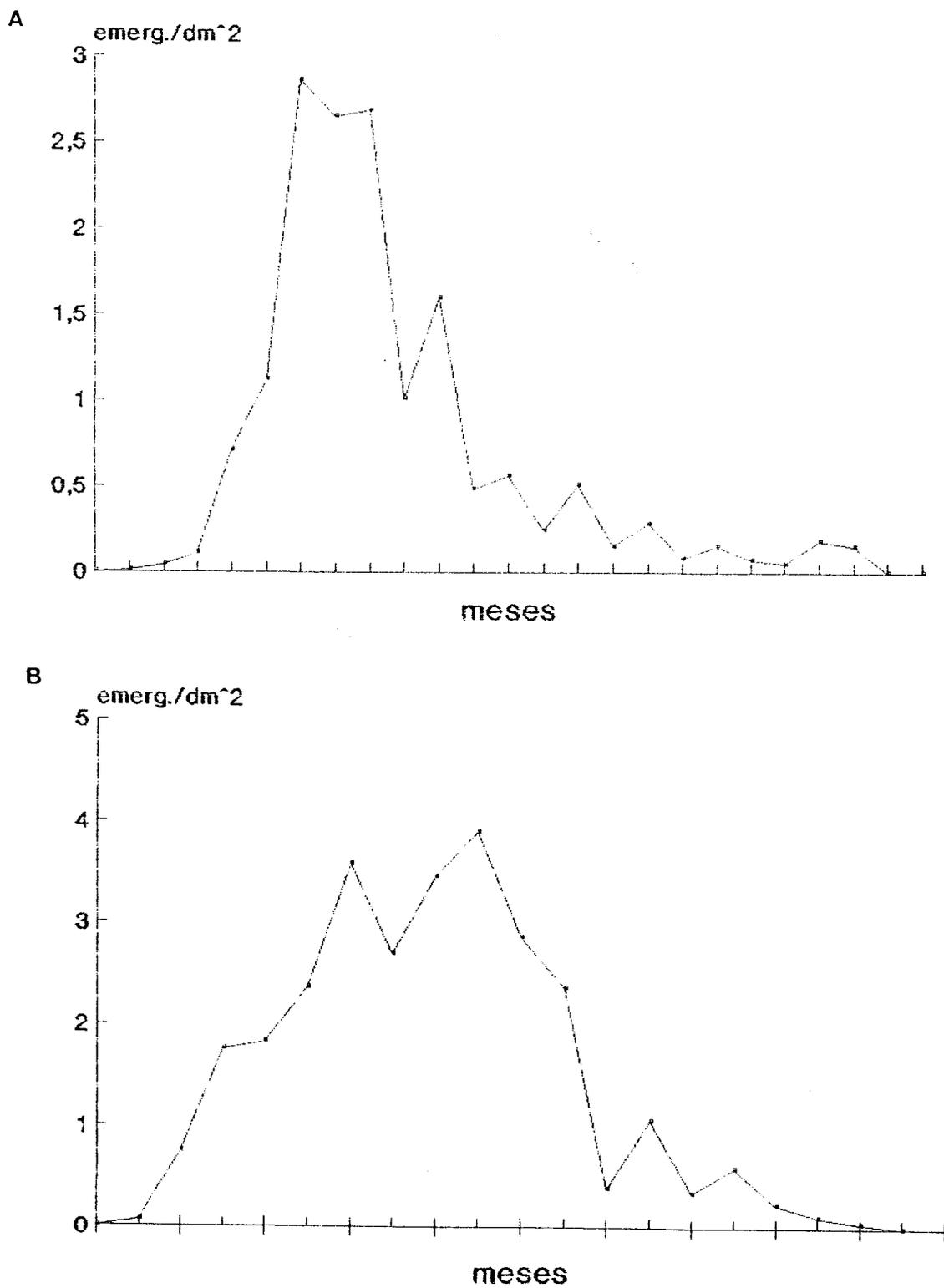


Figura 50. Curvas de emergencia de *H. varius*. A. Año 1990. B. Año 1991.

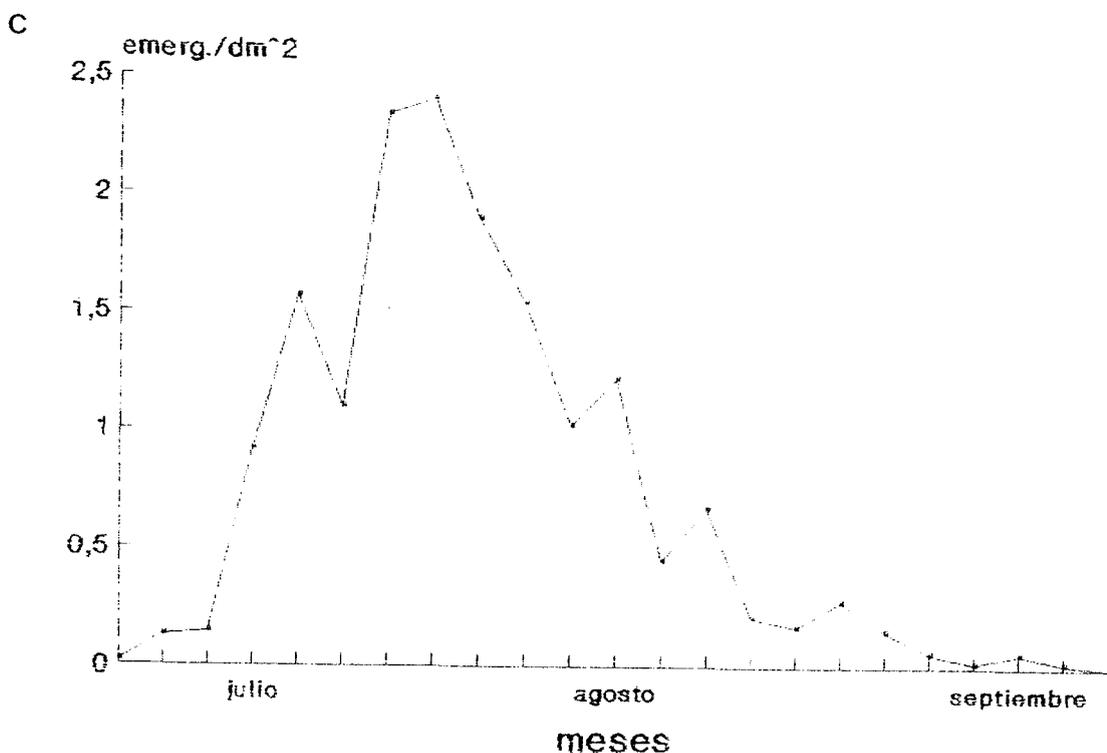


Figura 50 (cont.). C. Año 1992.

La curva de emergencias acumuladas (año 1990) (Fig. 51) muestra que éstas se realizan en tres etapas. En la primera, de corta duración, escasamente dos semanas, se produjeron pocas emergencias: aproximadamente 0.3 emergencias/dm² semanales. Durante la segunda, de aproximadamente tres semanas, el número de emergencias semanales se elevó a 1.9 emergencias/dm² siendo la etapa en la que más individuos emergieron (75 % de la población). En la tercera y última etapa cuya duración fue de seis semanas, el número de emergencias semanales descendió nuevamente siendo a 0.2 emergencias/dm².

Al principio emergen más machos que hembras invirtiéndose ésta situación en la etapa final (Fig. 52). La razón sexual obtenida entre los descendientes fué de 51.7 % machos frente a 48.3 % hembras, es decir, razón 1:1.

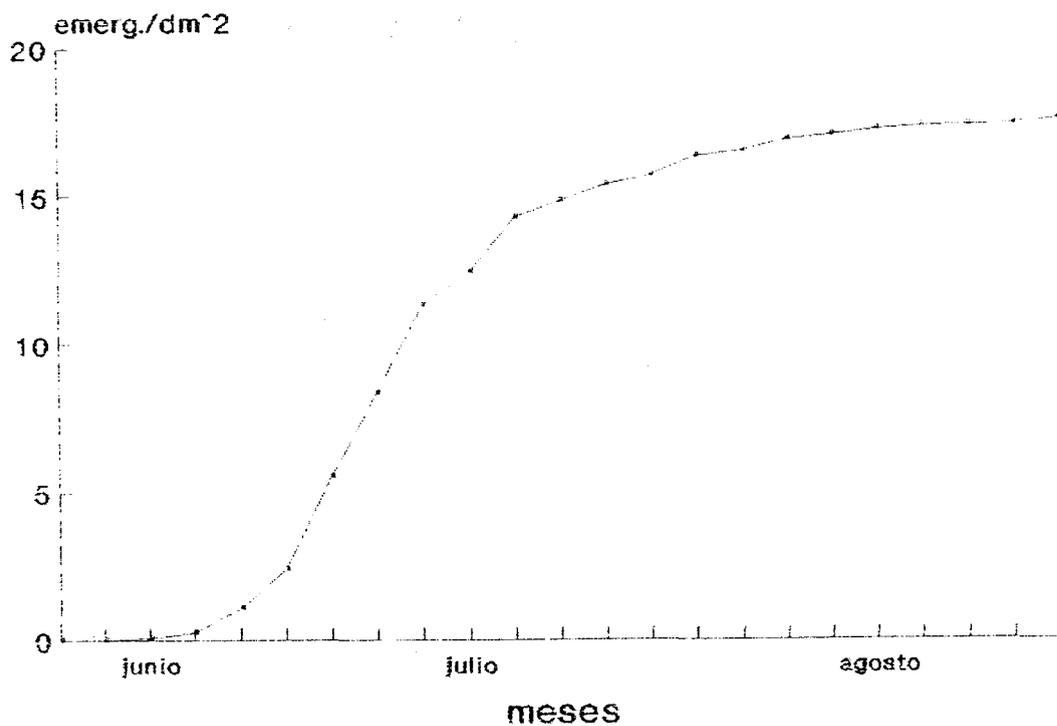


Figura 51. Curva de emergencias acumuladas.

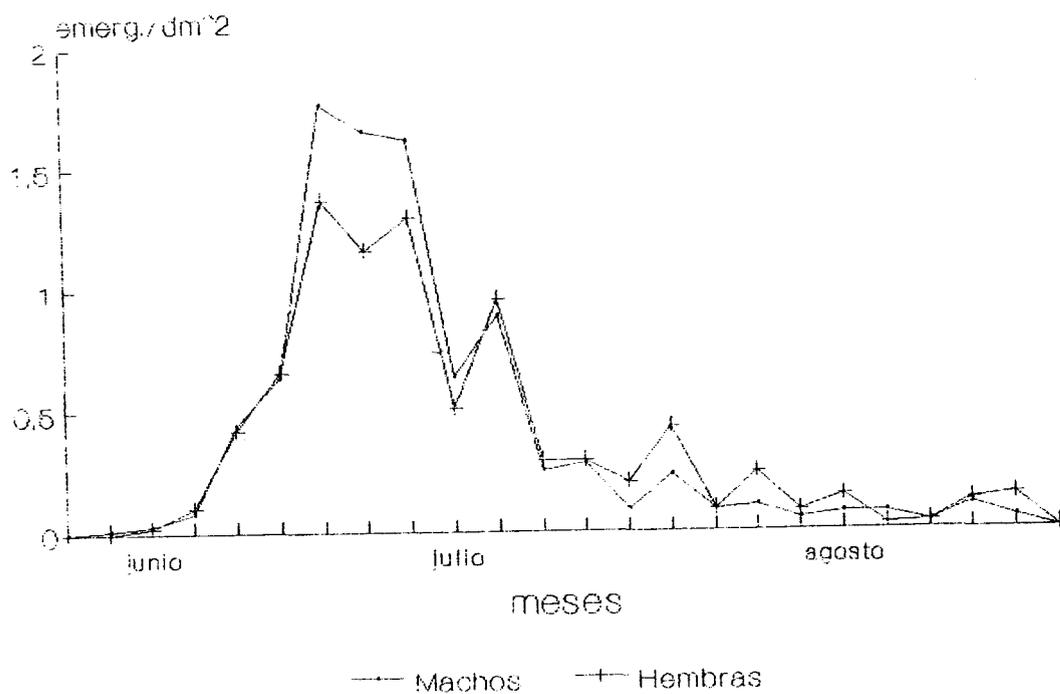
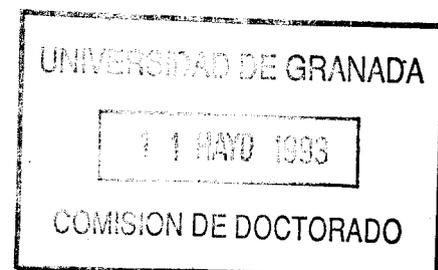


Figura 52. Curva de emergencias por sexos.



1.6.4.3. Características de los adultos.

A partir de una muestra de 50 adultos se obtuvo un tamaño medio en longitud de 3.8 mm. (s: 0.5 mm) para *H. varius* no existiendo diferencias significativas entre machos y hembras . Este valor concuerda con el dado por RUSSO (1966) quien observó una longitud de 3.5 mm a 4 mm., aunque es superior al aportado por DELLA BEFFA (1949) quien citó una longitud de 2.5 mm a 3.5 mm.

Por otro lado a partir del peso global de 125 individuos se calculó un peso medio por individuo de 3.8 mg.

Como carácter sexual secundario cabe destacarse la pilosidad de las antenas. El macho se caracteriza por la presencia a nivel del escapo de la antena, de sedas de mayor densidad y longitud que las presentes en la hembra . Este carácter sexual secundario coincide con el observado en *P. scarabaeoides* por GONZALEZ, 1990.

Por último es también destacable la presencia de un órgano estridulador de tipo elitro-abdominal tanto en el macho como en la hembra consistente en unas rugosidades o crestas localizadas en la parte posterior del margen lateral interno de los élitros que friccionan con unas espinas situadas en la zona latero-dorsal de los terguitos posteriores . En la hembra las espinas están ausentes en el séptimo terguito (RUDINSKY y VALLO, 1979). La función de este órgano es la de producir sonidos con los que comunicarse intraespecíficamente. RUDINSKY y VALLO (1979) han captado los sonogramas correspondientes a macho en estrés, macho rival, macho durante la atracción sexual y hembra

de *H. varius* (Fig. 53). Según éstos autores el sonido puede intervenir en la localización de la pareja y en el marcaje del territorio disminuyendo, así, la competencia. Organos estridulatorios de este tipo han sido descritos en otros escolítidos como los pertenecientes a los géneros *Dendroctonus* (RUDINSKY y MICHAEL, 1972), *Polygraphus* (RUDINSKY et al., 1978), *Hylurgops* (OESTER et al, 1978) y *Pseudohylesinus* (RUDINSKY y VALLO, bajo publicación).

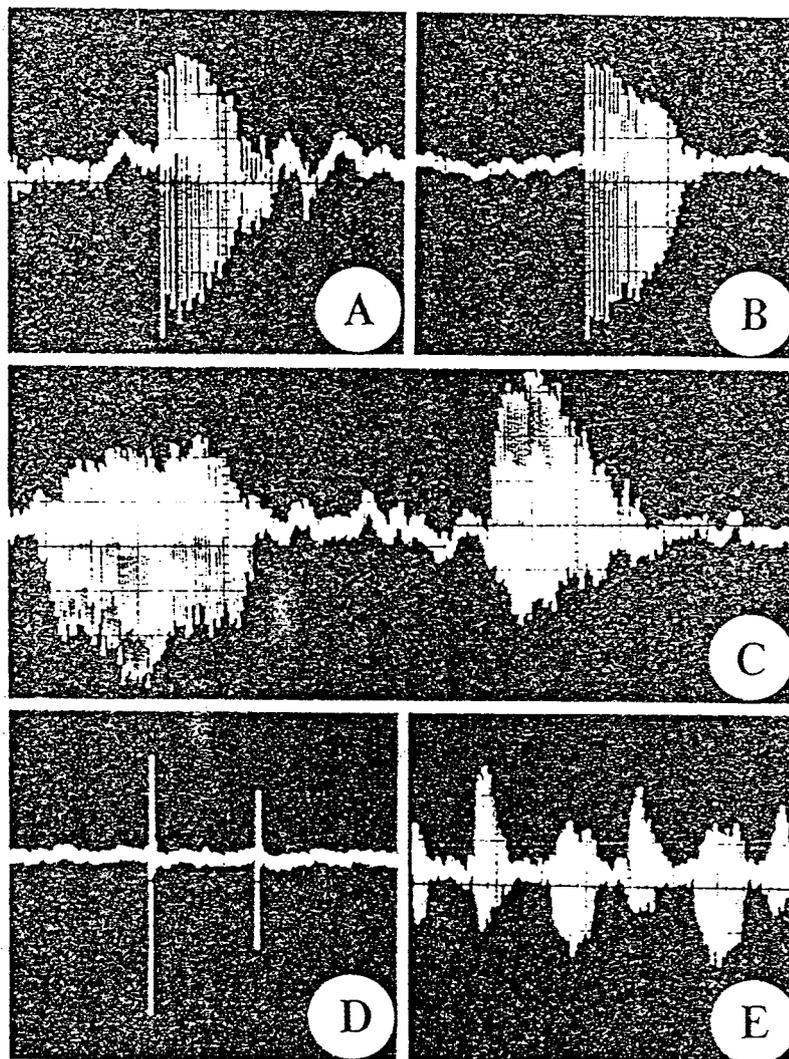


Figura 53. Sonogramas correspondientes a *H. varius*. A. Macho en estrés. B. Macho rival. C. Macho durante la atracción sexual. D. Hembra. E. Series del macho durante la atracción sexual (tomada de RUDINSKY y VALLO, 1979).

1.6.5. Duración del desarrollo.

Considerando las duraciones parciales referentes a cada fase de desarrollo se ha estimado la duración global del desarrollo completo. Dependiendo de que la oviposición se realizará a mediados de marzo, abril, mayo o junio los valores fueron de 114 días, 98 días, 72 días o 67 días respectivamente (Fig 54).

La duración del desarrollo en condiciones de laboratorio (T^a : $25^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$, H.R: $60\% \pm 5\%$) fue de 77.4 días (s: 12.3 días). El periodo de desarrollo de *H. varius* es más largo que el de *P. scarabaeoides* ya que éste último presenta un desarrollo que varía desde marzo a junio de 93 días a 40 días, siendo en condiciones de laboratorio (T^a : $25^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$, H.R: $60\% \pm 5\%$) de 50 días (GONZALEZ, 1990).

La figura 55 muestra la presencia de los distintas fases de desarrollo en el campo en leñas atacadas durante los primeros días de marzo.

1.7. Número de generaciones.

El número de generaciones de *H. varius* ha sido un tema bastante discutido. EICHHOFF (1881) y BARBEY (1913) citan dos generaciones anuales, mientras que RATZEBURG (1837) y BALACHOWSKY (1949) indican la existencia de una sólo, y LEMPERIERE & MALPHETTES (1983) hablan de una generación hermana. En la zona de estudio se ha observado una única generación anual, de forma que los descendientes de la generación invernante se dirigen durante el verano directamente a los árboles para

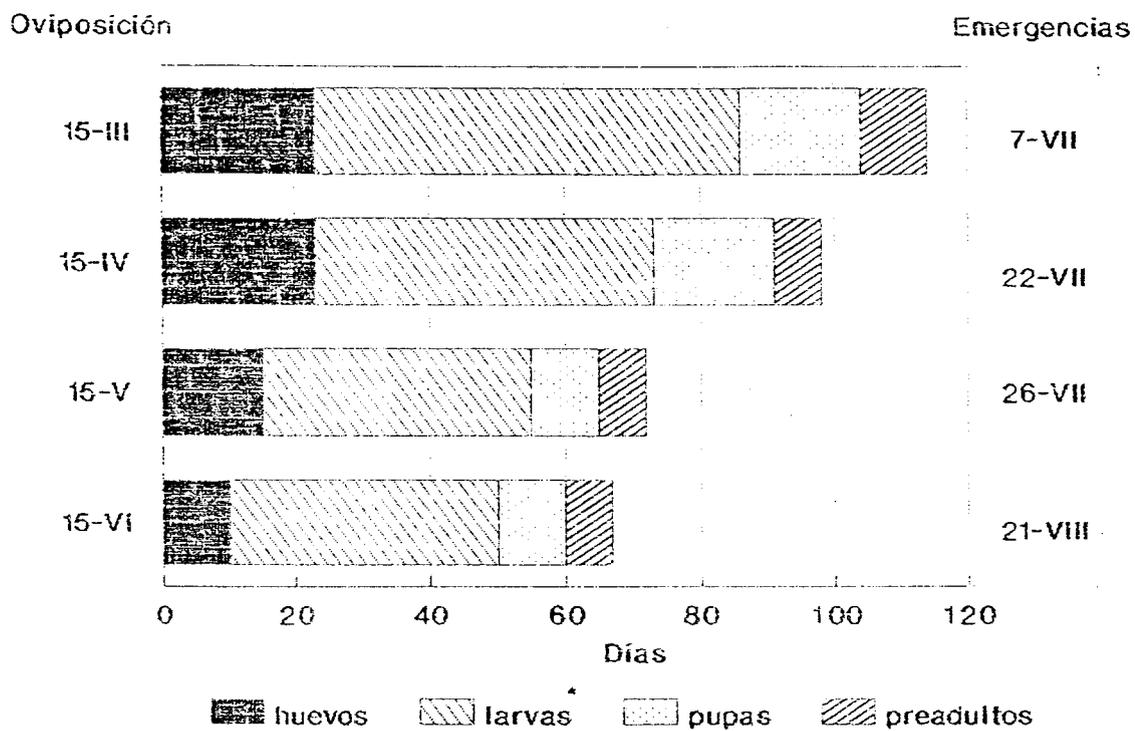


Figura 54. Duración de las distintas fases de desarrollo y del desarrollo completo de *H. varius* según distintas fechas de oviposición. *: duración incluida la prepupa.

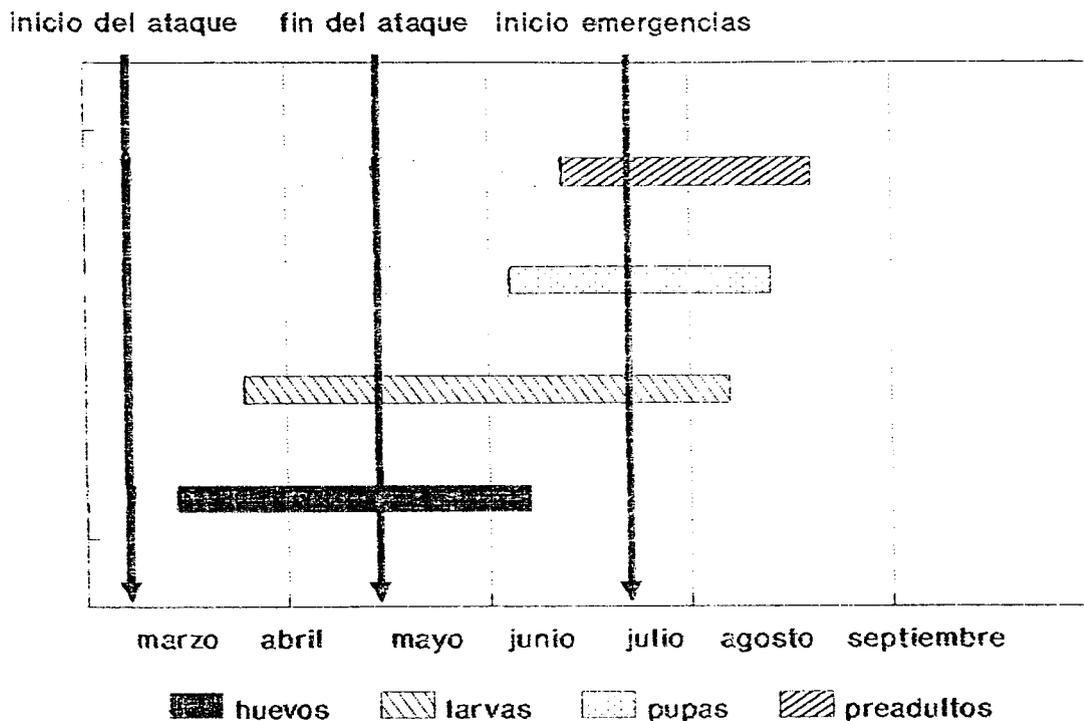


Figura 55. Presencia de los distintas fases de desarrollo en el campo.

iniciar la etapa de alimentación, sin que la presencia de leñas o ramas desgajadas en el olivar suponga un foco de atracción para ellos. Sin embargo, se ha observado que si, por cualquier circunstancia, una rama de un árbol infestado es cortada o desgajada, los barrenillos presentes en ésta, ante la detención de la corriente de savia, bajo condiciones favorables de temperatura, comienzan a construir galerías de reproducción sobre dicha rama.

Teniendo en cuenta que el desplazamiento de los fitófagos hacia los árboles se inicia en julio, se puede producir, por tanto, a partir de este mes una segunda generación accidental, una tercera y así sucesivamente.

El número máximo posible de generaciones depende de la duración del ciclo de desarrollo. Para los individuos de la segunda generación procedentes de huevos depuestos a finales de junio (1990), la duración del desarrollo fue de 66 días produciéndose las emergencias a finales de septiembre. A principios de octubre con temperaturas medias de 16.3°C fue forzada la tercera generación que no llegó a completarse, deteniéndose en el estadio larvario en noviembre, con la bajada de las temperaturas mínimas por debajo de los 5°C .

2. DISTRIBUCION DE *H. VARIUS* EN EL OLIVAR.

Los niveles poblacionales en cada uno de los sesenta y cuatro puntos de muestreo, figuran en la tabla 18. La unión en el plano de la finca de aquellos puntos de igual nivel poblacional determinó las distintas zonas de ataque, esto es, la distribución del escolítido en el olivar (Fig. 56).

Se puede observar que la distribución es de tipo contagiosa alrededor del foco de infestación (leñeras de Zujaira) de manera que al aumentar la distancia al foco disminuyen los niveles poblacionales. Sin embargo, esta disminución no es igual en todas las direcciones debido a la influencia del viento a través del cual el escolítido puede desplazarse de unas zonas a otras.

La dirección que sigue el viento en Zujaira es de oeste a este, desde el olivar al foco de infestación, lo que explica el hecho de que en esta dirección se pase bruscamente de un ataque superior al 15% en los árboles situados junto al foco, a un nivel inferior al 5% en los árboles situados a sólo 200 metros del foco, mientras que en otras direcciones el cambio de un nivel poblacional a otro es muy suave.

Por tanto, se puede indicar que los barrenillos se distribuyen en función de dos parámetros: distancia al foco de infestación y dirección de los vientos predominantes. Este fenómeno fue también observado por GONZALEZ (1990) en *P. scarabaeoides*.

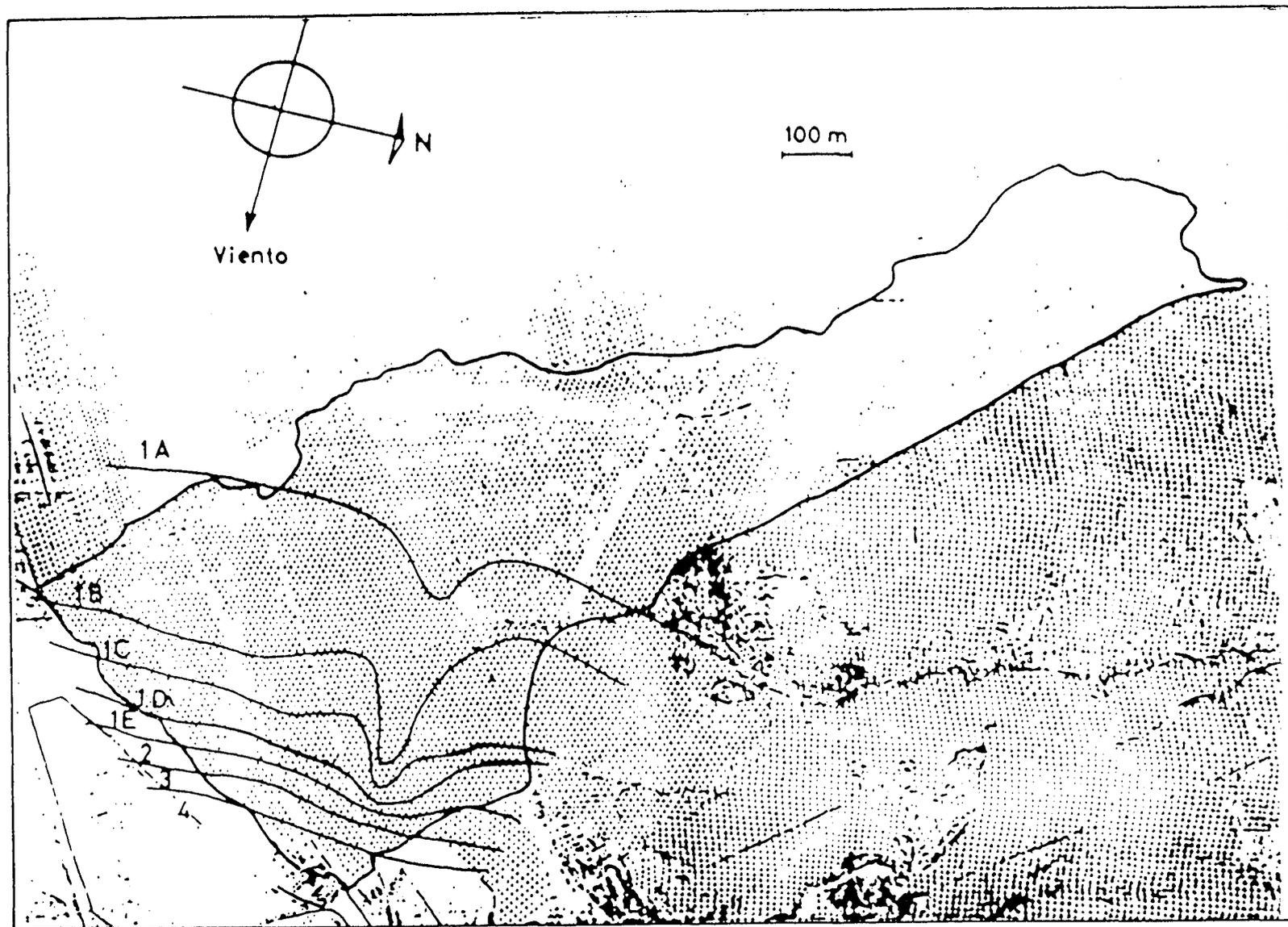


Figura 56. Distribución de *H. varius* en Zujaira (Granada). Los números 1 - 4 indican índices de intensidad poblacional creciente.

Radio	Niveles poblacionales											
1	4	3	2	1D	1C	1C	1B					
2	4	3	1E	1C	1B	1B	1B					
3	4	2	1D	1C	1B	1B	1A	1A	1A			
4	4	2	1B	1B	1B	1A	1A	1A	1A	1A		
5	4	2	1D	1C	1B	1B	1B	1A	1A	1A		
6	4	2	1D	1C	1C	1C	1A	1A	1A	1A	1A	1A
7	4	2	1E	1D	1C	1B	1A	1A	1A	1A		

Tabla 18. Niveles poblacionales observados en cada radio.

3. DAÑOS E IMPORTANCIA ECONOMICA.

Los daños producidos por *H. varius* sobre los olivos se producen como consecuencia de la construcción de galerías de alimentación sobre tronco y ramas principales, las cuales originan tumoraciones corticales, en las que se produce un descenso de la presión de la savia, con el consiguiente debilitamiento la planta y la disminución, por lo tanto, de la cosecha.

La tabla 19 muestra la producción media de aceituna en Kg/árbol durante los años estudiados, para cada nivel de ataque de *H. varius* en el olivar y el porcentaje de pérdidas en cada uno de dichos niveles. El porcentaje medio estimado de pérdidas respecto al total de la cosecha es del 17 % lo que supone un descenso en la producción de 481 kg de aceitunas por hectárea, que se traducen en pérdidas económicas de aproximadamente 25.000 ptas/Ha.

Nivel de ataque	Superficie ocupada(Has)	Número de olivos	Producción media(Kg/árbol)	perdidas (%)
0			40 (*)	
1	90	6.300	35	12.5
2	4	300	20	50.0
3	3	200	15	62.5
4	3	200	12	70.0

Tabla 19. Producción de aceituna y porcentaje de pérdidas en el olivar estudiado

Dada la relación existente entre la distribución de la plaga y la producción de aceituna, resulta evidente la influencia de *H. varius* en los costes de las pérdidas, aunque hay que tener en cuenta la presencia en el olivar estudiado de *P. scarabaeoides* con similar distribución. Por tanto, el total de pérdidas se deba posiblemente al efecto conjunto de las dos plagas.

4. CRIA EN EL LABORATORIO DE *H. VARIUS*.

4.1. Material óptimo para la cría y su localización

Teniendo en cuenta el comportamiento de *H. varius* la única posibilidad para el desencadenamiento de ciclos reproductivos es a partir de ramas de árboles infestados, siendo las más idóneas, dada la distribución del fitófago en el árbol, las primarias y secundarias correspondientes a la zona norte, al ser éstas las más atacadas.

Al cortar una rama principal, ésta puede ser despojada, en el

propio campo, por lo tanto, de las ramas terciarias y de las ramillas terminales. Esto ofrece una mayor manejabilidad de las ramas al ocupar un menor volumen, facilitando su transporte desde el campo al laboratorio sin disminuir el rendimiento de la cría.

Otro factor a tener en cuenta es el olivo a partir del cual obtener las ramas. Basandonos nuevamente en la distribución, esta vez en el olivar, se puede afirmar que los olivos que se encuentran próximos al foco de infestación, en la línea de vientos predominantes, son los más idóneos para inducir la reproducción.

4.2. Condiciones ambientales necesarias para el acondicionamiento de la cría.

Las condiciones en las que llevar a cabo la cría son aquellas en las que es posible inducir la reproducción, esto es, temperaturas comprendidas entre 11°C y 40°C y fotoperiodos superiores a las 11 horas de luz.

Por otro lado, si se desea que el ciclo de desarrollo entre generación y generación sea lo más corto posible, la temperatura idónea para tal objetivo estaría comprendida entre los 20°C y 30°C .

4.3. Ataque a las leñas.

En condiciones controladas de laboratorio ($T: 25^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$, H.R.: 60% \pm 5% y fotop. 14h. L. - 10h. O.) el ataque se produce al día siguiente de la poda de las leñas alcanzándose el máximo nivel de penetraciones a

los tres días. La duración total del ataque es de once días, aunque a partir del séptimo día el número de penetraciones es mínimo (Fig.57).

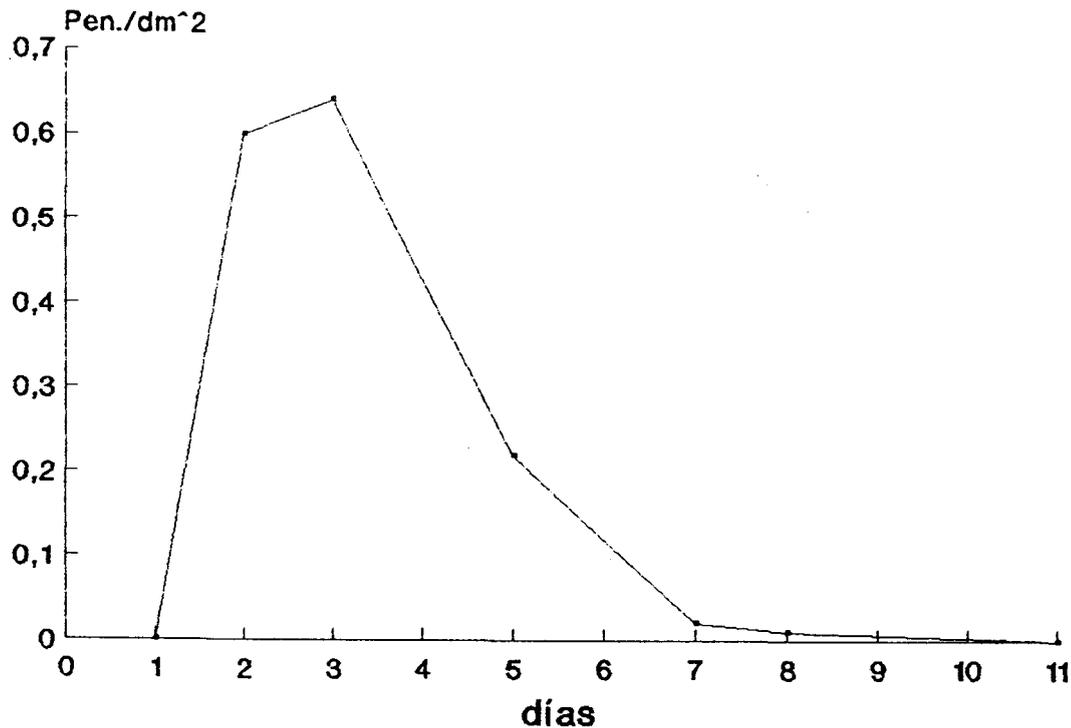


Figura 57. Curva de ataque a las leñas en el laboratorio.

4.4. Rendimiento de la cría.

La duración del período de emergencias es de aproximadamente dos meses dándose el máximo de capturas (2.5 -3.0 emergencias/dm²) a finales del primer mes.

En la figura 58 se muestra el número de galerías de reproducción por dm² en ramas cortadas e introducidas inmediatamente en cámara climática (T: 25°C ± 2°C, H.R.: 60% ± 5% y fotop. 14h. L. - 10h. O.) durante la temporada 91-92. Se observa que desde junio hasta finales de

septiembre la densidad de galerías aumentó como consecuencia del desplazamiento de los descendientes hacia los árboles. A partir de octubre y hasta febrero el número de galerías por dm^2 se mantuvo para posteriormente disminuir durante los meses primaverales como consecuencia del desplazamiento de los adultos, esta vez, hacia las leñas.

Durante la temporada comentada y en leñas con máxima densidad de ataque ($1.5 \pm 0.5 \text{ pen./dm}^2$) el número medio de individuos emergidos por dm^2 fue de $33.1 \pm 17.3 \text{ ind./dm}^2$ y el número medio de individuos emergidos por galería fué de $22.1 \pm 12.9 \text{ ind./gal.}$

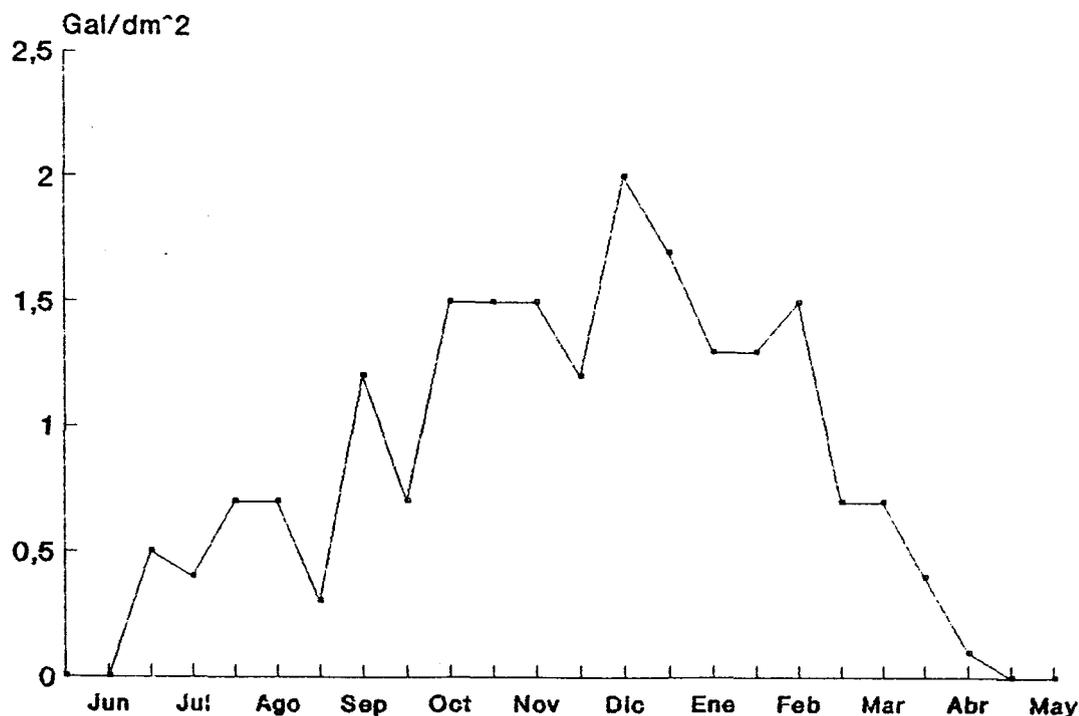


Figura 58. Densidad de ataque a las leñas en el laboratorio durante los años 1991 - 1992.

4.5. Cría a partir de reemergencias y emergentes.

Se ha observado que los reemergentes pueden reproducirse en el laboratorio tras introducirlos en cajas junto a leñas de poda adecuadas, sin embargo, la eficacia es baja debido a que mueren el 50 % de ellos.

En cuanto a los descendientes de la primera generación, cuando eran colocados en el laboratorio en cajas junto a leñas recién cortadas procedentes de olivos en estado de invernación y, por tanto, sin posibilidad de pasar por la etapa de alimentación se reprodujeron directamente en un 77.1%. Sin embargo, se pudo observar que cuando las leñas, junto a las que eran puestos, procedían de olivos en las etapas de formación de flores y frutos, los fitófagos iniciaban, en primer lugar, galerías alimenticias sobre dichas leñas reproduciéndose después menos de la mitad de estos. Es evidente, por lo tanto, que las leñas obtenidas en primavera-verano contienen una mayor cantidad de nutrientes debido al estado fenológico del árbol y que los emergentes, salvo que sean forzados, pasan por una etapa de alimentación previa a la reproducción.

Por tanto, dada los porcentajes reproductivos que presentan los individuos reemergentes y emergentes no es aconsejable realizar la cría a partir de ellos, aunque si pueden ser utilizados para, sobre leñas ya infestadas, incrementar la densidad de ataque y, en consecuencia, el rendimiento de la cría.

5. ENEMIGOS NATURALES DE *H. VARIUS*.

La entomofauna asociada a *H. varius* está formada por diversas especies depredadoras y parásitas, siendo éstas últimas las más numerosas, perteneciendo en su totalidad al orden Hymenoptera y de entre las cuales algunas podrían llegar a ser utilizadas en los programas de lucha biológica.

5.1. Depredadores.

O. Coleoptera.

Fam. Cucujidae: *Leptophoeus juniperi* (GRONVELLE, 1874).

L. juniperi ha sido encontrado junto a las leñas infectadas por *H. varius* de manera esporádica durante los años de estudio no siendo posible cuantificar su impacto en la población del escolítido.

Esta especie ha sido citado como depredador de otros escolítidos como *H. oleiperda*, *P. sacarabaeoides*, *Scolyptus amigdali*, *Chaetoptelius vestitus* y *Esternoborus perrisi* depredando a larvas y a pupas (RUSSO, 1938).

Las hembras inician la deposición a finales de marzo, desarrollandose las larvas entre los meses de abril y junio. Los primeros adultos comienzan a emerger a primeros de julio (GONZALEZ, 1990).

Fam. Cleridae : *Thanasinus formicarius* (LINNEO, 1758).

Al igual que *L. jumiperi* la presencia de *T. formicarius* en nuestro área de estudio ha sido más bien escasa, por el contrario, MONTIEL y cols. (1992, comunicación personal) ha observado a éste clerido de forma numerosa en algunos puntos de la provincia de Jaén. Tanto las larvas como los adultos son depredadores, siendo éstos últimos encontrados a partir del mes de abril. Depredan a los escolítidos tanto en la fase de larva como de adulto.

O. Acari.

Se han registrado dos especies de ácaros no determinadas perteneciendo una de ellas al género *Pediculoides*.

La especie del género *Pediculoides* se caracteriza por la existencia de hembras llamadas ovígeras cuyo último segmento abdominal se dilata notablemente para albergar a los huevos. Este ácaro ataca a las larvas y pupas del escolítido alimentándose a partir de los fluidos de éstas.

En cuanto a la otra especie de ácaro se caracteriza por atacar a los adultos fijándose a la superficie corporal de éstos actuando como ectoparásitos.

De esporádica aparición no han sido cuantificados sus efectos.

5.2. Parasitoides

Las especies parásitas obtenidas han sido las siguientes :

0. Hymenoptera.

Fam. Pteromalidae: *Cheiropachus quadrum* (FABRICIUS, 1787),
Cerocephala eccoptogastris (MASI, 1922)

Fam. Braconidae: *Dendrosoter protuberans* (NEES, 1834),
Coeloides filiformis (RATZEBURG, 1852) (1).

Fam. Eurytomidae: *Eurytoma morio* (BOHEMAN, 1836)
Eurytoma aloisifilippi (RUSSO, 1838)

(1) *Coeloides filiformis* constituye la primera cita para la Península Ibérica (LOZANO y FALCO, 1992).

La llegada de los primeros parasitoides adultos a las leñas se observó durante los meses de abril (años 1990 y 1992), o mayo (año 1991), esto es, un mes posterior al inicio del ataque de los escolítidos a las mismas y, por tanto, cuando ya se había originado la población larvaria.

Los parásitos fueron encontrados caminando por la superficie de las leñas, intentando detectar con el uso de sus antenas las larvas huéspedes presentes en el interior de las mismas.

En general, los insectos parasitoides localizan al huésped guiados

por una serie de estímulos como son el sonido (CADE, 1975) y la olfacción (VINSON, 1976, 1981) siendo el segundo, según VAN ALPHEN y VET (1985) el más común.

Tras localizar a la larva huésped, el parasitoide perfora la corteza con el ovipositor mediante impulsos abdominales, durante aproximadamente treinta minutos, hasta situarlo junto a la larva que queda inmovil. Según STRAND (1985) la inmovilidad de la larva huésped se debe a la inyección de sustancias paralizantes que recibe por parte del parásito. Una vez inmovilizada la larva tiene lugar la oviposición quedando el huevo depositado sobre la superficie larvaria. Del huevo eclosiona una larva parásita que se alimenta de la larva huésped a la que termina prácticamente por consumir, según nuestras observaciones. De la larva se origina una pupa que da lugar a un nuevo adulto, el cual, perfora la corteza para emerger al exterior.

La duración media del desarrollo en condiciones naturales es de aproximadamente un mes. En el laboratorio (T^a : $25^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$, HR: $60\% \pm 5\%$) la duración media es de 22,9 días (s: 5.2).

5.2.1. Emergencias y número de generaciones.

Los parasitoides de la primera generación emergieron (0.45 emerg./dm^2 , s: 0.15) a mediados de junio (Fig. 60), justo antes de las primeras emergencias de los escolítidos. La mayor parte de las especies parásitas emergidas, dada la disponibilidad de larvas huésped existentes en las leñas, pudieron reproducirse originando una segunda generación que emergió (0.44 emerg./dm^2 , s: 0.27) durante el mes de julio. Los

individuos de la segunda generación, a su vez volvieron a reproducirse, aunque la disponibilidad de larvas huésped era ya más reducida al haberse producido, durante este mes, el máximo número de emergencias de escolítidos. Como consecuencia se desarrolló una tercera generación menos numerosa (0.12 emerg./dm^2 , s: 0.10) que las anteriores que emergió durante el mes de agosto llegando a prolongar hasta septiembre, fecha en la que la disponibilidad de larvas, de existir, es muy baja. Por tanto, el número de generaciones de los parasitoides depende de la presencia o no en las leñas de una población larvaria, estando las fenologías huésped - parásito estrechamente relacionadas (Fig. 61).

Del total de especies emergidas *D. protuberans* y *C. quadrum* constituyeron el 80.4 % del total (Fig. 62). En la figura 63 se aprecian las curvas de emergencias para cada especie.

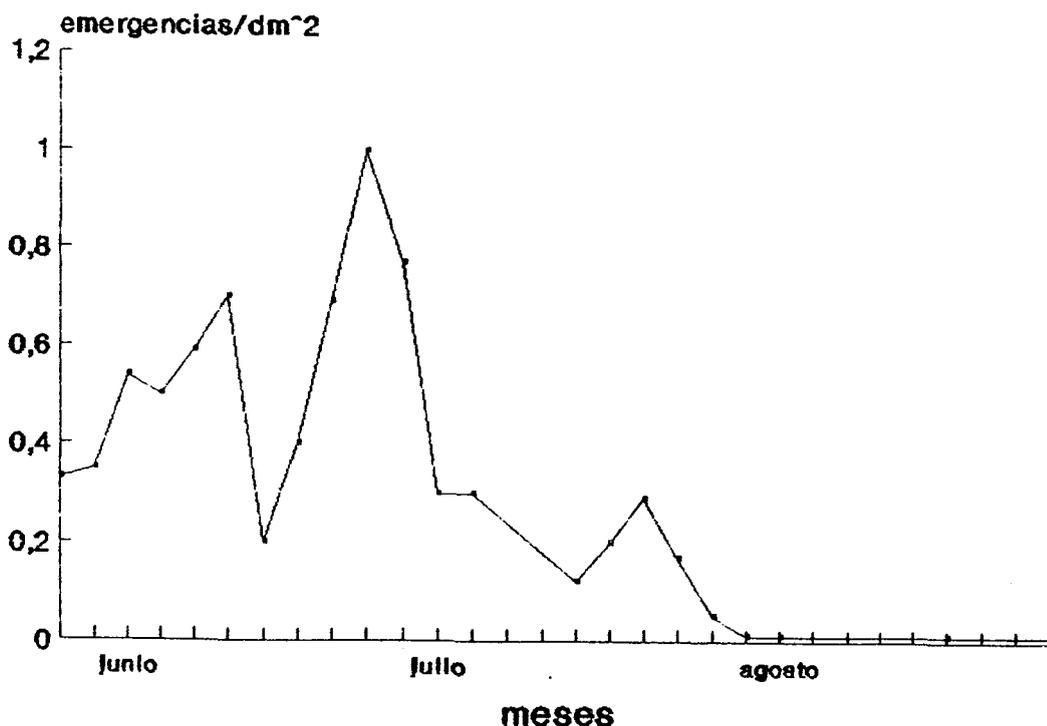


Figura 60. Curva de emergencias de los parasitoides.

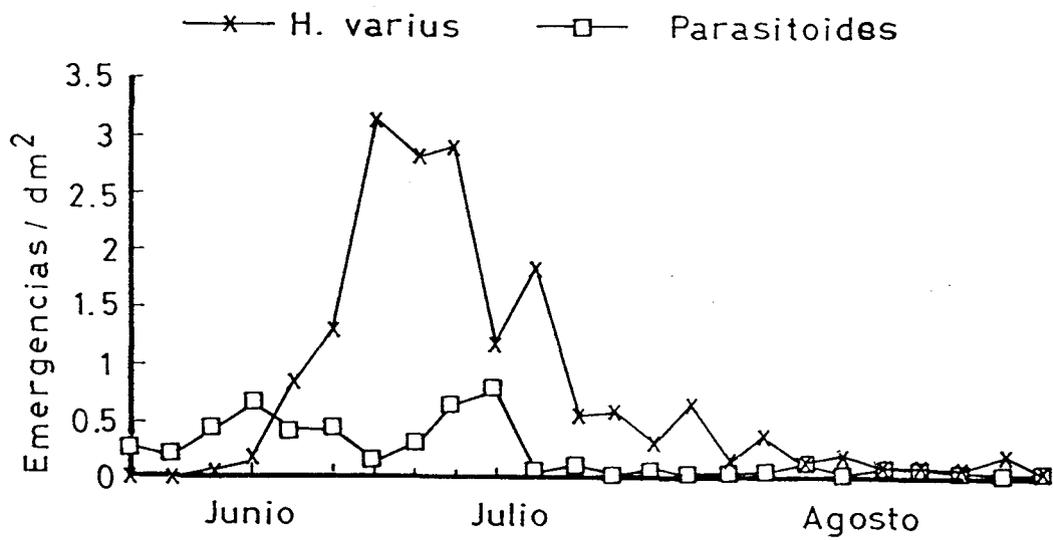


Figura 61. Emergencias de *H. varius* y sus parasitoides.

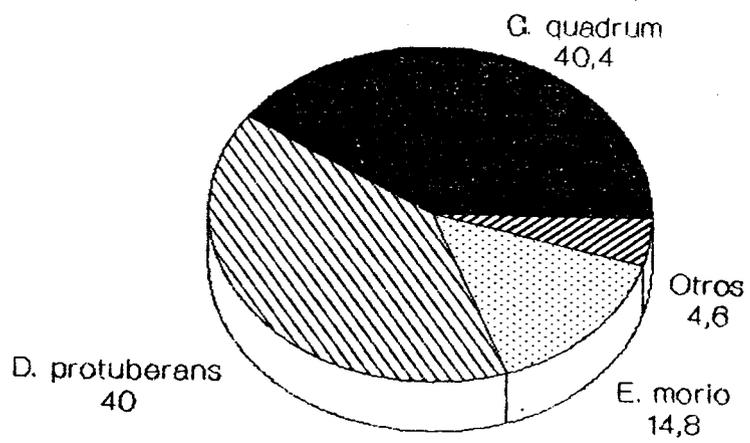


Figura 62. Proporción de especies parásitas de *H. varius*.

UNIVERSIDAD DE GRANADA
 11 MAYO 1993
 COMISION DE DOCTORADO

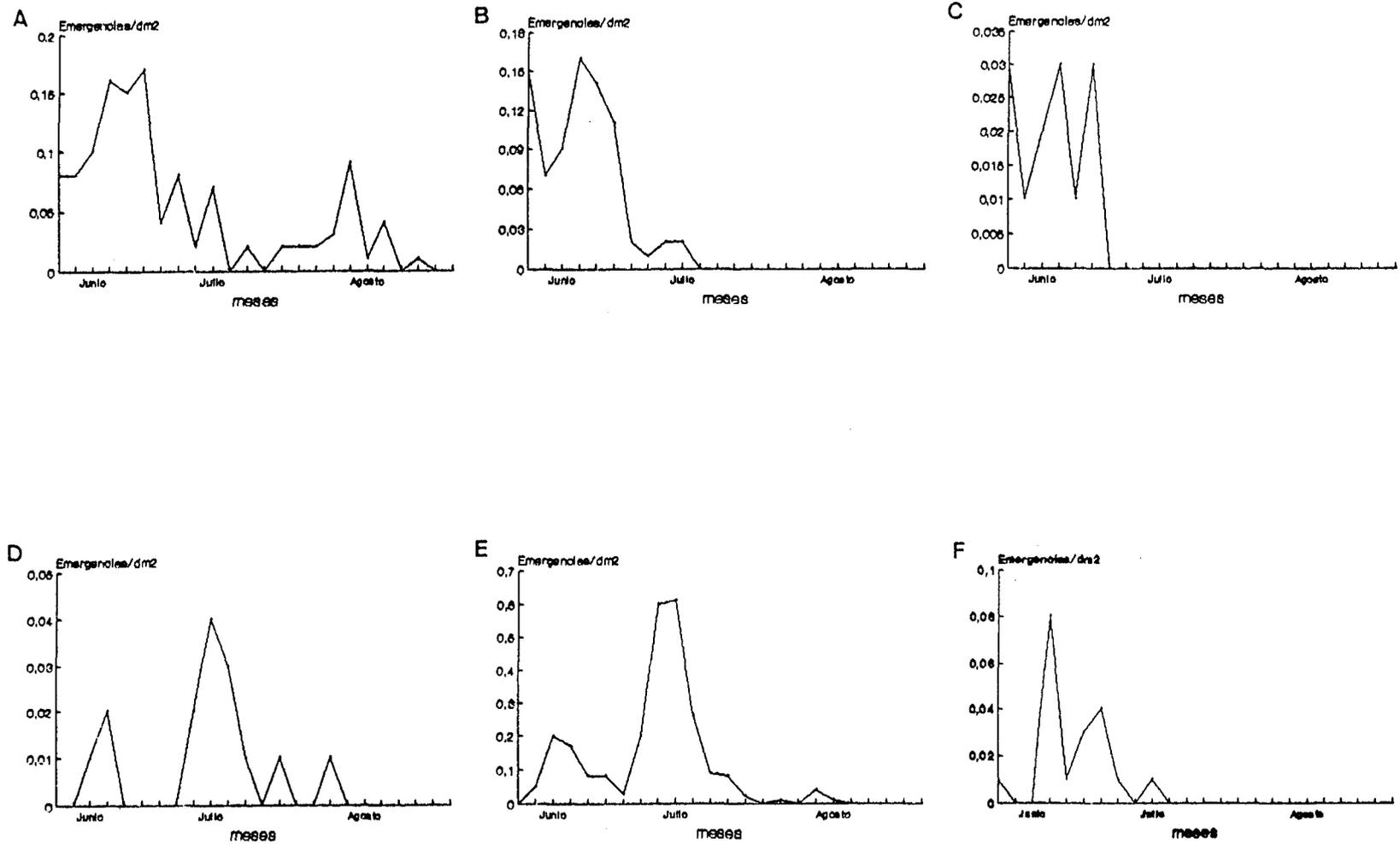


Figura 63. Curva de emergencias de las distintas especies parásitas. A. *C. quadrum*, B. *E. morio*, C. *E. aloisifilipoi*, D. *C. eccoptogastri*, E. *D. protuberans*, F. *C. filiformis*.

5.2.2. Parasitización.

El papel de los himenópteros parasitoides en la disminución de la población de *H. varius* es importante ya que supone un 26.5 % de parasitización (tabla 20). Este nivel de parasitización es algo superior al observado en *P. scarabaeoides* por RUSSO (1938) y GONZALEZ (1990) quienes indicaron un porcentaje de parasitización del 20 % y del 20.6 % respectivamente. *C. quadrum* y *D. protuberans* han supuesto para *H. varius* el 21.3 % de parasitización.

ESPECIES	NUMERO	% PARASITIZACION
<i>C. quadrum</i>	530	10.7 %
<i>D. protuberans.</i>	524	10.6 %
<i>E. morio</i>	194	3.9 %
<i>E. eccoptogastri.</i>	26	0.5 %
<i>E. aloisifilippoi.</i>	19	0.4 %
<i>C. filiformis</i>	18	0.4 %
TOTAL	1311	26.5 %

Tabla 20. Porcentajes de parasitización sobre *H. varius* de cada especie parásita.

6. DINAMICA DE POBLACIONES DE *H. VARIUS* Y SUS PARASITOIDES

6.1. Mortalidad de las fases de desarrollo.

La mortalidad de las larvas (tabla 21) fue alta comparada con la de los huevos y pupas. La variación de la mortalidad fue particularmente elevada en la fase de pupa (C.V. = 102.1). Sólo el 10% de los huevos iniciales sobreviven al estadio de adulto, produciéndose una media de emergencias de 17 adultos/dm². La media de parasitoides emergidos fue de 5 parasitoides/dm².

Estadio	% mortalidad	C.V.
Huevo	42.0	25.1
Larva	77.8	6.8
Pupa	23.4	102.1
Total mortalidad:	90.2	

Tabla 21. Mortalidad de cada fase.

6.2. Influencia de la densidad sobre la mortalidad.

La densidad de huevos por galería materna no tiene ningún efecto sobre la mortalidad de huevos, larvas y pupas como era de esperar si se considera la disposición de éstos en las galerías.

Hay evidencias, sin embargo, de que la densidad de las galerías maternas influye en la supervivencia de la progenie. Cuando la densidad

de las galerías maternas es alta, una menor proporción de larvas sobrevive al estado de pupa (Fig. 62) no produciéndose un efecto similar de mortalidad, dependiente de la densidad de las galerías maternas, sobre la supervivencia de los huevos o de las pupas (tabla 22).

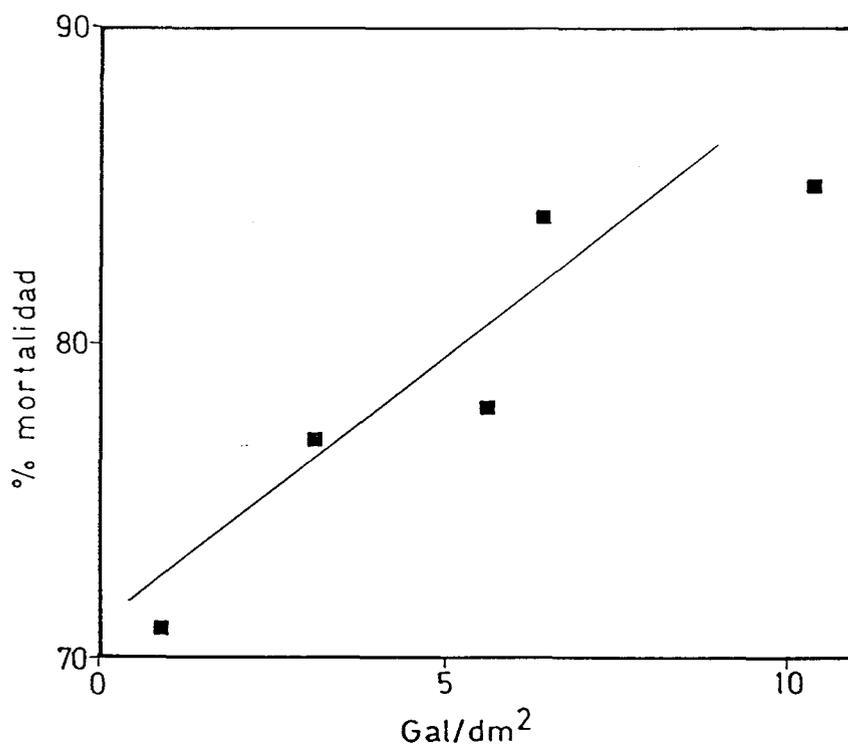


Figura 62. Relación entre la mortalidad larvaria y la densidad de galerías maternas ($y = 1.47 x + 71.22$, $R^2 = 0.84$, $p < 0.001$).

	Ecuación de regresión	R^2	p
huevos/gal. materna (D)			
huevos	$M = 51.51 - 0.23 D$	0.06	>0.05
larvas	$M = 80.40 - 0.01 D$	0.0002	>0.05
pupa	$M = 30.12 - 0.06 D$	0.11	>0.05
gal. materna/dm ² (G)			
huevos	$M = 54.11 - 2.02 G$	0.31	>0.05
pupas	$M = 55.22 - 6.01 G$	0.64	>0.05

Tabla 22. Relación de las distintas fases de desarrollo respecto a la densidad de huevos y respecto a la densidad de galerías maternas.

6.3. Modelo poblacional.

Con motivo de analizar los efectos relativos de las diferentes mortalidades de los estadios (particularmente el efecto de la mortalidad larvaria dependiente de la densidad) sobre la dinámica poblacional del escolítido, es posible construir un modelo poblacional con la información disponible.

En primer lugar se definieron las siguiente variables:

$$E_{t+1} = f (N_t)$$

$$L_{t+1} = f (E_{t+1})$$

$$C_{t+1} = f (L_{t+1})$$

$$A_{t+1} = f (C_{t+1})$$

donde E_t es número de huevos/dm² en el tiempo t, N_t es el número de hembras/dm² (= número de galerías/dm²), L_t es el número de larvas/dm² y C_t es el número de pupas/dm². Dado que la fecundidad media de las hembras es de 35.7 huevos, se puede a partir de la información de la tabla 21 y la figura 62 definir las siguientes funciones:

$$E_{t+1} = 35.7 N_t \dots\dots\dots(1)$$

$$L_{t+1} = 0.58 E_{t+1} \dots\dots\dots(2)$$

$$C_{t+1} = (1 - \delta) L_{t+1} \dots\dots\dots(3)$$

$$A_{t+1} = 0.77 C_{t+1} \dots\dots\dots(4)$$

donde

$$\delta = \text{proporcional mortalidad larvaria} = (\beta N + 71.22)/100 \dots\dots(5)$$

para $N > 1$ y $\beta = 1.47$, siendo β el coeficiente de densidad de dependencia que actúa sobre la mortalidad larvaria (Fig. 62).

Finalmente, considerando la razón sexual = 1:1:

$$N_{t+1} = 0.5 A_{t+1} \dots \dots \dots (6)$$

Por tanto, reemplazando el valor de N_t por N_{t+1} en (1), los cambios numéricos en la segunda y subsiguientes generaciones pueden ser encontradas por reiteración. El modelo asume una insignificante mortalidad de adultos entre las emergencias durante el verano y la reproducción en la primavera siguiente, esto es, durante el periodo de invernación en los árboles vivos. Esta presunción es consistente con las observaciones de campo. La importancia de alguna inexactitud en su medida puede ser chequeada en el modelo usando un análisis sensitivo.

El modelo sería el siguiente:

```
10 INPUT "FEMALES=", N
20 E = N * 35.7
30 L = E * 0.58
35 Z = (1.47 * N) + 71.22
37 IF Z>100 THEN Z = 100
40 P = L * (1-Z/100)
50 A = P * 0.766
60 N = A/2
70 PRINT "NO FEMALES="; N
80 GOTO 20
90 END
```

Las simulación inicial llevada sobre veinte generaciones reveló que

la población se estabiliza, con independencia del número de hembras iniciales, en un equilibrio de 11 hembras/dm² (= 22 adultos/dm²) (Fig. 63), el cual es próximo a la densidad de adultos emergidos observados de 17.7 emerg./dm².

Los análisis realizados para probar la sensibilidad del modelo cambiando los valores de los parámetros, muestran que un incremento en el coeficiente de densidad dependiente disminuye el nivel de equilibrio, pero no afecta la estabilidad, aunque si éste es nulo (por tanto, $\delta = 0.712$) se produce una población que se incrementa indefinidamente (Fig. 64). El grado de mortalidad pupal independiente de la densidad, tiene un efecto similar sobre el nivel de equilibrio (Fig. 65).

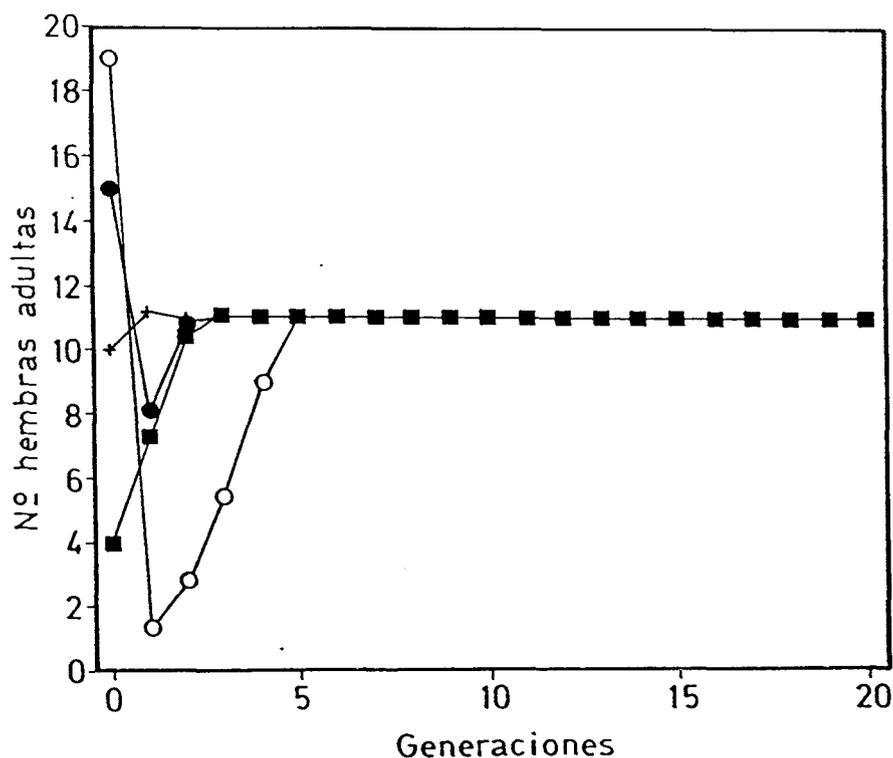


Figura 63. Número de hembras/dm² emergentes estimadas por el modelo sobre veinte generaciones con densidad inicial de 4 (■), 10 (+), 15 (●) y 19 (○) hembras/dm².

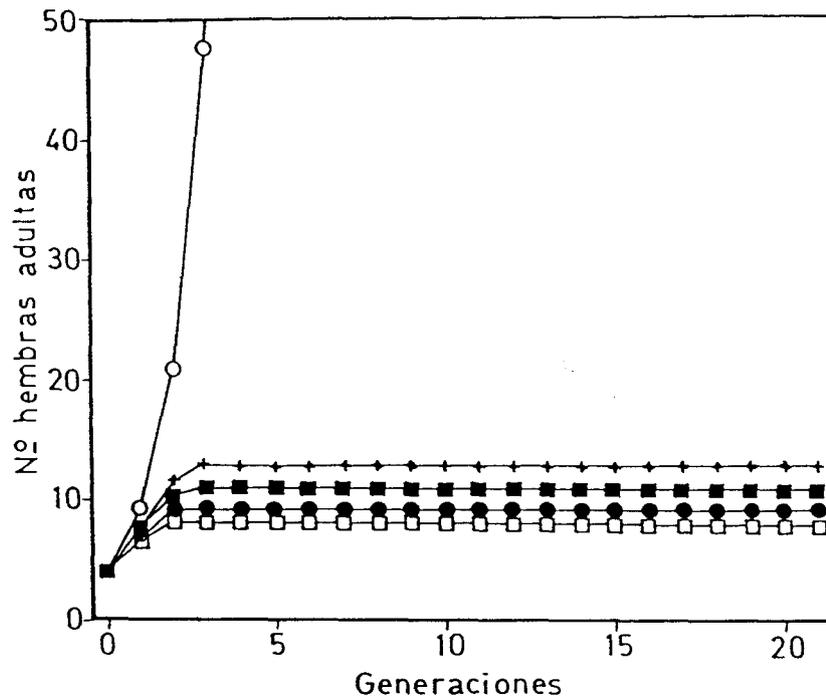


Figura 64. Número de hembras/dm² emergentes estimadas por el modelo sobre veinte generaciones con valores de β iguales a 0 (O), 1.25 (+), 1.47 (■), 1.75 (●) y 2 (□).

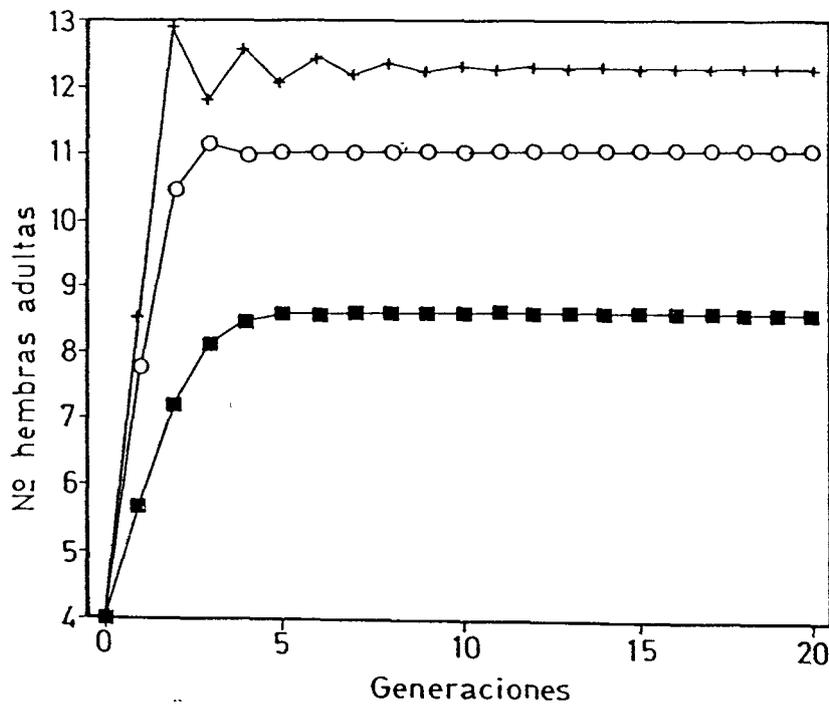


Figura 65. Número de hembras/dm² emergidas estimadas por el modelo sobre veinte generaciones con valores de mortalidad de las pupas de 10 % (+), 24 % (O) y 40 % (■).

Por otro lado, los cambios en la supervivencia de los huevos, también independiente de la densidad, producen diferencias en la dinámica poblacional afectando a la estabilidad y al valor de equilibrio introduciendo fluctuaciones poblacionales, que se incrementan en amplitud conforme la mortalidad de los huevos disminuye (Fig. 66).

Por último, el modelo es relativamente insensible a variaciones de entre 0 % y 20 % en la mortalidad de los adultos invernantes en los olivos (Fig. 67). Por tanto, nuestra presunción de baja mortalidad de los adultos invernantes, basados sobre observaciones en campo, es improbable que sea una seria restricción en la exactitud del modelo o de las conclusiones derivadas a partir de él.

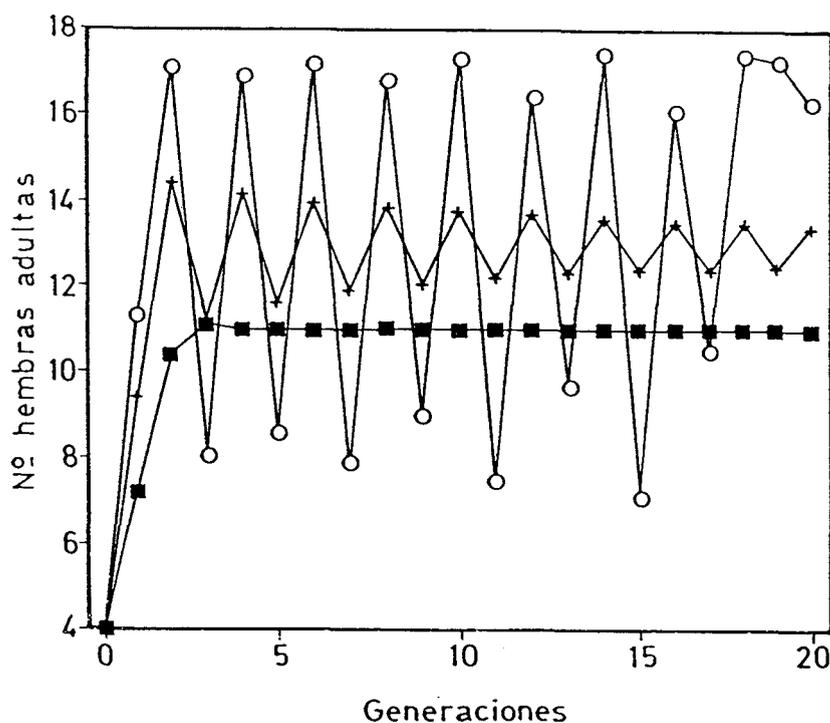


Figura 66. Número de hembras/dm² emergentes estimadas por el modelo sobre veinte generaciones con valores de la mortalidad de los huevos de 5 % (○), 25 % (+) y 48 % (■).

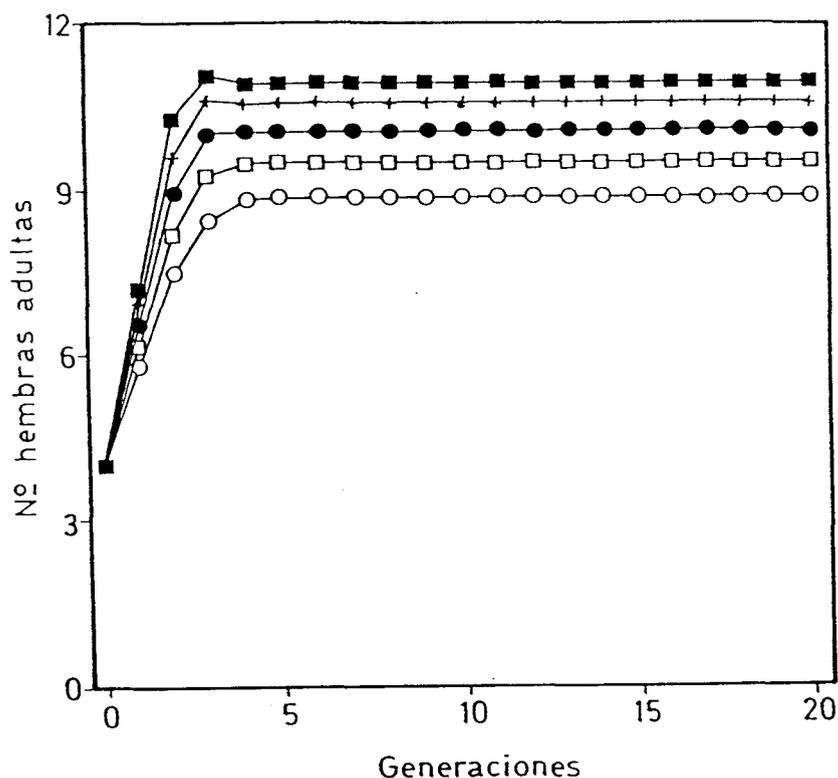


Figura 67. Número de hembras/dm² emergentes estimadas por el modelo sobre veinte generaciones con valores de la mortalidad de los invernantes de 1 % (●), 5 % (+), 10 % (●), 15 % (□) y 20 % (○).

La mortalidad larvaria dependiente de la densidad de las galerías maternas tiene una importante influencia reguladora sobre las poblaciones de *H. varius*, estando envuelta en ésta dos factores principalmente: la competencia y el parasitismo. Ambos factores van a ser separados en orden a determinar sus relativas contribuciones.

6.4. Aislando la competencia larvaria del parasitismo.

La figura 68 muestra el porcentaje de mortalidad debida al parasitismo y a la competencia en relación a la densidad larvaria (número de gal./dm² de superficie de leñas), calculado a partir de los datos de la tabla 23. Se puede observar que el parasitismo sigue una

relación inversamente dependiente de la densidad ($y = 56.23 - 57.40 \log x$; $r = 0.932$) mientras que la competencia se incrementa linealmente a densidades de 2 a 10 gal./dm² ($y = 1.44 x + 69.55$; $r = 0.969$). La interacciones competitivas suceden a densidades mayores de 1 gal/dm² elevandose la mortalidad desde el 12 % (1 gal/dm²) hasta el 86 % (10 gal/dm²).

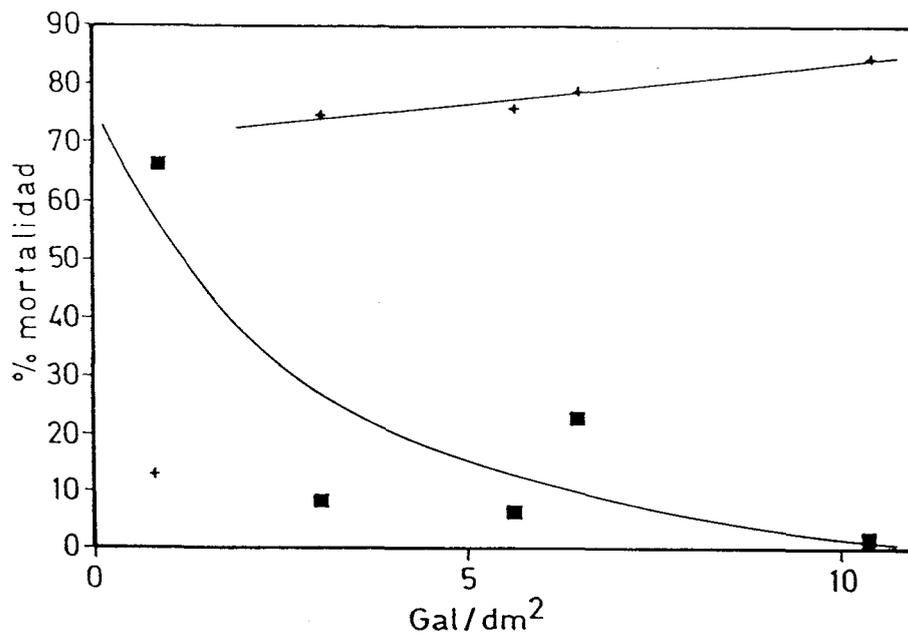


Figura 68. Relación entre la densidad de galerías maternas y la mortalidad larvaria debida a la competencia (+) y al parasitismo (■). Competencia: $y = 1.44 x + 69.55$, $R^2 = 0.94$, $p < 0.001$; parasitismo: $y = 56.23 - 57.4 \log x$, $R^2 = 0.87$, $p < 0.05$.

Densidad (gal/dm ²)	Número original de larvas	Número de larvas parasitizadas	Número de larvas no parasitizadas muertas
0.94	69	46	3
3.12	309	26	213
5.60	345	23	245
6.40	261	60	159
10.40	366	8	303

Tabla 23. Número de larvas muertas debidas al parasitismo y a la competencia.

6.5. Efecto de la competición sobre la dinámica poblacional.

De acuerdo con las relaciones obtenidas se puede pensar que la regulación de la población de los escolítidos está mediada por la competición entre larvas más que por los efectos del parasitismo. Para determinar el impacto de la competición sólomente (es decir, en ausencia de parasitismo) se ha usado una modificación del modelo, en el cual, toda la mortalidad larvaria (debida a la competición y al parasitismo) está descrita por la ecuación:

$$\beta = (1.47N + 71.22)/100$$

Eliminando el parasitismo, el efecto de la competición sólomente viene dado por:

$$\beta = (1.44N + 69.55)/100$$

para $N > 1$, con $\beta = 12$ para valores de $N < 2$. Sustituyendo esta ecuación en el modelo se confirma el potencial regulativo de la competición, estabilizandose la población del barrenillo a 12 - 13 hembras/dm² con independencia de la densidad inicial (Fig. 69).

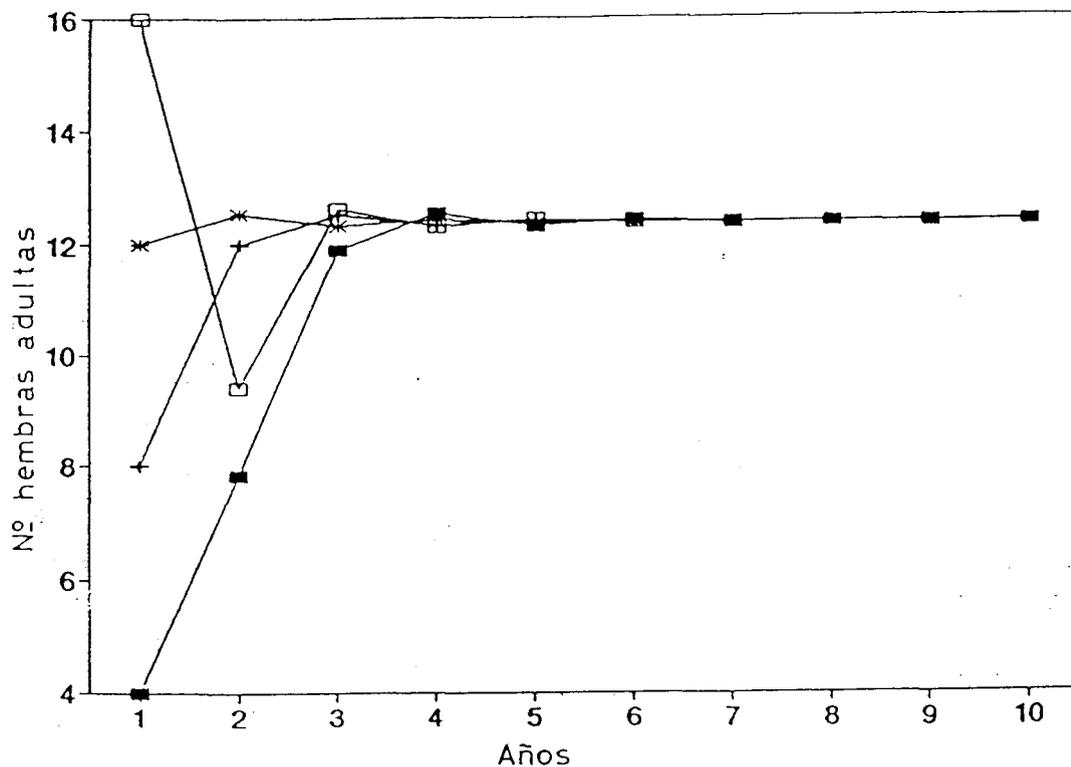


Figura 69. Número de hembras/dm² emergentes estimadas por el modelo sobre veinte años, en ausencia de parasitismo, con densidad inicial de 4 (■), 8 (+), 12 (*) y 16 (□) hembras/dm².

6.6. Modelando los efectos del parasitismo y la competición sobre la dinámica poblacional.

En el estudio de la dinámica de la interacción de *H varius* y sus parasitoides se han asumido dos premisas:

- 1) Los parásitos buscan al azar al huésped.
- 2) Los parásitos exhiben una respuesta de tipo funcional II a la densidad del huésped.

Para modelar esta interacción usamos la ecuación de los parasitos al azar de ROGERS (1972):

$$N_a = N_t \frac{(1 - \exp(-a'TP_t))}{1 + a'T_h N_t}$$

donde N_a es el número de huéspedes atacados, N_t es el número de huéspedes disponibles durante el tiempo t , a' es el coeficiente de ataque instantáneo, T es el tiempo total disponible para la búsqueda, T_h es el tiempo que el parasitoide manipula al huésped (HOLLING, 1959) y P_t es el número de hembras parasitas buscando el tiempo t . En este caso, t es tomada como una generación de los parásitos, T fue obtenida por observación del comportamiento de los parásitos y su valor fue de 250 h. y T_h fue estimada como aproximadamente 1 h. a' es una constante arbitraria que tomó valores entre 0 y 5×10^{-4} .

Por otra parte, también se ha considerado que las larvas parasitizadas no están sujetas a los efectos de la competencia al cesar la construcción de sus galerías larvarias después de ser paralizadas por una hembra parasita antes de la oviposición.

El modelo quedaría de la siguiente manera:

```

5  INPUT "PARASITIDS =", P
6  INPUT "Th =", H
7  INPUT "ADASH =", R
8  INPUT "T =", T
10 INPUT "FEMALES =", N
15 Q = 0: W = 0
20 E = N * 35.70
30 L = E * 0.58
31 Q = Q + 1
32 X = (R * T * P)/(1 + (R * H * L))
33 V = L * (1 - EXP (-X))

```

```

35  Z = (1.44 * N) + 69.55
37  IF Z > 100 THEN Z = 100
38  IF N < 2 THEN Z = 12
40  L = L - V
42  P = V: W = W + P
43  IF Q < 3 THEN 31
45  C = L * (1 - Z/100)
50  A = C * 0.766
60  N = A/2
70  PRINT "FEMALES ="; N
75  PRINT "GEN. 3 PARASITIDS ="; P
80  PRINT "TOTAL PARASITIDS ="; W
90  GOTO 15
100 END

```

siendo P, el número de parasitoides; Adash, a'; Q, el número de parasitoides en una generación; W, el número de parasitoides por año; V, el número de larvas atacadas y Z, la mortalidad larvaria debida a la competencia.

Las simulaciones fueron llevadas sobre un amplio rango de valores en orden a determinar las regiones estables e inestables. Las interacciones se designaron como estables si las poblaciones de parasitos y huéspedes sobrevivian en un periodo de veinte años.

La figura 70A revela que la interacción escolitidos - parasitoides es inestable en amplias regiones. Generalmente, una interacción estable es sólo posible cuando a' es relativamente baja y T alta o, cuando a' toma un valor medio y T es baja. Más allá de los límites estables los parasitoides se extinguen en veinte generaciones, por incremento de las oscilaciones en número (alta a') o por tener una baja eficiencia de

búsqueda (bajo a' y T).

Las interacciones estables incluyen también fluctuaciones en el número de parasitoides en la mayoría de la región de estabilidad (Fig. 70C). Sólo donde a' y T son relativamente bajas hay una región de estabilidad monotónica, en la cual, los escolítidos y parasitoides consiguen un equilibrio a las densidades poblacionales observadas en el campo (Fig. 70B), sin embargo, esta región está fuera del rango de T . Las variaciones de T_h producen muy pequeñas diferencias en la dinámica de la interacción independientemente del valor de a' o T (Fig. 71).

HASSELL et al. (1985) indican que la dependencia inversa de la densidad puede ser el resultado de una insuficiente agregación del tiempo de búsqueda en las hembras parasitas en parches con alta densidad para compensar una máxima baja razón de ataque entre parches. HASSELL (1984) y CHESSON y MURDOCH (1986) han mostrado que contrariamente a la idea convencional, los modelos espaciales de parasitismo inversamente dependientes de la densidad pueden contribuir a la estabilidad de la población al producir refugios para una parcialidad de los huéspedes. Una indicación del potencial estabilizador de la refugio de huésped puede ser simplemente obtenida protegiendo una proporción de la población de huésped disponible para los parasitoides en el ataque durante cada generación (Fig. 72). Sin embargo, las mejoras futuras del modelo dependerán de un detallado estudio de la distribución de los parasitos entre los parches huésped (por ejemplo, entre galerías). Esto podría conducir a modificaciones en el modelo tales como que los huéspedes y parásitos están distribuidos entre parches con movimientos de parasitoides entre parches. La presente ecuación de búsqueda de los

parasitoides sería entonces incorporada como un componente dentro los parches.

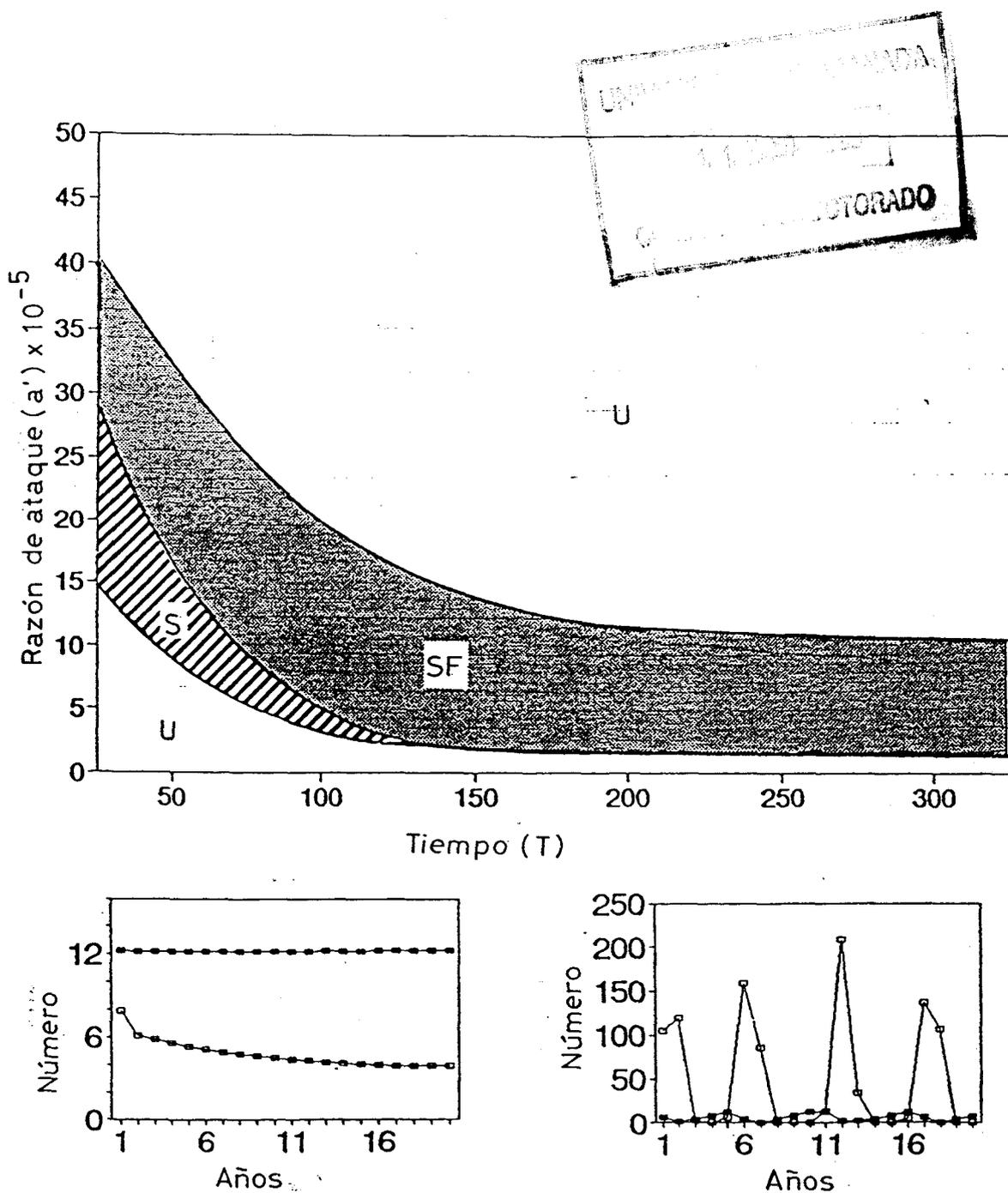


Figura 70. A. Límites de estabilidad de las poblaciones huésped-parásitos estimados por el modelo en relación a diferentes valores de a' y T . U: Región inestable, SF: Región estable en la que los parásitos exhiben amplias fluctuaciones en densidad (ver C), S: Región estable (ver B). *H. varius* (■), parásitos (□).

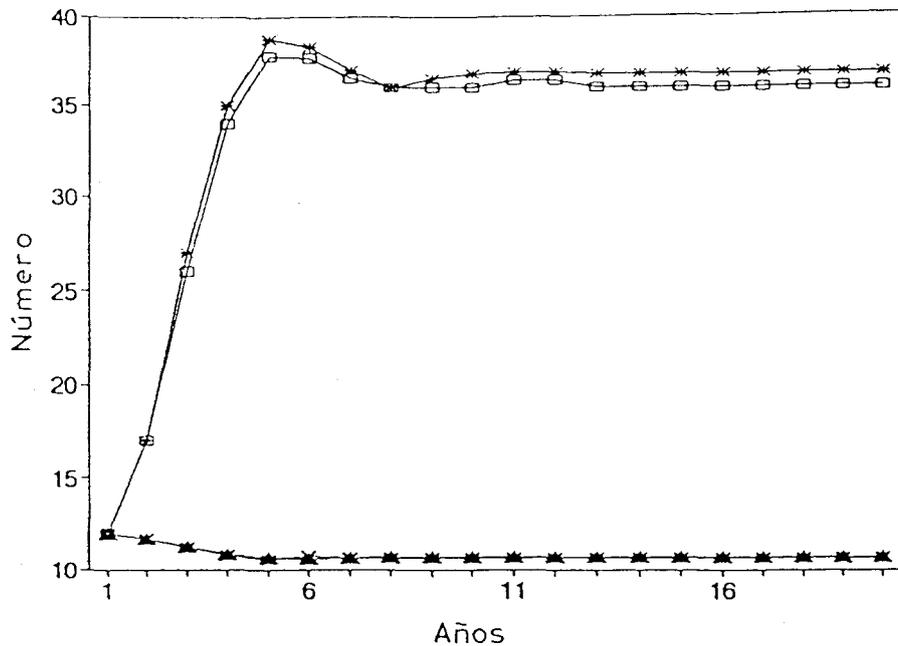


Figura 71. Número de parásitos y hembras de *H. varius* emergidas por dm^2 estimadas por el modelo para $T = 100$, $a' = 5 \times 10^{-5}$ y diferentes valores del tiempo de manipulación (T_h). $T_h = 1$, parásitos (▲), *H. varius* (□). $T_h = 0.5$, parásitos (x), *H. varius* (*).

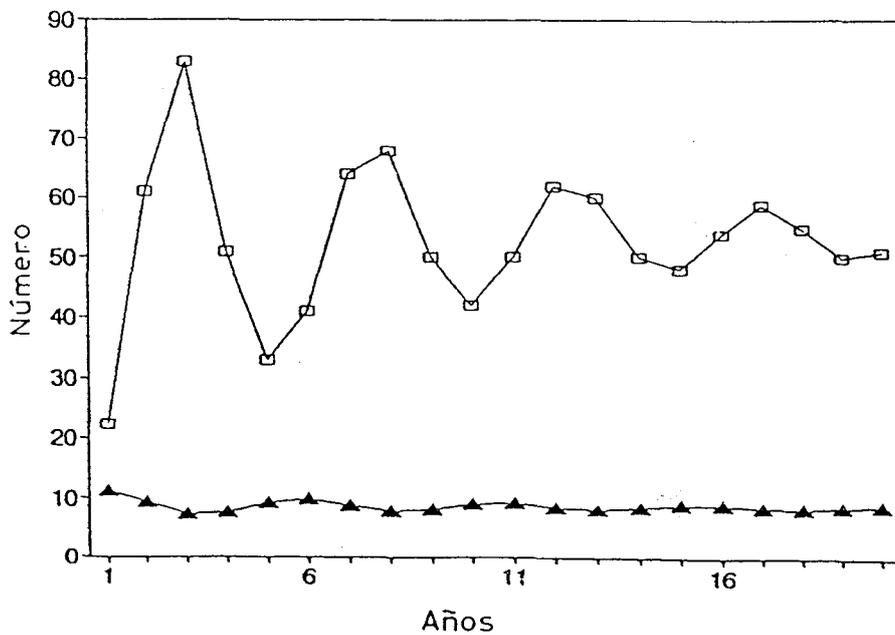


Figura 72. Número de parásitos (▲) y hembras de *H. varius* (□) por dm^2 estimadas por el modelo con un 30% de larvas huéspedes protegidas de parasitismo. Los valores de los parámetros elegidos ($a' = 0.0001$, $T = 100$, $T_h = 1$) corresponden a una interacción con fluctuaciones en la población de los parásitos en ausencia de protección larvaria (ver Fig. 3C).

Por otro lado existe el problema del tratamiento de las especies de parásitos que atacan a *H. varius* como una simple población única. Con la separación de los modelos de cada especie parásita se podría indicar la posibilidad de competencia entre ellas. El superparasitismo podría también tener una importante influencia y MILLS (1991) ha demostrado recientemente el potencial para el desplazamiento competitivo entre los parasitoides de *H. varius*, via cleptoparasitismo y encuentros agresivos entre adultos parasitos.

7. ESTUDIO BIOLÓGICO DE LOS PARASITOIDES DE *H. VARIUS* Y *P. SCARABAEOIDES*

Con motivo de poder poner en práctica un plan de lucha biológica contra *H. varius* y *P. scarabaeoides* se procedió al estudio biológico de los parásitos de ambos escolítidos. Se seleccionaron aquellas especies parásitas comunes más efectivas, es decir, aquellas que producían mayor mortalidad en las poblaciones huéspedes siendo éstas, *Cheiropachus quadrum* y *Dendrosoter protuberans* (tabla 24).

Según GONZALEZ (1990). las especies de mayor impacto sobre *P. scarabaeoides* son *C. quadrum* (11.8 % de parasitización) y *R. maculatus* (7.5 % de parasitización). Esta última ha sido citada una única vez en la bibliografía como especie parásita de *H. varius* (HINTZE-PODUFAL y DRUSCHKE, 1988).

ESPECIES	PARASITIZACION (%)	
	<i>H. varius</i>	<i>P. scarabaeoides</i>
<i>C. quadrum</i>	10.7	6.6
<i>D. protuberans</i>	10.6	8.5
<i>E. morio</i>	3.9	8.8
<i>E. eccoptogastri</i>	0.5	2.4
<i>E. aloisifilipoi</i>	0.4	1.1
<i>C. filiformis</i>	0.4	---
TOTAL	26.5	27.4

Tabla 24. Porcentajes de parasitización observados de cada especie parásita sobre *H. varius* y *P. scarabaeoides*.

7.1. Longevidad y fecundidad de *D. protuberans* y *C. quadrum*.

La longevidad y fecundidad se evaluó por separado para los parásitos desarrollados a partir de *H. varius* (individuos de tamaño grande) y para los desarrollados a partir de *P. scarabaeoides* (individuos de tamaño pequeño).

Se ha observado que aunque si bien, un mayor tamaño implica un aumento en longevidad (MENDEL, 1988) y fecundidad, este aumento no es significativo (tabla 25). En consecuencia, no es necesario criar de forma específica parásitos de gran tamaño, ya que estos no suponen un incremento en la efectividad parásitaria. Esta situación permite, además, usar como huésped a *P. scarabaeoides* cuya cría es más rentable que la de *H. varius*.

	<i>D. protuberans</i>			<i>C. quadrum</i>		
	\bar{x}	s	signif.	\bar{x}	s	signif.
Longevidad						
tamaño grande	28.6	6.5		31.5	8.8	
tamaño pequeño	21.8	4.4	p>0.05	20.0	1.8	p>0.05
Fecundidad						
tamaño grande	41.6	17.6		39.5	14.4	
tamaño pequeño	26.8	5.5	p>0.05	65.0	20.2	p<0.05
Obscuridad						
longevidad	42.5	11.9	p>0.05	43.2	10.8	p<0.05
fecundidad	67.7	17.8	p<0.05	128.2	24.7	p<0.05

Tabla 25. Longevidad y fecundidad de individuos grandes y pequeños de *C. quadrum* y *D. protuberans* y en ausencia de luz.

7.1.1. Curva de oviposición.

La oviposición tiene una duración media de entre veinte y treinta días caracterizándose por la presencia de dos etapas (Fig. 73). La primera etapa se prolonga a los diez-doce primeros días, teniendo lugar en está, el número máximo de oviposiciones (3-6 huevos/día). Durante la segunda etapa, que llega hasta el final, el número de oviposiciones disminuye progresivamente hasta valores de 0.1-0.5 huevos/día.

La media de huevos depuestos por día, considerando todo el periodo, es de 2.4 huevos/día (s: 2.0) para *C. quadrum* y de 1.1 huevos/día (s: 0.8) para *D. protuberans*.

7.1.2. Influencia de la luz.

Cuando los parásitos eran situados en condiciones de obscuridad la longevidad y la fecundidad aumentaban significativamente con excepción de la longevidad de *C. quadrum* (tabla 25).

Por tanto, en condiciones de laboratorio, la luz actúa como un factor negativo para la longevidad y la fecundidad reduciendo a ambas. Esto puede ser debido a que la presencia de luz produce una mayor excitabilidad de los parásitos lo que podría reducir la vida media de éstos. Además, la presencia de luz desplaza a los parásitos desde los troncos hacía la fuente luminosa disminuyendo el tiempo de búsqueda del huesped y el número de oviposiciones.

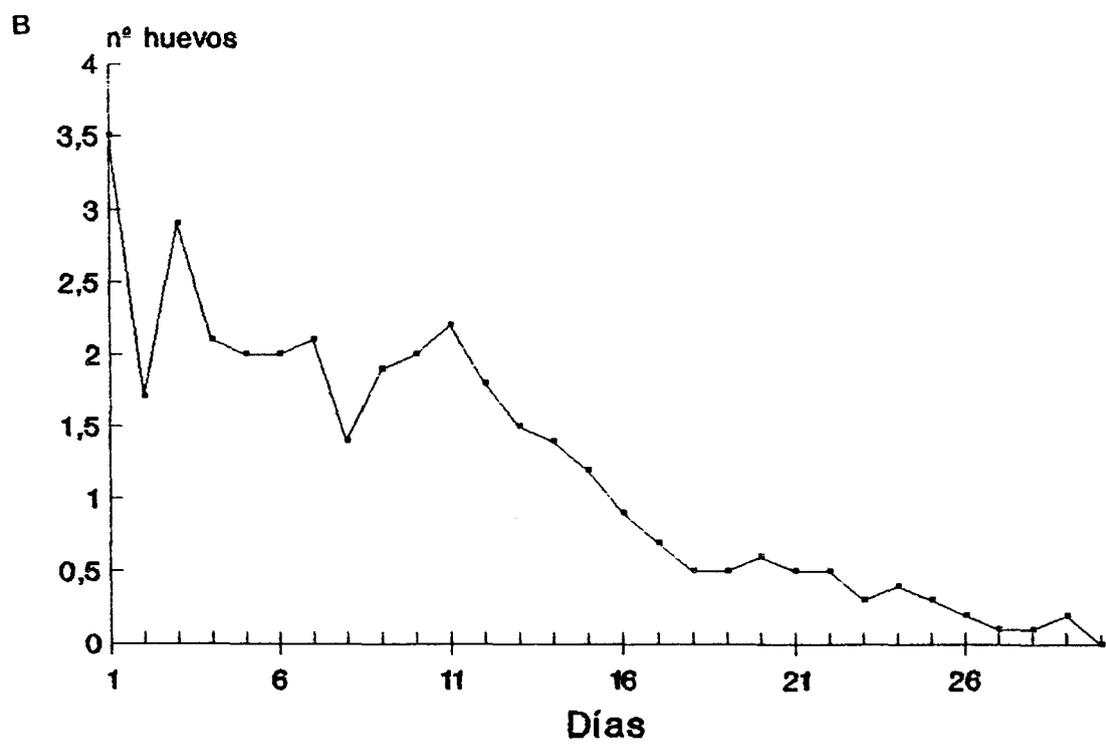
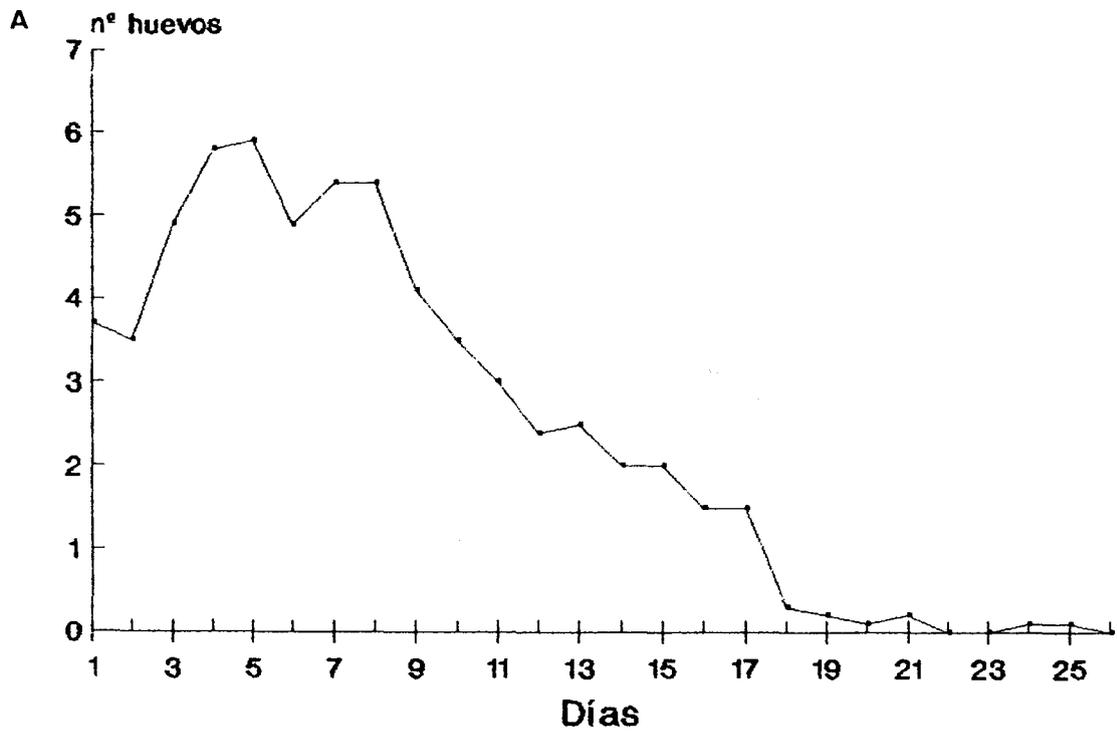


Figura 73. Curva de oviposición. A. *C. quadrum*, B. *D. protuberans*.

Por otro lado, se ha observado que cuando los parásitos abandonan la fuente luminosa y se dirigen hacia los leños buscan las partes inferiores de éstas, más ausentes de luz, para oviponer limitandose la disponibilidad del huésped a estas zonas. Esto supone un incremento de la competencia espacial lo que implicaría una reducción en la fecundidad.

7.2. Preferencia de las fases y estadios de desarrollo.

Se ha podido comprobar que tanto *D. protuberans* como *C. quadrum* parasitan a larvas y pupas huéspedes aunque no muestran una preferencia significativa por una de estas fases en concreto (tabla 26). Dentro de la fase larvaria parasitan igualmente a todos los estadios no mostrando *C. quadrum* predilección alguna. Por el contrario, *D. protuberans* parasitiza preferentemente larvas de tercera y quinta edad (tabla 26). SCHRÖDER (1974) y BEAVER (1966) sugieren que las edades tercera y quinta son las principalmente parasitizadas aunque MENDEL (1986) señala que los parásitos son incapaces de diferenciar entre los tamaños de las larvas y por consiguiente de las edades correspondientes.

7.3. Razón sexual.

El incremento en el número de machos respecto al de hembras ha supuesto un aumento significativo en la fecundidad de las mismas, encontrandose sobre los casos observados, los valores más altos en la proporción doble del número de machos que de hembras (tabla 26).

Este hecho puede ser debido a que las hembras ante la presencia

CONCLUSIONES

1. *H. varius* se comporta en nuestra área geográfica como una especie univoltina, con un ciclo biológico anual caracterizado por cuatro etapas que son, cronológicamente: alimentación I, invernación, alimentación II y reproducción.

2 La reproducción tiene lugar sobre las leñas de poda y está mediada por la acción de feromonas. El resto de las etapas acontece sobre el árbol vivo, siendo la más perjudicial la alimentación. Durante esta etapa se originan unas tumoraciones en el árbol llamadas "rosas corticales del olivo" en las que se produce una disminución de la presión de la savia.

3. *H. varius* se distribuye en el árbol preferentemente sobre la zona norte y sobre el tronco y ramas principales.

En el olivar, la distribución se realiza en función de dos parámetros que son: distancia al foco de infestación (leñera) y dirección del viento.

4. La entomofauna asociada a *H. varius*, constituida fundamentalmente por himenopteros parásitos que causan la muerte a más de la quinta parte de la población del fitófago, permite pensar en la puesta a punto de un control biológico dentro del control integrado.

5. El modelo matemático obtenido sobre la interacción del escolítido y sus parásitos muestra que, en ausencia de parásitos, la población de *H. varius* es estable, desestabilizándose por la acción de

éstos.

6. El estudio biológico de las especies parásitas comunes, más importantes (*C. quadrum* y *D. protuberans*), de *H. varius* y *P. scarabaeoides* han aportado una serie de datos cuyo conocimiento es imprescindible para la configuración de un programa de lucha biológica contra ambos escolítidos.

BIBLIOGRAFIA

ACERBO, G., 1937. La marcia storica dell'olivo del Mediterraneo. Atti della Società per il Progresso delle Scienze. Rium XXV. Vol.I.

ALCARAZ, F., 1987. La vegetación de España. Colección Abierta, 3. Univ. de Alcala de Henares, 544 pp.

ALMEIDA, F.J., 1963. Acerca del melhoramiento da oliveira. Bol. da Junta Nacional do Azeite. Lisboa. 20 pp.

— 1965. As castas de oliveira produtoras de azeituna de mesa e a respective zonagem. Bol. da Junta Nacional do Azeite, 71: 38 pp.

ANDERBRANT, O., 1990. Gallery construction and oviposition of the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) at different breeding densities. Ecol. Entom., 15: 1-8.

ARAMBOURG, Y., 1975. Insectes nuisibles à l'olivier. II Sem. Oleicola Internacional, Córdoba.

AZZI, G., 1938. La metereología práctica, 1, 38 pp.

BALACHOWSKY, A., 1949. Faune de France, Coléoptères Scolytides, 50. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris: 315 pp.

BARBEY, A., 1901. Les scolytides d'Europe centrale. Doin Edit., Paris, I: 121 pp.

— 1925. Traité d'entomologie forestière. Berger-Levrault Edit.,

París.

BARRANCO, D. y RALLO, L., 1984. Las variedades del olivo cultivadas en Andalucía. Instituto de Estudios Agrarios, Pesqueros y Alimentarios. 384 pp.

BEAVER, R.A., 1966. The development and expression of population tables for the bark beetle *Scolytus scolytus* (F.). J. Anim. Ecol., 35: 27-41.

BEDEL, L., 1888. Fauna des coléoptères du Bassin de la Seine. Ann. Soc. Ent. France (hors serie), VI.

BERRYMAN, A. and PIENAAR, L.V., 1972. Simulation of intraspecific competition and survival of *Scolytus ventralis* Broods (Coleoptera: Scolytidae). Environmental Entomology, 2 (3): 447-459.

BORDEN, J.H., 1974. Aggregation pheromones in the *Scolytidae*. M. C. Birch, ed., 8: 135-160.

CADE, W., 1975. Acoustically orienting parasitoids: fly phonotaxis to cricket song. Science, 190: 1312-1313.

CANDOLLE, A. de, 1883. Origine des plantes cultivées. París.

CANNON, W.N., 1985. Gallery construction and oviposition of *Scolytus multistriatus* (Coleoptera: Scolytidae) in relation to temperature and adult density. Environ. Entom., 14: 641-643.

CHAMBERLIN, W.J., 1939. The bark and timber beetles of N. America and N. Mexico. Taxonomy, biology and control of 575 species belonging to 72 genus of super-family Scolytoidea. Oreg. Sc. Coop. Ass.: 513 p.

CHAPMAN, R.F., 1958. Notes on the biologie of *Hylesinus fraxini* (PZ) (Col: Scolytidae). Entom. Mon. Mag., 94 (1134): 245-247.

CHAPMAN, T.A., 1869. Note on the habits of *Phloeophthorus rhododactylus* and *Hylastes obscurus*. Ent. M. Mag., VI: 6-8.

CHARARAS, C., 1958. Observations sur la biologie de *Leperisinus fraxini* Panz. (Col. Scolytidae). Revue de Pat. Veg. et Ent. Agr. de France, XXXVII (3): 199-216.

—, 1960. L'attractivite exercee par *Fraxinus excelsior* L. a l'egard de *Leperisinus fraxini* Panz. (Coleoptera: Scolytidae) et les modifications physiologiques de la plante-hote. Comptes rendues des seances de L'Academie des Sciences, 250: 3872-3874.

—, 1979. Ecophysiologie des insectes parasites des forêts. Editado por el autor, París, 297 pp.

—, 1987. Sélection de la plante-hôte par les Scolytidae et mecanismes d'installation des insectes (attraction primaire et attraction secondaire). Bull. Soc. Ent. Fr., 91 (5-6): 137-162.

CHESSON, P.L. & MURDOCH, W.W., 1986. Aggregation of risk: relationships among host-parasitoid models. Am. Nat., 127: 696-715.

CHEWYREUV, L., 1905. L'énigme des Scolytiens. Liessnoï Journal.

CIFERRI, R., 1942. Recenti progressi degli studi botanico agrari sull'olivo. Convegno di Studi Olivicoli (15-17 maggio 1942) XX, 51 pp. Firenze.

CORTES, J.A.; ORTEGA, D.; HERNANDEZ, L.; JIMENEZ, M. y PEREZ, C.; 1987. Ensayo de comparación de eficacia con tres productos contra el barrenillo en leñeras. Consejería de Agricultura y Pesca de la Junta de Andalucía: 2 pp.

COSTANTINO, G., 1937. Il foratore delle gemme o "Scaravagghieddu" del pistacchio (*Chaetoptelius vestitus*). R. Stat. Sperim. di Frutticol. e di Agrumicolt. Acireale, 65: 1-14.

DAHLSTEN, D.L., 1982. Relationships between bark beetle and their natural enemies. Univ. of Texas Press, Austin, 5: 140-182.

DE ANDRES, F., 1991. Enfermedades y plagas del olivo. Riquelme y Vargas Ediciones, S.L. Jaén. 646 pp.

DE CANDOLLE, A., 1883. Origine des plantes cultivées. París.

DE JONG, M.C.M. and SAARENMAA, H., 1985. A mechanistic simulation model for the movement and competition of bark beetle larvae (Coleoptera: Scolytidae). Ecol. Modelling, 27: 109-138

— and GRIJPMA, P., 1986. Competition between larvae of *Ips*

typographus. Ent. Exp. Appl., 41: 121-133.

DEL GUERCIO, G., 1931. I punteruoli piu importanti dell olivo. Redia, XIX: 1-74.

DELLA BEFFA, G., 1949. Gli Insetti dannosi all'agricoltura e i moderni metodi e mezzi di lotta. Editore Ulrico Hoepla Milano: 751-754.

DOMINGUEZ GARCIA-TEJERO, F., 1953. Escolítidos españoles de interés agrícola. Boletín de Patología Vegetal y Entomología Agrícola, 20: 211-279.

EICHHOFF, W., 1881. Die europäischen borkenkäfer. J. Springer edit., Berlín, 1: 305 pp.

ESCHERICH, K., 1923. Die forstinsekten mitteleuropas. Paul Parey Edit., II.

FRANCKE, W.; HINDORF, G. & REITH, W., 1979. Alkyl 1,6-dioxaspiro (4,5)-decanes. A new class of pheromones. Naturwissenschaften, 66: 618-619.

FUCHS, G., 1915. Die naturgeschichte der nematoden und einiger anderen Parasiten. 1. Des *Ips typographus* L. 2. Des *Hylobius abietis* L. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Geogr. und Biol., 38, p.222.

GARCIA CAMERO, J., 1989. Restauración de zonas y ecosistemas en degradación. Hojas divulgadoras, 13/89 HD. Ministerio de Agricultura,

Pesca y Alimentación. 24 pp.

GARCIA FERNANDEZ, 1965. Cartilla de poda del olivo. Ediciones Agrocienza, Zaragoza. 47 pp.

GARCIA TEJERO, F.D., 1953. Escolítidos españoles de interés agrícola. Boletín de Patología Vegetal y Entomología Agrícola, 20: 211-279.

GOIDANICH, A. y GOIDANICH, G., 1935. Le *Scolytus sulcifrons* Rey. nella diffusione del Pirenomicete *Ceratostomella (Graphium) ulmi* buis. nell'Emilia. Boll. Lab. Ent. Bologna, 7: 145-163.

GOIDANICH, G., 1938. I rapporti fitopatologici dei Coleotteri Scolitidi *Scolytus rugulosus*. Bull. Inst. Ent. de R. Univ. Bologna.

GONZALEZ, R., 1990. Estudio bio-ecológico de *Phloeotribus scarabaeoides* (Bernard, 1788) (Coleoptera: Scolytidae) en la provincia de Granada. Tesis Doctoral Universidad de Granada: 450 pp.

GUERCIO, G. del, 1931. I punteruoli piu importanti dell olivo. Redia, XIX: 1-74.

GUERRERO, A., 1981. Nueva olivicultura, 2ª edición. Mundi-Prensa, Madrid.

HASSELL, M.P., 1984. Parasitism in patchy environments: inverse density-dependent parasitism can be stabilizing. IMA J. Math. Appl. Med.

Biol., 1: 123-133.

— M.P.; LESSELLS, C.M.; McGAVIN, G.C., 1985. Inverse density dependent parasitism in a patchy environment: a laboratory system. Ecol. Ent., 10: 393-402.

HENSCHEL, G., 1880. Die rindenrose der esche und *Hylesinus fraxini*. Zeit. F. Gesamte Forstwesen, VI: 514-516.

HINTZE-PODUFAL, C. y DRUSCHKE, A., 1988. Investigations on the population density and parasitism of the small variegated ash bark beetle *Leperisinus varius*. Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft, 61 (3-4): 241-245.

HOFFMANN, A., 1935. Les *Scolytus* du département de Seine-et-Oise. C.R. 12^e Conf. Soc. Sav. de Seine-et-Oise, Versailles: 82.

HOLLING, C.S., 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. Can. Ent., 91: 385-398.

HOPKINS, A.D., 1915. Contributions toward a monograph of the Scolytid beetles. II. Preliminary classification of the superfamily Scolytoidea. U. S. Dpt. Agric. Techn. Serv., 17.

KELLER, C., 1882. Ein abnormer frass von *Hylesinus fraxini* F. Schweiz. Zeit. F. Forst: 25-26.

— 1916. Beobachtungen über die abnorm frühes bruten des

eschenbastkäfer (II. *fraxini*). Schweiz. Zeit. F. Forst: 104-148.

KREBS, C.J., 1985. Ecología. Ed. Pirámide, Madrid. 782 pp.

LEBERRE, J.R., 1965. Quelques considerations d'ordre ecologique et physiologique sur la diapause du Doryphore *Leptinotarsa decemlineata* Say. C. R. Soc. Biol., 159 (2): 3131-3135.

LEMPERIERE, G. and MALPHETTES, C., 1983. Observations sur l'ecologie de deux coleopteres ravageurs du frene. R.F.F., 35(4): 283-288.

LOPEZ GONZALEZ, G., 1982. Guía de los árboles y arbustos de la península Ibérica. Ed. Incafo, Madrid.

LOUSSERT, R., 1980. El olivo. Mundi-Prensa. Madrid.

MENDEL, Z., 1986. Hymenopterous parasitoids of bark beetles (Scolytidae) in Israel: Relationships between host and parasitoid size, and sex ratio. Entomophaga, 31 (2): 127-139.

— 1988. Effect of food, temperature and breeding conditions on the life span of adults of three cohabitating bark beetle (Scolytidae) parasitoids (Hymenoptera). Environ. Entomol., 17: 293-298.

MILLS, N.J., 1991. Searching strategies and attack rates of parasitoids of the ash bark-beetle (*Leperisinus varius*) and its relevance to biological control. Ecol. Ent., 16: 461-470.

NIETO NAFRIA, J. M. y MIER DURANTE, M. P., 1985. Tratado de entomología. Ed. Omega, Barcelona. 599 pp.

NUSSLIN, O., 1911. Phylogenie und system des borkenkäfer. Naturw. Zeit. f. Forst. un Landw.: 1-372.

— 1912a. Id. Zeit. f. Wissenschaft. Insektenbiol, VII y VIII: 19-205.

— 1912b. Zur phylogenie und systematik der einheimischen Hylesinen. Die gattungen. Naturw. Zeit. Landw, X: 267-290.

— 1912c. Studien über die natürliche systematik der borkenkäfer. Ent. Blätter: 99.

OESTER, P.T. et all, 1978. Complex male premating stridulation of the bark beetle *Hylurgops rugipennis* (Mann.). Coleopt. Bull., 32: 93-98.

PAULIAN, R., 1988. Biologie des coleopteres. Editions Lechevalier, París. 719 pp.

PEDROSA-MACEDO, J.H., 1979. Zur bionomie, okologie und ethologie des eschenbastkäfers *Leperisinus varius* F. (Col. Scolytidae). Z. Ang. Ent., 88: 188-204.

PEÑA, A; KELLY, D.R.; SZAUMAN-SZUMSKI, C. y CAMPOS, M.; 1992. Optimization of bioassay conditions for the olive bark beetle *Phloeotribus scarabaeoides*. Entomol. exp. appl. 63: 81-86.

PEREZ PUJALTE, A. y PRIETO, P., 1980. Mapas de suelos y vegetación de la provincia de Granada. C.S.I.C., Granada, 125 pp.

PEYERIMHOFF, P., 1919. Notes sur la biologie de quelques coléoptères phytophages du Nord africain. Ann. Soc. Ent. Fr., III: 169-258.

RATZEBURG, J.T.C., 1837. Die forstinsekten. Vol. I. Berlín.

REITTER, E., 1913. Bestimmungstabelle der borkenkäfer (Scolytidae) aus Europa und dem angrenzenden Ländern. Verh. Naturf. Vereins. Brünn., 33: 97.

ROGERS, D.J., 1972. Random search and insect population models. J. Anim. Ecol., 41: 369-383.

RUDINSKY, J.A., 1962. Ecology of Scolytidae. A. Rev. Ent. 7: 327-349.

— et all, 1978. Gallery initiation and male stridulation of the polygamous spruce bark beetle *Polygraphus rufipennis*. Ann. Entomol. Soc. Am., 71: 317-321.

— and MICHAEL, R.R., 1972. Sound production in Scolytidae: chemostimulus of sonic signals by the Douglas-fir beetle. Science (Wash. D.C.), 175: 1386-1390.

— and J.A. & VALLO, V., 1979. The ash bark beetle *Leperisinus*

fraxini and *Hylesinus oleiperda*: stridulatory organs, acoustic signals, and pheromone production. Z. Ang. Ent., 87: 417-429.

RUSSO, G., 1931. Contributo alla conoscenza degli scolytidi. III. Ilesinini dell'olivo. Bull. R. Lab. Ent. Agr. Portici: 88-114.

— 1937. Contributo alla conoscenza dei coleotteri scolitidi *Phloeotribus scarabaeoides* Bern. P.I. Morfologia, anatomia e istologia. Bull. R. Lab. Ent. Agr. Portici, I: 1-260.

— 1938. Contributo alla conoscenza dei coleotteri scolitidi *Phloeotribus scarabaeoides* Bern. P.II. Biographia, simbioti, danni et lotta. Bull. R. Lab. Ent. Agr. Portici, II: 3-419.

— 1966. Ilesino grigio-bruno dell'ollivo. *Leperisinus fraxini* (Panz.). Syn. *Hylesinus fraxini* Panz. Bolletino dei Laboratorio di Entomologia Agraria "F. Silvestri", 2 pp.

SAARENMAA, H., 1983. Modelling the spatial pattern and intraspecific competition in *Tomicus piniperda* (Coleoptera: Scolytidae). Commun. Inst. For. Fenn., 118: 1-40.

SANCHEZ-RAYA, A. J., 1981. Interrelations in ethylene evolvement from fruits and leaves. Fruit Science Reports, VIII (2): 97-100.

SAFRANYIK, L., 1988. The population biology of the spruce beetle in Western Canada and implications for management in integrated control of scolytid bark beetles. Ed. M.C. Holliman, Virginia USA. 3-23.

SCHEDL, K.E., 1939. Die einteilung und geographische verbreitung der Platypodidae. VII Int. Kongress f. Ent.: 227.

SCHEIDTER, F., 1916. Borkenkäfer an eschen. Mitt. Dendr. Ges., 25: 214-217.

SCHIMITSCHEK, E., 1955. Die bestimmung von insektenschäden im Walde. Parey, Hamburg und Berlin: 196 pp.

SCHMITZ, R.F. and RUDINSKY, J.A., 1968. Effect of competition on survival in western Oregon of the Douglas fir-beetle *Dendroctonus pseudotsugae* Hopkins (Coleoptera: Scolytidae). Res. Pap. 8, Forestry Research Laboratory, Oregon State University, Corvallis, OR. 42 pp.

SCHONHERR, J., 1977. Importance of visual stimuli in the host selection behaviour of the bark beetles *Dendroctonus ponderosae* and *Ips montanus*. Comportement des insectes et milieu trophique, Colloque du C.N.R.S. 265: 187-193.

SCHRÖDER, D., 1974. Untersuchungen über die aussichten einer biologischen bekämpfung von scolytiden an ulmen als mittel zur einschränkung des ulmensterbens. Z. Ang. Ent., 76 (2): 150-159.

SCHWENKE, W., 1974. Die forstschädlinge europas. Band 2: Käfer. Parey, Hamburg und Berlin: 196 pp.

SIMMEL, R., 1914. Zur biologie des *Hylesinus fraxini*. Ent. Blätt.: 156.

SPESSIVTSEFF, P., 1931. Déterminations des scolytides de la partie européenne de l'U.R.S.S. (non compris le Caucase et le Crimée). Publ. Agric. du gt. Moscou-Leningrad.

STRAND, M.R., 1985. The physiological interactions of parasitoids with their hosts and their influence on reproductive strategies. In "Insect Parasitoids" (J. Waage and D. Greathead eds. London): 97-136.

SWAINE, J.M., 1918. Canadian bark-beetle, II. A preliminary classification with account of the habits and control. Dom. Canada Dpt. Agric., 14: 124.

TORRES, J.B., 1975. Actualización de la lucha contra el barrenillo (*Phloeotribus scarabaeoides*). II Seminario Oleícola Internacional. Córdoba, 6-17 octubre: 6 pp.

VAN ALPHEN, J.J.M. and VET, L.E.M., 1985. An evolutionary approach to host finding and selection. In "Insect Parasitoids" (J. Waage and D. Greathead, eds.): 23-61.

VINSON, S.B., 1976. Host selection by insects parasitoids. Annual Review of Entomology, 21: 109-133.

— 1981. Habitat location. In "Semiochemicals, their Role in Pest Control" (D.A. Nordlund R.L. Jones and W.J. Lewis, eds.): 51-77.

WEBSTER, F.M., 1910. The clover root-borer. U. S. Dpt. Agric. Bur. Ent., circl. 119.

WICHMANN, H., 1909. Biologisches von *Eccoctogaster laevis* Chap.
Ent. Blätt.: 147-149 y 164-165.

WOOD, S.L., 1986. A reclassification of the genera of Scolytidae
(Coleoptera). Great Basin Naturalist Memoirs, 10: 126 pp.

YATES, M.G., 1984. The biology of the oak bark beetle, *Scolytus intricatus* (Ratzeburg) (Coleoptera: Scolytidae), in southern England.
Bull. Ent. Res., 74: 569-579.

ZAGATTI, P.; KUNESCH, G.; RAMIANDRASOA, F.; MALOSSE, C.; HALL,
D.R., LESTER, R. y NESBITT, B., 1987. Sex pheromone of rice moth,
Corcyra cephalonica Stainton. I. Identification of male pheromone. J.
Chem. Ecol., 13: 1561-1573.

ZOHARY, A. y SPIEGEL-ROY, P., 1975. Beginnings of fruit growing in
the old world. Science, 187 (4174): 819-827.